

УДК 574.625:595.3(262.5)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КОПЕПОДЫ-ВСЕЛЕНЦА, *OITHONA DAVISAE*, В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2015 Серёгин С.А.*, Попова Е.В.**

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011.E-mail: * serg-seryogin@yandex.ru; ** el-popova@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2015

Представлены данные по 6-летнему мониторингу численности копеподы-вселенца *Oithona davisae* в ближайшем прибрежье Севастополя. Показано, что сезонный цикл развития *O. davisae* начинается в конце мая – начале июня. Максимальных значений численность достигает в августе – сентябре. Затем она непрерывно падает вплоть до почти полного исчезновения вида из планктона. Межгодовая изменчивость максимумов обилия имела синусоидальный характер с двухлетним периодом и была связана с температурными условиями тёплого периода года. Многолетний тренд вида-вселенца характеризуется общим возрастанием численности. В 2014 г. зарегистрирована рекордная за время наблюдений численность *O. davisae*: до 388 тыс. экз. м⁻³ в открытом прибрежье и до 1.25 млн экз. м⁻³ в устье бухты.

Ключевые слова: *Oithona davisae*, копепода-вселенец, численность, сезонные и многолетние изменения, Чёрное море

Введение

Исконными местами обитания мелкоразмерного вида циклопоидных копепод, *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, предположительно, являются прибрежные воды Японии и Кореи [California Non-native..., 2015]. Вид относится к теплолюбивым, развиваясь в значительных количествах в тёплый период года [Uye, Sano, 1995; Tanaka, Akiba, 2013]. Вселившись в Чёрное море (вероятно, с балластными водами судов) в начале 2000-х гг. [Загородняя, 2002; Gubanova, Altukhov, 2007; Altukhov, Gubanova, 2008; Алтухов, 2010], новый вид копепод к настоящему времени стал одним из самых массовых видов в зоопланктоне не только неарктических [Селифонова, 2009; Михнева, Стефанова, 2012; Шиганова и др., 2012; Timofte, Tabarcea, 2012; Серёгин, 2013], но и открытых вод моря [Темных и др., 2012; Серёгин, 2013]. Первоначально определённый как *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1891, позднее вид-вселенец был рассмотрен подробнее и отнесен к *Oithona davisae* Ferrari and Orsi,

1984 [Temnykh, Nishida, 2012]. При развитой сезонной стратификации вод обитает в верхнем перемешанном слое, ограниченном термоклинном [Itoh et al., 2011; Серёгин, 2013]. Вид также проник в Азовское море [Селифонова, 2011; Свистунова, 2013], что привело к заметному изменению в структуре его зоопланктона.

Сезонные и межгодовые изменения обилия вида исследовали у берегов Болгарии [Mihneva, Stefanova, 2013] и в Севастопольской бухте [Altukhov et al., 2014]. Максимальные сезонные значения численности и биомассы наблюдались в период с августа по октябрь-декабрь. Однако, отмечена значительная флюктуация численности как по месяцам в течение годового цикла, так и в межгодовом аспекте.

Следует подчеркнуть, что в подавляющем большинстве проведённых исследований использовался сетной отбор проб с использованием фильтрующих сит с ячейей 115–150 мкм и более. Они дают представление только о части

популяции *O. davisae* – половозрелых и старших копеподитных стадиях, поскольку науплиальные и часть ранних копеподитных стадий ойтаны такими сетями не улавливаются. Ряд авторов для предотвращения потерь копеподитных стадий в сетных ловах использовали сетной газ с ячейей 62 мкм [Uye, Sano, 1995]. Однако, количественный учёт численности науплиусов при этом всё равно не возможен. Потеря информации о наиболее мелкой (науплии и младшие копеподиты), и наиболее массовой части популяции делает затруднительной корректную оценку обилия вида в планктонном сообществе и, в целом, его роли в экосистеме моря. Для более полного учёта численности желательнее использовать батометрический способ отбора проб, при котором мелкие организмы, в частности *O. davisae*, улавливаются лучше, чем сетями [Svetlichny et al., 2016].

Нами на протяжении шести последних лет проводились регулярные исследования видового состава и обилия метазойного микрозоопланктона (размерная фракция 50–500 мкм) в прибрежье Севастополя на основе батометрических проб [Серёгин, Попова, 2012]. В том чис-

ле, учитывалась численность науплиальных, копеподитных и взрослых стадий *O. davisae*, размеры которых практически полностью укладываются в указанный выше диапазон, кроме части взрослых самок, учитываемых отдельно. В результате нами были получены данные по абсолютной численности всех стадий этого вида и её сезонных и межгодовых изменениях, которые и приводятся в настоящей статье. Её цель – уточнить сезонную динамику и определить многолетний тренд изменений численности популяции вида-вселенца.

Материал и методика

Материалами послужили регулярные (с ноября 2009 г. по декабрь 2015 г.) сборы проб для определения общей численности и видового состава метазойного микрозоопланктона (микророметазоопланктон, ММЗП). Пробы отбирали в поверхностном 0.5-метровом слое воды (ПС) на 2 станциях в прибрежье Севастополя: в устьевой части Севастопольской бухты (в Мартыновой бухте и у Константиновского равелина, соответственно станции № 18 и 17) и в открытом прибрежье – на выходе из

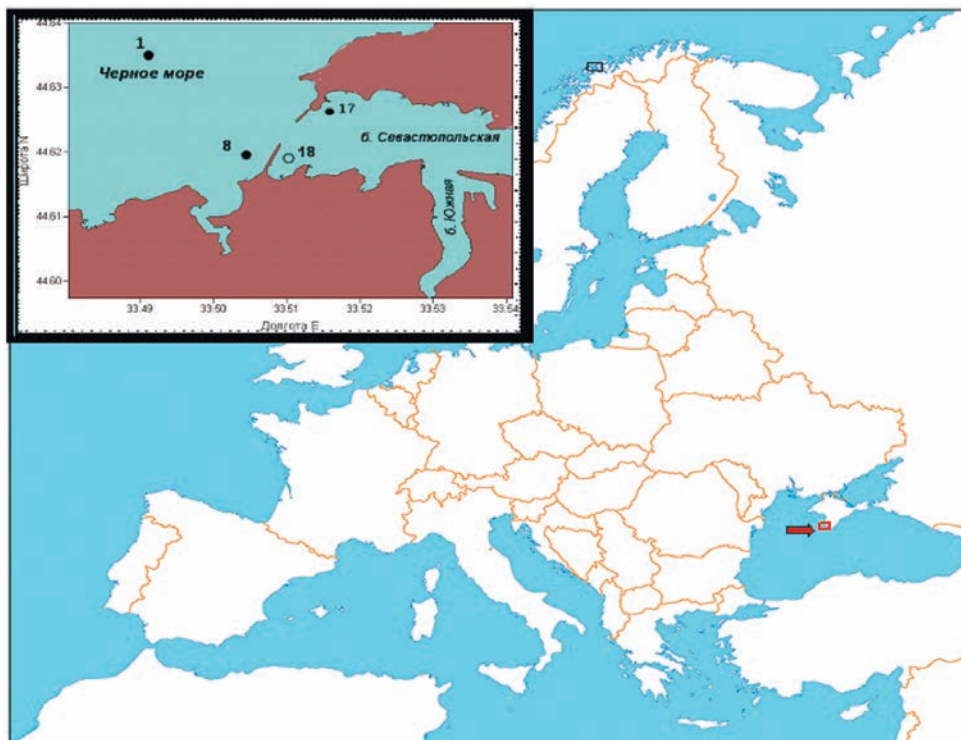


Рис. 1. Схема расположения основных станций отбора проб в севастопольском прибрежье в 2009–2014 гг.: ●1 и ●8 – в открытом прибрежье; ●17 и ○18 – в устье бухты.

Севастопольской бухты (станция № 8) (рис. 1). Дополнительно, использованы данные о численности *O. davisae* (копеподитов и взрослых) из сетных проб мезозoopланктона, собранных планктонной сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², ячей сита 125 мкм) на станции № 1 в открытом прибрежье Севастополя над изобатой 50 м в слое 40–0 м.

Пробы воды для учёта численности ММЗП объёмом 1–6 л (в зависимости от сезона) отбирали 1–4 раза в месяц. Сгущали их с использованием воронки обратной фильтрации [Sorokin et al., 1985] и, первоначально, нуклеопоровых фильтров с размером пор 4–4.6 мкм. Для предотвращения «забивания» фильтров детритом с середины 2013 г. для фильтрации стали использовать нейлоновое сито с размером ячеек 10 мкм. По традиции отечественных исследователей, к фракции ММЗП мы относили зоопланктонные организмы размером до 500 мкм [Заика и др., 1976; Ковалёв, 1980; Островская и др., 1993]. Полученный концентрат объёмом 30–70 мл фиксировали 40%-м раствором формальдегида до конечной концентрации в пробе ~1%. Более низкую по сравнению со стандартной методикой концентрацию фиксатора использовали по следующим соображениям. Во-первых, для уменьшения вредного воздействия паров формальдегида на здоровье исследователя во время обработки проб. Во-вторых, подобная концентрация успешно использовалась и ранее [Галковская и др., 2010] и вполне приемлема для кратковременного хранения проб (обработка проводилась в течение 2–4 дней). В-третьих, при обработке проб осуществлялся визуальный контроль над сохранностью организмов и отсутствием признаков разложения в пробе. Анализ проб проводили тотально в камере Богорова под микроскопом МБС-9 при увеличении 4г8. Для *O. davisae* отдельно учитывали науплиусов, копеподитов, половозрелых самцов и самок. Обработка сетных проб – стандартная [Определитель, 1969].

Температуру воды измеряли при помощи гидрологического термометра (2009–2010, 2014 гг.) и/или регистратора трёх показателей: температуры, солёности, давления (Mini CTD

Profiler Valeport Limited, Великобритания) (2011–2012 гг.). Также, использованы данные о температуре моря севастопольского гидропоста на метеосайте [Pogoda.by..., 2016]. В качестве суммарного показателя тепла при сопоставлении межгодовой его изменчивости с численностью изучаемого вида была применена величина суммы активных температур (САТ) – параметр, характеризующий количество тепла и применяемый в экологии и растениеводстве. Активная температура – это минимальная температура, при которой начинается вегетация конкретного вида, в нашем случае, активное развитие популяции *O. davisae* в водах Чёрного и других морей. САТ определяют как сумму среднесуточных температур воды за те дни, когда эта температура превышает установленный порог. Для *O. davisae* в качестве такого порога взяты температуры +18 и +20 °С (САТ₁₈ и САТ₂₀). Именно по достижении их начинается активный рост численности популяции этого вида, как в исконных местах обитания [Uye, Sano, 1995], так и в Чёрном море [Серёгин, Попова, 2015; Svetlichny et al., 2016]. Для характеристики температурных условий в разные годы учитывали также общее количество дней в году с температурой воды ? 18, 20, 24 и 26 °С.

Для построения графиков использовали программы Microsoft Excel, 2003 и SigmaPlot 11.0. Аппарат статистических расчётов этих программ применяли и для вычисления необходимых статистических параметров (средние значения, стандартное отклонение, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляций, критерии различий, уровни достоверности и др.).

Полученные результаты

Сезонные изменения. На рис. 2 представлены результаты учёта численности *O. davisae* в батометрических и сетных пробах, отражающие сезонную динамику её обилия в последовательный ряд лет (2010–2015 гг.). Большая многовершинность кривых батометрических проб 2013–2015 гг. по сравнению с предыдущими годами обусловлена, на наш взгляд, более частым отбором проб в эти годы. Соответственно, «улавливались» более короткопериод-

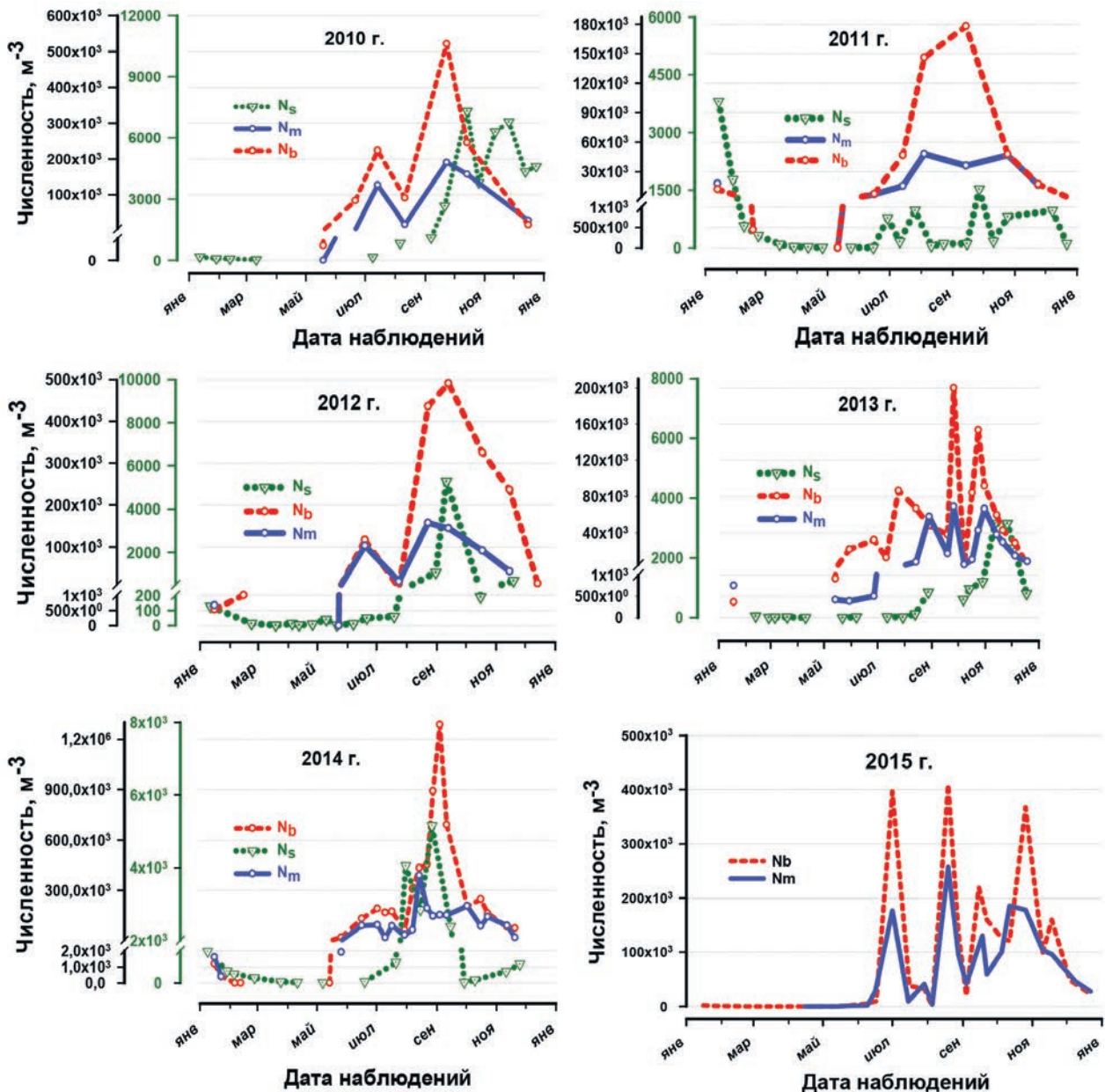


Рис. 2. Сезонные изменения численности *O. davisae* в поверхностном слое (ПС) и слое 40–0 м в прибрежье Севастополя в 2010–2015 гг.: Nb – в устье бухты в ПС; Nm – в открытом прибрежье в ПС; Ns – сетная проба в открытом прибрежье (40–0 м).

ные флуктуации численности, связанные, в том числе, с волнами репродукционных циклов. Основу численности составляли науплиальные стадии размерного диапазона 70–160 мкм.

После позднезимнего и весеннего отсутствия *O. davisae* в планктоне поверхностного слоя вод сезонный цикл её развития начинался в конце мая – начале июня по достижении температуры воды 18–20 °С. Рост численности происходил очень быстро, и уже ко 2–3-й декаде июня обилие вселенца увеличивалось в несколько десятков раз. Самые первые ло-

кальные пики численности наблюдались уже в конце июня (2010, 2012 и 2013 гг.) или начале июля (2014, 2015 гг.). После кратковременного снижения численности начинался следующий период её роста – основной, – пришедший, с некоторыми вариациями по годам, на август – октябрь, иногда продолжавшийся до середины ноября (2013 г.). В нём могло наблюдаться несколько волн относительных спадов-подъёмов численности. Максимальные значения обилия наблюдались в августе-сентябре. Обычно, с середины осени численность

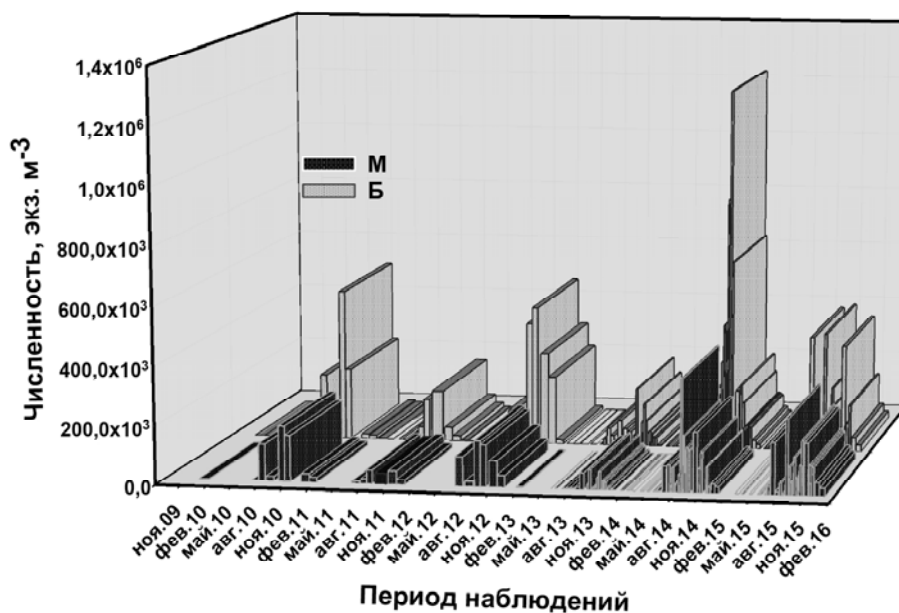


Рис. 3. Многолетняя динамика численности *Oithona davisae* размерной фракции 70–500 мкм в прибрежных водах Чёрного моря: М – в ближайшем открытом побережье, Б – в устье Севастопольской бухты.

вселенца непрерывно падала вплоть до почти полного исчезновения его из планктона верхнего слоя вод к концу января. В сетных пробах полное исчезновение вида наблюдалось редко и только в весенние месяцы. Соотношение численности вида-вселенца в устье бухты и открытом побережье составляло 2–2.5:1.

Многолетняя динамика численности характеризовалась волнообразностью с 2-летней периодичностью (рис. 3). Последняя проявлялась как на уровне максимальных значений в период сезонного расцвета популяции, так и на уровне среднегодовых показателей обилия. В частности, 2010 г. характеризовался аномально высокими температурами воздуха и воды в летний период. Температура воды в побережье доходила до 30 °С. В том году наблюдался очень высокий сезонный пик численности ойтоны, который не был превзойдён даже на следующей волне повышения численности в 2012 г. Тем не менее, каждый последующий период подъёма отличался более высокими среднегодовыми показателями численности по сравнению с предыдущим, обуславливая общий возрастающий тренд численности *O. davisae* в черноморском побережье.

В 2014 г. – на очередной волне повышения численности ММЗП – были достигнуты рекордные уровни обилия копеподы-вселенца за

весь период наблюдений. Пик численности в открытом побережье приходился на середину августа и составлял около 390 тыс. экз. м⁻³. В последующие 4 недели численность понижалась более, чем в 2 раза. В устье бухты концентрация особей достигла максимальных значений (более 1240 тыс. экз. м⁻³) в первых числах сентября – с последующим резким снижением к концу месяца (рис. 3).

Мы предположили, что межгодовые вариации численности вида-вселенца могут зависеть от суммарного количества тепла в период активного развития его популяции. В качестве такого показателя были взяты суммы активных температур, рассчитанные для всех лет наблюдений. На рис. 4 продемонстрирована динамика этих показателей в сравнении с вариациями среднегодовых значений численности изучаемого вида. Наглядно видно, что графики обилия вида практически повторяют таковые для САТ, особенно, для САТ₁₈. Межгодовые вариации количества дней в году с повышенной температурой воды в море, способствующей развитию *O. davisae*, по периодичности изменений также очень схожи с динамикой среднегодовых показателей численности этого вида. При этом, САТ в наибольшей мере и определялась количеством дней с наиболее тёплой водой (≥ 26 °С), о чём свидетель-

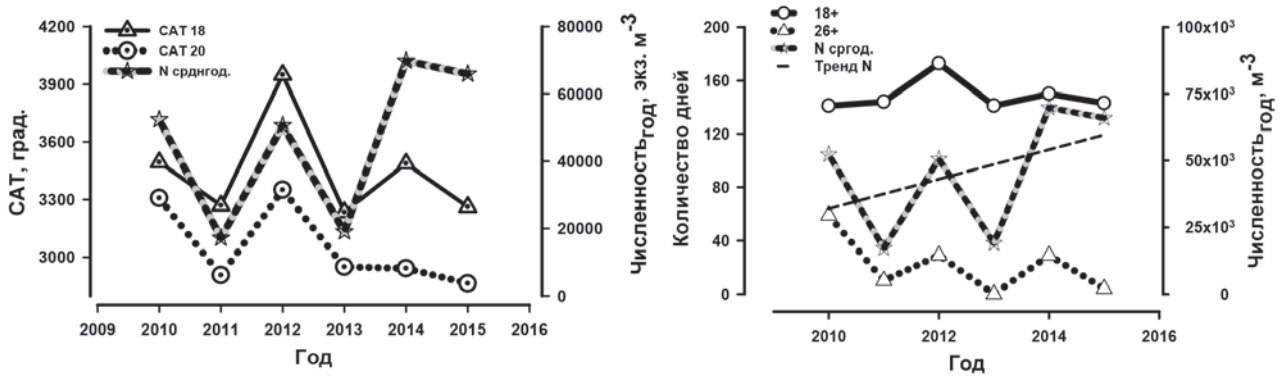


Рис. 4. Сумма активных температур 18° и 20° (слева) и количество дней в году с температурой моря > 18 °С и 20 °С (справа) в разные годы наблюдений на фоне многолетней вариации среднегодовой численности *O. davisae* в поверхностном слое вод. Пунктир – многолетний тренд среднегодовой численности

ствует высокая корреляционная связь этих показателей: $r^2(\text{CAT}_{18}) = 0.899$, при $P = 0.017$. Сходство межгодовых вариаций сравниваемых параметров свидетельствует в пользу связи обилия вида-вселенца и температурных условий каждого конкретного вегетационного сезона. Максимумы межгодовых вариаций проявлялись, прежде всего, при общей сумме тепла выше 3400° и количестве дней с повышенной температурой воды (24 °С и 26 °С), соответственно, более 50 и 20. Расчёт статистических показателей отчасти подтверждает такое заключение: умеренно высокая корреляция наблюдалась между показателями среднегодовой численности, – с одной стороны, и сум-

мой активных температур (>18 °С) ($r^2 = 0.58$), а также количеством дней с повышенной температурой воды 24 и 26 °С ($r^2 = 0.60$ и 0.70 , соответственно), – с другой стороны. Однако, достоверность коэффициентов корреляции за счёт коротких рядов сравниваемых параметров ($N = 6$) не достигает статистически значимых величин: $P = 0.17$.

Состав батометрических и сетных планктонных проб. Основу численности популяции *O. davisae* в батометрических пробах составляли науплиусы разных возрастов. Следующий менее многочисленный уровень составляли разновозрастные копеподитные стадии. Численность половозрелых особей была ещё ниже. На

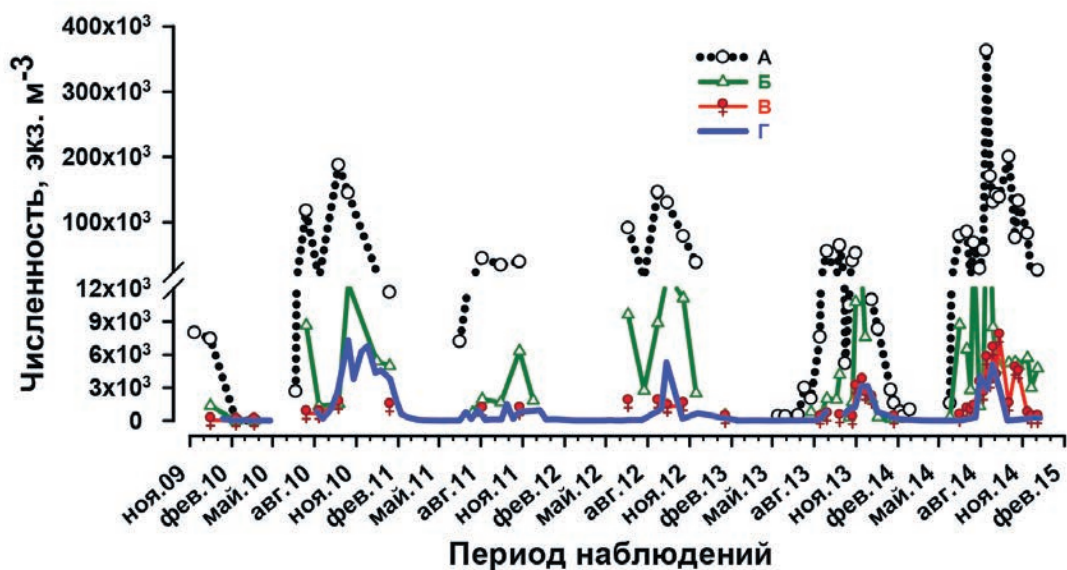


Рис. 5. Соотношение разных возрастных стадий ойтаны-вселенца в батометрических пробах в течение периода наблюдений: А – науплиусы, Б – копеподиты, В – половозрелые самки, Г – суммарная сетная проба (для сравнения)

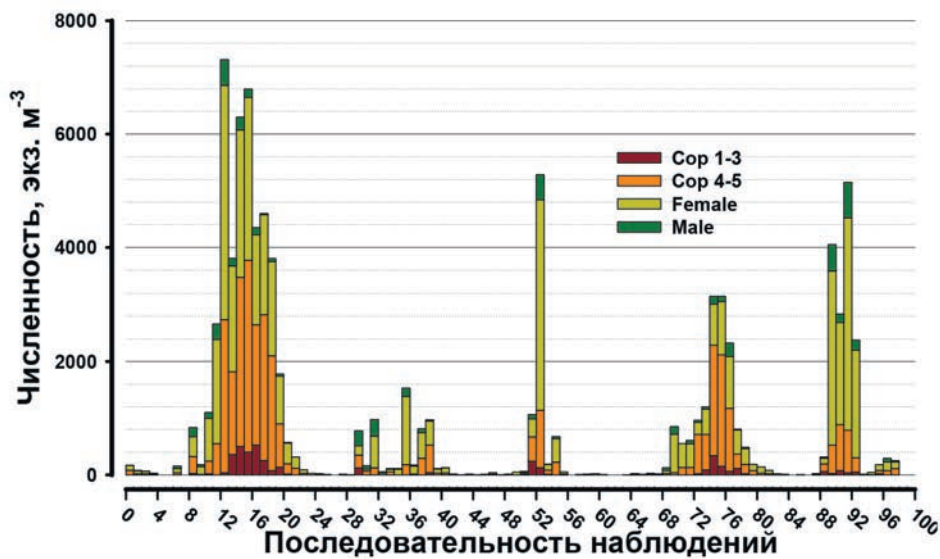


Рис. 6. Возрастной состав сетной фракции популяции *O. davisae* в слое 40–0 м в открытом прибрежье Севастополя (конец 2009–2014 гг.): 1 – копеподиты I–III стадий; 2 – копеподиты IV–V стадий; 3 – половозрелые самки; 4 – половозрелые самцы.

протяжении исследований возрастные группы в популяции ойтоны в открытом прибрежье, в среднем, были представлены следующими цифрами: науплиусы – 88–93%, копеподиты – 6.3–9.3%, самки – 0.6–2.6% (кроме позднелетнего времени, когда они могли составлять 100%), самцы – не более 0.4%, а обычно заметно меньше. Для устья бухты средние показатели составляли: науплиусы – 86–94%, копеподиты – 4.1–7.8%, самки – 0.7–3.7%, самцы – 0.02–0.2%. Соотношение половозрелых самцов и самок в популяции варьировало, в среднем по годам, чаще всего, от 0.14 до 0.40 (рис 5).

В сетных пробах подобной «пирамиды» соотношения численностей разновозрастных стадий мы не наблюдали. В них явно преобладали половозрелые самки и копеподиты IV–V стадий. Копеподиты I–III стадий обнаруживались в минимальных количествах (рис. 6). Соотношение численности самцов и самок, в среднем, составляло 0.18 ± 0.38 , однако в летние месяцы (гораздо чаще) или поздней осенью (редко) могло повышаться до 0.4–0.7 и, изредка, даже превышать 1.0. В среднем в периоды относительного обилия самцов, соотношение их количества к количеству самок составляло 0.46 ± 0.41 . Соотношение численности самцов и самок в батометрических и сетных пробах оказалось сходным.

Обсуждение результатов

Несмотря на то, что *O. davisae* встречается в планктоне, в том числе, и в холодное время года, этот вид не следует считать «очень толерантным к вариациям температуры воды» [Altukhov et al., 2014, с. 31]. Показано, что популяция вселенца переживает зимний сезон в Чёрном море на стадии оплодотворённых самок, при сниженной двигательной активности и потреблении кислорода [Svetlichny et al., 2016]. Сезонные изменения численности *O. davisae*, отмеченные нами в прибрежье Чёрного моря, полностью согласуются с таковыми в исконных местах обитания этого вида, где его однозначно относят к теплолюбивым, и с данными других авторов о выраженной сезонности развития популяции вида-вселенца в Чёрном море. Так, в водах Японии в зимне-весеннее время он или полностью отсутствовал в планктоне [Takahashi, Uchiyama, 2007], или присутствовал в минимальном количестве [Uye, Sano, 1995]. Активный рост численности популяции, как и в наших исследованиях, начинался с середины мая или даже июня – по достижении температуры воды около 20 °С. Численность росла экспоненциально, и максимума обилия вид мог достигать уже во второй половине июня – июле [Uye, Sano, 1995]. В нашем случае, первые науплиусы появлялись в планктоне во 2–3-й декаде мая, когда вода

достигала порога активной температуры для этого вида ($\sim 18^\circ\text{C}$) [Серёгин, Попова, 2015], при которой репродуктивная активность перезимовавших самок (доля самок с яйцевыми сумками) резко возрастает [Svetlichny et al., 2016]. Проявление первых локальных максимумов численности во второй половине июня вполне согласуется с длительностью цикла развития этого вида в Чёрном море, составляющей в среднем 25 ± 5 дней [Svetlichny et al., 2016]. При этом, более ранний подъём численности, как это наблюдалось в 2010, 2012 и 2013 гг., определялся ранним прогреванием воды до 18°C в эти годы: в 2010 г. – 18 мая, в 2012 г. – 9 мая и в 2013 г. – 10 мая. В 2011, 2014 и 2015 гг. прогрев воды наблюдался позже: в конце мая – первых числах июня. Следует отметить, что «критичность» температур воды $18\text{--}20^\circ\text{C}$ подтверждается и практикой многолетней лабораторной культуры *O. davisae* в Институте морских наук в Барселоне [Saiz et al., 2003; Zamora-Terol, Saiz, 2013]. В частности, эти температуры являлись пороговыми для развития науплиусов до копеподитных стадий [Almeda et al., 2010]. В процессе дальнейшего летнего прогрева воды интенсивность нарастания численности ойтаны увеличивалась. Максимальных сезонных величин обилия вид достигал в августе-сентябре, что также соответствует максимумам второй волны подъёма численности в водах Внутреннего Японского моря [Uye, Sano, 1995] и у западного побережья Чёрного моря [Mihneva, Stefanova, 2013]. В севастопольском прибрежье, по данным Д.А. Алтухова с соавторами [Altukhov et al., 2014], осенний пик обилия приходился на октябрь. Различия с нашими результатами объясняются тем, что в сетных пробах численность определялась копеподитными стадиями, а не науплиусами, появляющимися в планктоне раньше.

Ранее нами было показано, что по мере сезонного роста численности ойтаны в прибрежье Чёрного моря видовое разнообразие планктонного сообщества, по оценкам индекса Шеннона и коэффициента биоразнообразия Симпсона, заметно снижалось за счёт сильного доминирования вида-вселенца в зоопланктоне прибрежных вод [Серёгин, Попова, 2015]. В

классическом подходе к оценке стабильности и устойчивости экосистем принимается в качестве аксиомы, что богатые видами биотические сообщества всегда предпочтительнее обеднённых [Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992]. С этой точки зрения, снижение биоразнообразия планктонного сообщества на фоне прогрессирующего доминирования копеподы-вселенца можно оценить как признак негативного влияния этого вида на структуру планктонного сообщества. В частности, доля обычных видов черноморских копепод, *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Centropages ponticus* Karavaev, 1894, в летний период существенно снижается [Серёгин, Попова, 2015]. С другой стороны, новый вселенец занял экологическую нишу ранее многочисленного вида копепод, *Oithona nana* Giesbrecht., исчезнувшего в период экспансии и неограниченного роста численности хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi*. *O. nana* являлась важнейшим источником пищи для личинок многих видов черноморских рыб в силу своих мелких размеров и большой численности [Ткач, 1996]. В её отсутствие наблюдалось значительное снижение обилия и выживаемости ихтиопланктона [Климова, Вдодович, 2011]. Современная тенденция возрастания общей численности кормового зоопланктона в связи с вселением в Чёрное море *O. davisae* и параллельного роста обилия, улучшения физиологических показателей и постепенного восстановления видовой структуры черноморского ихтиопланктона [Вдодович, 2011; Климова и др., 2016] свидетельствует о положительном результате инвазии.

Отмеченные нами высокие концентрации вида-вселенца в черноморском прибрежье не являются максимально возможными. В бухте Фукуяма (Япония) был отмечен летний максимум в 5.98×10^5 экз. м^{-3} , причём без учёта числа науплиальных стадий – только взрослых и копеподитов [Uye, Sano, 1995]. Ещё более высокие концентрации половозрелых и копеподитных стадий зарегистрированы в бухте Арияки (Ariake Bay, Япония) – до 1.34×10^6 экз. м^{-3} [Hirota, Tanaka, 1985]. Вероятно, и в черноморских водах численность *O. davisae* – вида, хорошо приспособленного к эвтрофным услови-

ям бухт и прибрежных акваторий, – в ближай-
шие годы будет возрастать. В пользу этого зак-
лючения свидетельствует полученный восхо-
дящий тренд среднегодовой численности
вида-вселенца (рис. 4).

Выраженная зависимость состояния попу-
ляции *O. davisae* от температуры воды прояви-
лась и на уровне межгодовых вариаций ее чис-
ленности. Сопоставление величин сезонных
максимумов, а также среднегодовых показате-
лей обилия вида-вселенца, и сумм активных
температур для этого вида на протяжении послед-
них 6 лет показало синхронные их измене-
ния с 2-летней цикличностью, что предпола-
гает большое значение суммарного количества
тепла, необходимого для успешного развития
вида вселенца и достижения максимальных
значений численности.

Состав батометрических и сетных проб.

Соотношение численности половозрелых сам-
цов и самок, полученное нами в долговремен-
ных исследованиях в батометрических (0.14–
0.40) и сетных пробах (0.18±0.38), хорошо со-
гласуется с результатами измерений во Внут-
реннем Японском море [Uye, Sano, 1995], где
самки в среднем за год составляли 85%, и с
данными Светличного с соавторами по Чёр-
ному морю (0.24±0.19) [Svetlichny et al., 2016].
Как и в наших исследованиях, последними
авторами зарегистрировано возрастание этого
соотношения в летний период, в среднем,
до 0.49±0.22 (по нашим данным, – до
0.46±0.41).

Успешное применение батометра для учёта
обилия изучаемого вида подтверждается и дан-
ными непосредственного сравнения «уловист-
ности» планктонной сети и пластикового про-
боотборника [Svetlichny et al., 2016], по кото-
рому относительная численность в пробоот-
борнике была даже выше, чем учитываемая
сетью. Это связано, на наш взгляд, с низкой
подвижностью особей этого вида как поведен-
ческой реакцией избегания возможных хищ-
ников [Almeda et al., 2010, 2011; Zamora-Terol,
Saiz, 2013]. Вероятно, отсутствие резких дви-
гательных реакций избегания особей при кон-
такте с орудиями лова (в частности, батомет-
ром) позволяет получать результаты, адекват-

но отражающие численность всех возрастных
стадий вида. В то время как при отборе проб
сетью теряется значительная часть самой мел-
кой фракции метазойного микрозоопланктона,
проходящей через ячею сети.

Заключение

Анализ сезонных и многолетних изменений
численности вида-вселенца в Чёрное море
Oithona davisae, полученных на основе бато-
метрических проб в прибрежье Севастополя,
показал существенное влияние температурно-
го фактора на сроки развития и уровень оби-
лия исследуемого вида. Активный рост чис-
ленности популяции начинается в конце мая –
начале июня при достижении температуры
поверхностного слоя моря 18–20 °С – порога
активных температур для этого вида. Первые
локальные пики численности наблюдаются в
конце июня – начале июля. Максимального
обилия вид-вселенец достигает в августе –
сентябре. Последующее снижение численно-
сти происходит вплоть до конца января. В по-
зднезимний и весенний период наблюдаются
или полное отсутствие вида в планктоне (по-
верхностный слой) или минимальные его кон-
центрации (весь слой обитания).

Межгодовые колебания максимальной се-
зонной, а также среднегодовой численности
O. davisae имели 2-летнюю периодичность, ана-
логичную вариациям показателя сумм актив-
ных температур для этого вида. Общий мно-
голетний тренд изменений численности име-
ет восходящий характер. Рост численности
вида-вселенца в прибрежных водах Чёрного
моря, вероятно, будет продолжаться.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ
проекта «Инвазия копеподы *Oithona davisae* в
Чёрное море как фактор изменений в зооплан-
ктоне и ихтиопланктоне прибрежных вод Кры-
ма», номер проекта: 14-45-01581.

Литература

Алтухов Д.А. Распространение популяции *Oithona
brevicornis* (Copepoda: Cyclopoidea) вдоль побережья

- Крыма, Чёрное море // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 71.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Вдодович И.В. Видовое разнообразие и питание личинок летнерестующих видов рыб прибрежной зоны Чёрного моря: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.17. Севастополь, 2011. 166 с.
- Галковская Г.А., Калиновска К., Молотков Д. В., Трифонов О. В. Влияние стратификации на вертикальное распределение микрозоопланктона в олиготрофном озере // Доклады Национальной Академии Наук Беларуси. 2010. Т. 54. № 3. С. 88–91.
- Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
- Заика В.Е., Морякова В.К., Островская Н.А. и др. Распределение морского микрозоопланктона. Киев: Наукова Думка, 1976. 92 с.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В. Численность, видовое разнообразие ихтиопланктона и особенности питания личинок рыб в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2000–2009 гг. // В кн.: Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 101–116.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Игнатъев С.М., Серёгин С.А. и др. Состояние ихтиопланктона прибрежных вод черноморского шельфа на примере устьевой части Севастопольской бухты // Журнал СФУ. Биология. 2016.
- Ковалёв А.В. Орудия и метод суммарного учёта морского микро- и мезозоопланктона // Экология моря. 1980. Вып. 3. С. 61–64.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: В 3 т. / Академия наук УССР. Институт биологии южных морей. Киев: Наукова думка, 1969. Т. 2: Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. 536 с.
- Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. Микрозоопланктон // Планктон Чёрного моря / Ред. А.В. Ковалёв, З.З. Финенко. Киев: Наукова Думка, 1993. С. 165–183.
- Свистунова Л.Д. Новый вселенец в зоопланктоне Азовского моря // Вестник южного научного центра. 2013. Т. 9, № 4. С. 104–107.
- Селифонова Ж.П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda, Cyclopoida) в акваториях портов северо-восточной части шельфа Чёрного моря // Биология внутренних вод. 2009. № 1. С. 33–35.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Чёрное и Азовское моря *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 142–150.
- Серёгин С.А. Метазойный микрозоопланктон // В кн.: Геологические, геоэкологические, гидроакустические, гидроэкологические исследования шельфа и континентального склона украинского сектора Чёрного моря / Ред. А.Ю. Митропольский. Киев: ИГН НАН Украины, 2013. С. 107–111.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Численность и видовой состав метазойного микрозоопланктона в прибрежье Севастополя: 2009–2012 гг. // Рыбное хозяйство Украины. 2012. № 6 (83). С. 3–9.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Обилие и видовое разнообразие метазойного микрозоопланктона в прибрежье Чёрного моря: короткопериодная динамика в весенне-летний период // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: Мат. Международной научной конференции, 27 ноября 2015 г., г. Ростов-на-Дону, ФГБНУ «АзНИИРХ». Ростов-на-Дону: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 294–300.
- Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Copepoda в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // Морской экологический журнал. 2012. 11. № 2. С. 75–84.
- Ткач А.В. Питание личинок черноморских рыб // Сб. науч. трудов: Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря / Ред. С.М. Коновалов. НАН Украины; Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Севастополь. 1996. С. 153–167.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А. и др. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Almeda R., Alcaraz M., Calbet A., Yebra L., Saiz E. Effects of temperature and food concentration on the survival, development and growth rates of naupliar stages of *Oithona davisae* (Copepoda, Cyclopoida) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 410. P. 97–109.
- Almeda R., Alcaraz M., Calbet A., Saiz E. Metabolic rates and carbon budget of early developmental stages of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56. Is. 1. P. 403–414.
- Altukhov D.A., Gubanov A.D. *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida) – the new component of the Black Sea zooplankton // Joint ICES/CIEM Workshop to compare Zooplankton Ecology and Methodologies between the Mediterranean and the North Atlantic (WKZEM). Hellenic Centre for Marine Research. Heraklion, Crete (Greece). 27–30 October 2008 // (http://www.st.nmfs.noaa.gov/plankton/wkzem/frame_abstracts/index.html). Проверено 23.12.2015 г.
- Altukhov D.A., Gubanov A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. V. 35. Suppl. 1. P. 28–34.
- California Non-native Estuarine and Marine Organisms (CalNEMO) Sistem (Электронный документ) // (<http://invasions.si.edu/nemesis/calnemo/SpeciesSummary.jsp>). Проверено 15.05.2016.

- Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. Is. 4. P. 407–410.
- Hirota R., Tanaka Y. High abundance of *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) in the shallow waters adjacent to the mud flats in Ariake-kai, western Kyushu // Bull. Plankton Soc. Jap. 1985. 32. P. 169–170.
- Itoh H., Tachibana A., Nomura H., Tanaka Y., Furota T., Ishimaru T. Vertical distribution of planktonic copepods in Tokyo Bay in summer // Plankton Benthos Res. 2011. V. 6(2). P. 129–134.
- Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. V. 2. Is. 2. P. 119–124.
- Pogoda.by (Электронный документ) // (<http://www.pogoda.by/gidro/>). Проверено 15.05.2016
- Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2003. V. 48(3). P. 1304–1311.
- Sorokin Yu.I., Kopylov A.I., Mamaeva N.V. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. V. 24. P. 27–41.
- Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A. et al. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona Davisae* in the Cold Black Sea Environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. V. 16. P. 77–90.
- Takahashi T., Uchiyama I. Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton Benthos Res. 2007. 2(1). P. 12–27.
- Tanaka Y., Akiba T. *Oithona davisae*, the most dominant copepod in Tokyo Bay, a highly eutrophicated embayment: Why are they so dominant? // The 15-th French-Japanese Oceanography Symposium «Marine productivity: perturbations and resilience of socio-ecosystems» (Boulogne-sur-mer, 2013, October, 17–18). Boulogne-sur-mer, 2013. Abstract Com. 24. P. 42.
- Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of «*Oithona brevicornis*» / Aquatic Invasions. 2012. 7. Is. 3. P. 425–431.
- Timofte F., Tabarcea C. *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) First Record in the Romanian Black Sea Waters // Journal of Environmental Protection and Ecology. 2012. V. 13. No 3A. P. 1683–1687.
- Uye Sh., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 118. P. 121–128.
- Zamora-Terol S., Saiz E. Effects of food concentration on egg production and feeding rates of the cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnol. Oceanogr. 2013. V. 58. Is. 1. P. 376–387.

LONG-TERM DYNAMICS OF ABUNDANCE OF THE COPEPOD-INVADER, *OITHONA DAVISAE*, IN THE COASTAL WATERS OF THE BLACK SEA

Seregin S.A.*, Popova E.V.**

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, 299011.

E-mail: * serg-seryogin@yandex.ru; ** el-popova@yandex.ru

The 6-year monitoring results on the abundance of the recent invasive copepods, *Oithona davisae*, in the nearest coastal waters of Sevastopol is presented. It is shown that the seasonal cycle of *O. davisae* begins in late May - early June. Abundance reaches maximum values in August – September, and then falls continuously until the almost complete disappearance from the plankton. The variability from year to year of the peaks of abundance had sinusoidal character with a 2-year period and was related to the temperature conditions of the warm period of the year. The long-term trend of the invader is characterized by a general increasing of its number. A record abundance of the *O. davisae* for the whole observation period was registered in 2014: up to 388 thousand ind. per m³ in the open coastal waters, and up to 1.25 million ind. per m³ at the mouth of the Bay.

Keywords: *Oithona davisae*, copepod-invader, abundance, seasonal and long-term changes, the Black Sea