

УДК 595.34 (262.5)

OITHONA DAVISAE: НАТУРАЛИЗАЦИЯ В ЧЕРНОМ МОРЕ, МЕЖГОДОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД

© 2019 г. А. Д. Губанова*, О. А. Гарбазей, Д. А. Алтухов, В. С. Муханов, Е. В. Попова

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

*e-mail: adgubanova@gmail.com

Поступила в редакцию 17.03.2017 г.

После доработки 29.04.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

На базе многолетних регулярных наблюдений зоопланктона Севастопольской бухты, выполненных с 2003 по 2014 г., детально исследован процесс натурализации чужеродного вида копепод *Oithona davisae* в прибрежных водах Черного моря. Проанализированы межгодовые и сезонные изменения численности этого вида, его влияние на сообщество копепод Севастопольской бухты. Показано, что инвазия нового вида *O. davisae*, его выраженное доминирование в зоопланктоне Севастопольской бухты большую часть года трансформировали видовую структуру сообщества. При этом сокращения численности аборигенных видов копепод после инвазии *O. davisae* не произошло. Исключение составила *Acartia tonsa* — более ранний вселенец в Черном море. Существенное и статистически значимое снижение обилия *A. tonsa*, выявленное в разные фазы вселения и стабилизации популяции *O. davisae*, может свидетельствовать о наличии конкурентных отношений между этими видами. Показано, что *O. davisae* имеет конкурентные преимущества по сравнению с *A. tonsa*, которые способствовали быстрому расселению ойтоны в Черном море, акклиматизации в новой для нее акватории и успешной конкуренции с аборигенными видами.

Ключевые слова: Черное море, Севастопольская бухта, копеподы, *Oithona davisae*, *Acartia tonsa*, вид-вселенец

DOI: 10.31857/S0030-15745961008-1015

ВВЕДЕНИЕ

Исследования мезозоопланктона Севастопольской бухты в период с 1976 по 2002 г. показали, что эвтрофирование, влияние токсических веществ, а также инвазия вселенцев приводили к серьезным изменениям структуры сообщества, увеличению амплитуды колебаний численности, а также к исчезновению отдельных видов [2]. Хотя антропогенное воздействие на прибрежные экосистемы имеет разнообразные формы, одной из наиболее серьезных и распространенных в последние десятилетия стала случайная интродукция чужеродных видов [10, 12, 24, 26]. К началу 2000-х годов в зоопланктоне Черного моря было известно три вселенца: *Acartia tonsa* (начало 1970-х годов), *Mnemiopsis leidyi* (конец 1980-х) и *Beroe ovata* (конец 1990-х). Все эти виды оказали заметное влияние на сообщество зоопланктона Черного моря. *A. tonsa* натурализовалась в прибрежных районах Черного моря, заменив аборигенный вид *Paracartia latisetosa*. Эти виды имели сходную сезонную динамику и пространственное распространение. При

этом, очевидно, вселенец оказался более стойким к загрязнению и эвтрофикации, чем аборигенный вид *P. latisetosa* [3].

Пример распространения в Черном море хищного гребневика *M. leidyi* показал, что в течение короткого времени вселенец сумел вызывать существенные изменения в экосистеме, в том числе посредством каскадных эффектов, которые спровоцировали последующие инвазии в Черном море — гребневика *Beroe ovata* и копеподы *Oithona davisae* [6, 16, 23].

В 2001 г. в районе Севастопольского порта обнаружили несколько экземпляров новой для Черного моря циклопоидной копеподы, которая была идентифицирована как *Oithona brevicornis*. [4]. В последующие годы ее в Черном море не обнаруживали. Только четыре года спустя, в 2005 г., в Севастопольской бухте было найдено два экземпляра чужеродного вида рода *Oithona*, также определенного как *O. brevicornis*. Позже было установлено, что в Черном море обитает другой морфологически близкий вид *O. davisae* [32]. Это исследование инициировало повторный анализ проб из Севастопольской бухты за 2005–2012 гг.

В результате было установлено, что чужеродная копепода, обнаруженная в Севастопольской бухте, также является *O. davisae*. Относительно вида, найденного в 2001 г., сообщений о перепределении до настоящего времени не было. Вполне вероятно, что тогда действительно была обнаружена *O. brevicornis*, которая не смогла приспособиться к условиям Черного моря, и не натурализовалась здесь. Инвазия нового вида копепод *O. davisae* в начале 2000-х годов повлияла на структуру и функционирование зоопланктонного сообщества прибрежных акваторий Черного моря и привела к коренным его изменениям [17].

Данная работа является продолжением многолетних регулярных исследований мезозoopланктона Севастопольской бухты [2] и представляет новые результаты, полученные в 2003–2014 гг. Цель исследования заключалась в том, чтобы детально рассмотреть процесс натурализации нового вида в Черном море, выявить ее фазы и проанализировать влияние *O. davisae* на другие виды копепод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы мезозoopланктона, собранные в 2003–2014 гг. на постоянной станции, расположенной у входа в Севастопольскую бухту (рис. 1).

Сборы зоопланктона проводили, как правило, дважды в месяц в первой половине дня (10:00–12:30) большой сетью Джели (БСД, диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеек газа 150 мкм), облавливая вертикальными ловами слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Пробы фиксировали формалином до 4% концентрации и обраба-

тывали порционным методом [21]. Определение веслоногих ракообразных производили до вида на всех стадиях копеподитного развития. Из-за сходства морфологических признаков и близких размеров ювенильных стадий *A. clausi* и *A. tonsa* различались только половозрелые особи этих видов, а для копеподитов показана их суммарная численность (*A. clausi* + *A. tonsa* juv.). Численность организмов представлена как экз/1 м³.

Статистическая обработка материала проводилась с помощью пакета программ STATISTICA 10 (StatSoft Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В октябре 2005 г. в Севастопольской бухте было обнаружено 2 экземпляра нового для Черного моря вида копепод *Oithona davisae*. В начале ноября, через месяц после первого обнаружения, его плотность в глубине бухты увеличилась до 200 экз/м³. Стремительное развитие популяции началось в августе 2006 г., когда численность нового вида возросла за две недели более чем на порядок и достигла пика в конце октября (более 20 тыс. экз/м³). В среднем за этот год численность составляла 1892 ± 1056 экз./м³ (рис. 2а).

В дальнейшем, до 2009 г., среднегодовая численность *O. davisae* возрастала экспоненциально (примерно в 1.5 раза ежегодно) и в 2009 г. составляла уже 5770 ± 1763 экз/м³. Максимальная среднегодовая численность *O. davisae* за весь период наблюдений была зарегистрирована в 2010 г. (17236 ± 5400 экз/м³), а в 2011–2014 гг. стабилизировалась на уровне 2009 г. (рис. 2а).

Инвазия нового вида копепод *O. davisae* привела к трансформации видовой структуры

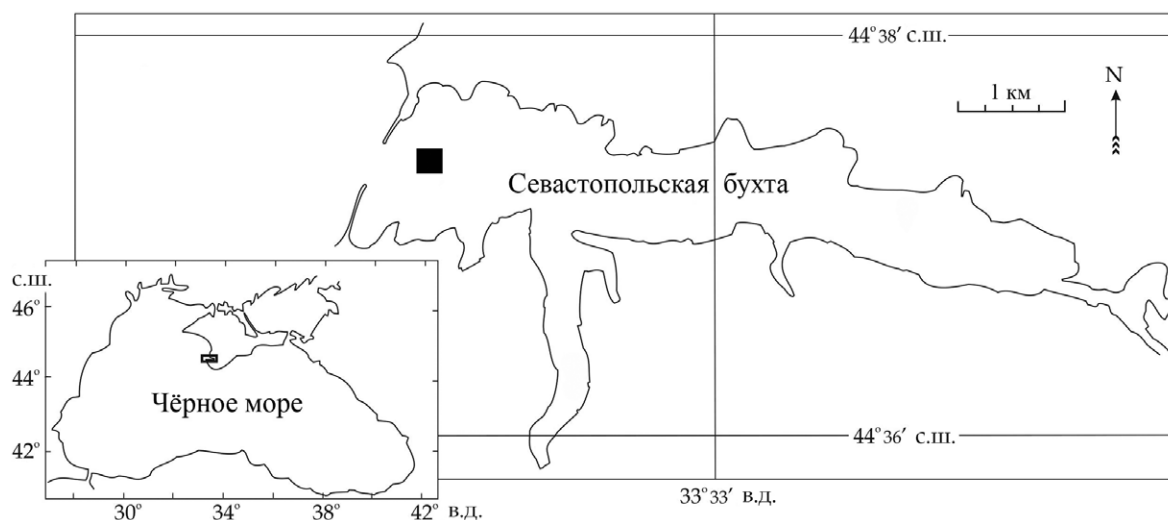


Рис. 1. Станция отбора проб в Севастопольской бухте.

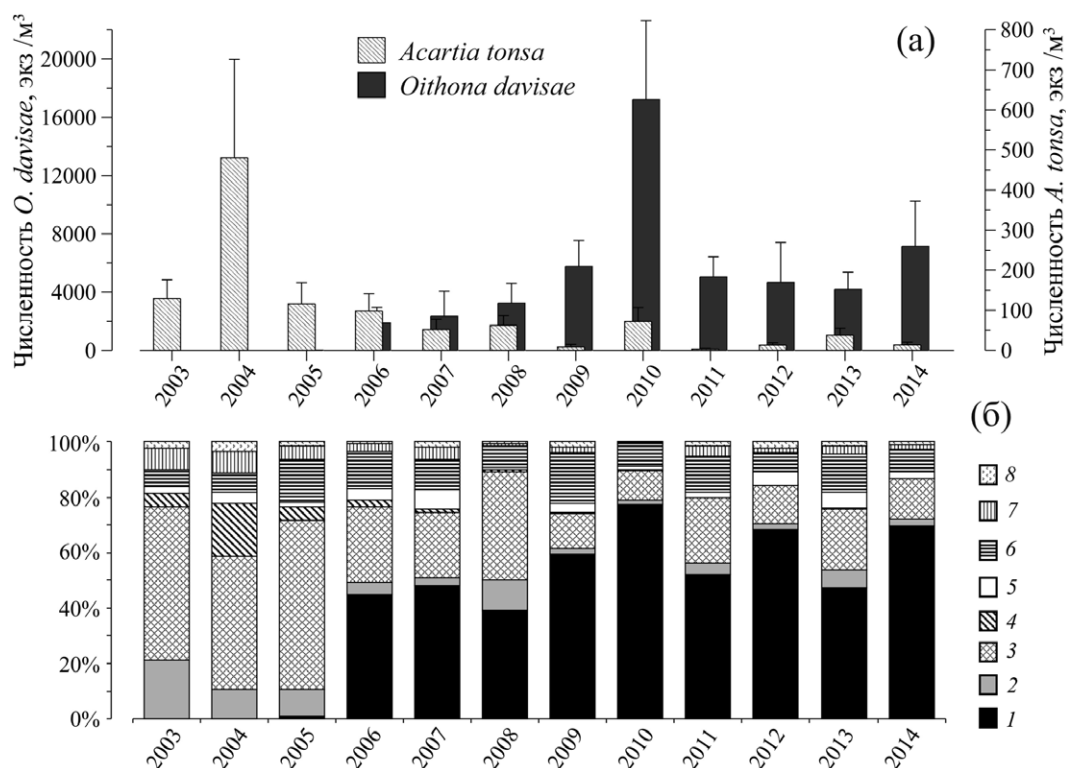


Рис. 2. Изменения среднегодовой численности (среднее $\pm$ SE) *Oithona davisae* и *Acartia tonsa* (а) и структуры сообществ планктонных копепоид (б) на станции в Севастопольской бухте в 2003–2014 гг.: 1 — *Oithona davisae*; 2 — *Acartia clausi*; 3 — *A. clausi* + *A. tonsa* juv.; 4 — *Acartia tonsa*; 5 — *Centropages ponticus*; 6 — *Paracalanus parvus*; 7 — *Pseudocalanus elongatus*; 8 — другие.

сообщества зоопланктона Севастопольской бухты. В частности, произошла смена доминантов. До интродукции *O. davisae* (2003–2005 гг.) доминировали виды рода *Acartia*, которые составляли около 80% среднегодовой численности копепоид (рис. 2б). В 2006 г. их вклад резко снизился до 34%, а доминирующим видом стала *O. davisae* (45%). В дальнейшем степень доминирования ойтоны варьировала от 40% в 2008 г. до 77% в 2010 г. Вклад акарций в этот период составлял от 13% в 2010 г. до 51% в 2008 г. Следует отметить, что степень доминирования ойтоны возросла в результате интенсивного развития ее популяции. При этом численность большинства аборигенных видов осталась на прежнем уровне, а численность *Paracalanus parvus* в 2006–2014 гг. возросла по сравнению с 2003–2005 гг. В результате его вклад в общую численность копепоид не сократился после интродукции *O. davisae* и составлял 6–16% в 2003–2005 гг. и 7–18% в 2006–2014 гг.

В процессе натурализации изменялось не только обилие *O. davisae*, но и ход ее сезонной динамики. В 2006–2008 гг. численность вселенца в первую половину года была низкой и не превышала несколько десятков экз./м³ (рис. 3). В начале августа она быстро возрастала и достигала мак-

симума в октябре-ноябре (21 000–35 000 экз./м³). В 2009 г. заметный подъем численности ойтоны начался уже в середине июня, когда она составляла 11 500 экз./м³, а максимум был зарегистрирован в августе (35 550 экз./м³). В 2010 г. концентрация ойтоны, как было отмечено выше, существенно возросла по сравнению с 2009 г., но ритм сезонной динамики был сходным: численность популяции увеличивалась в начале июня, а пики, которые составляли около 86 000 экз./м³, были зарегистрированы в начале и середине августа. Это была максимальная численность вида за период наблюдений. В это же время была отмечена самая высокая температура воды (29.6°C) за 2003–2014 гг. В последующие годы ход сезонной динамики *O. davisae* не изменялся: она встречалась в планктоне круглый год, однако в зимне-весенний период при температуре воды 8°C и ниже численность вида была незначительной, а в конце мая – начале июня при температуре около 18°C происходило ее быстрое увеличение с пиками в конце лета и осенью. Наибольшей численности *O. davisae* достигала в сентябре-ноябре при температуре воды не ниже 15–25°C.

Анализ сезонной динамики копепоиды-вселенца с 2006 по 2014 гг., описанный выше,

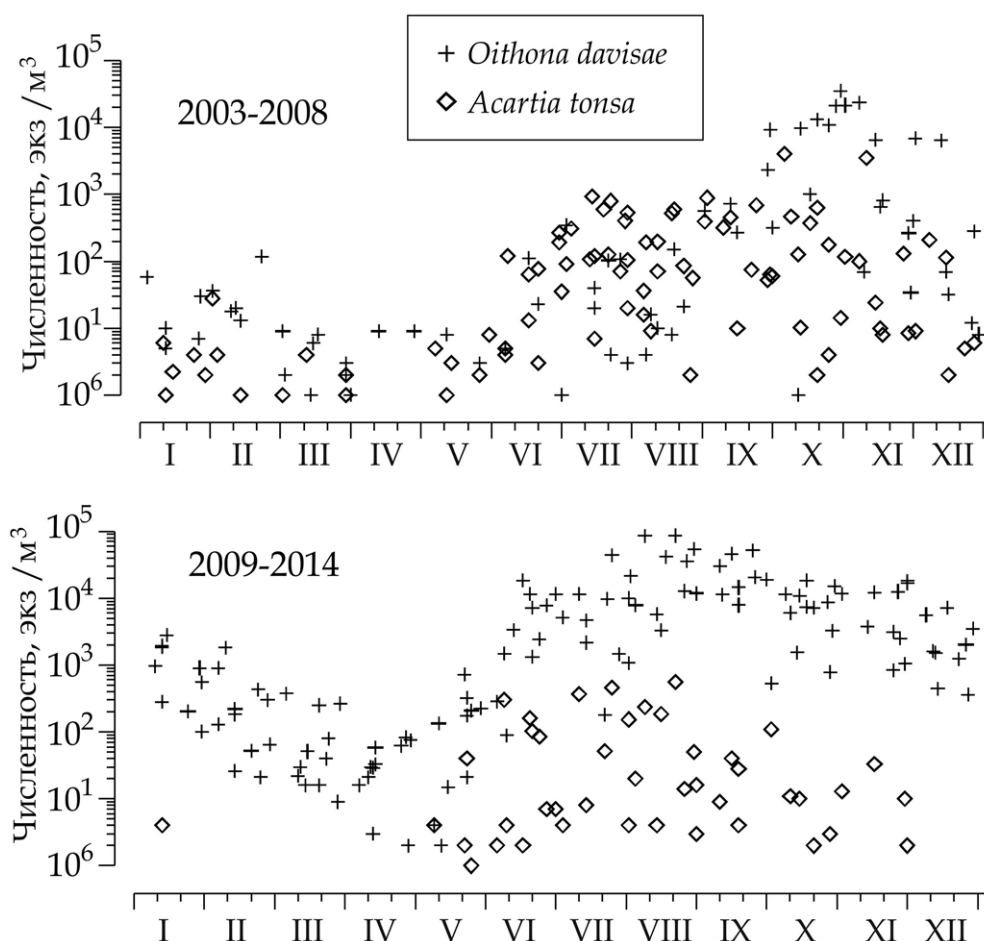


Рис. 3. Особенности сезонной динамики *A. tonsa* и *O. davisae* до и в период натурализации ойтоны (2003–2008 гг.).

показал, что она заметно менялась по мере становления популяции в новом для нее районе. Соответственно изменялась и степень доминирования вида среди копепоид в течение года: в 2006–2008 гг. ойтона доминировала только в сентябре–октябре, а с 2009 г. она преобладала по численности всю вторую половину года, начиная с июня (рис. 4). При этом в периоды пиков численности степень доминирования этого вида превышала 90%. Из других видов копепоид в 2006–2008 гг. с января по март и в ноябре–декабре заметный вклад вносил *P. parvus*, а в апреле–августе — *A. clausi* + *A. tonsa*. В 2009–2014 гг. в периоды массового развития популяции вселенца доля этих видов сократилась, но оставалась заметной в январе–мае и ноябре–декабре.

Таким образом, можно выделить два периода развития популяции вида-вселенца в новом ареале обитания: 2006–2008 и 2009–2014 гг. Для оценки достоверности отличий между выделенными периодами мы применили критерий Манна–Уитни (U-test), при расчете которого использовали данные по среднемесячной численности

O. davisae. Отличия оказались статистически достоверными ($p \leq 0.01$; $U_{\text{кр.}} = 744$, $U_{\text{эмп.}} = 464$).

Как отмечено выше, изменения обилия большинства видов копепоид Севастопольской бухты в период с 2003 по 2014 г. находились в пределах многолетней амплитуды колебаний, в то же время в популяции *A. tonsa* происходили значительные изменения (рис. 2а). Наиболее высокая численность этого вида наблюдалась до интродукции *O. davisae* в 2003–2005 гг. (116–480 экз/м³). С 2006 г. численность *A. tonsa* стала снижаться, составляя в 2006–2008 гг. 52–99 экз/м³, а в 2009–2014 гг. их стало еще меньше — 3–38 экз/м³ (рис. 2а). Соответственно сократился и вклад *A. tonsa* в общую численность копепоид: в 2003–2005 гг. он составлял 5–19%, в 2006–2008 гг. — 1–2%, а в 2009–2014 гг. — меньше 1% (рис. 2б).

Характер сезонной динамики *A. tonsa* в 2003–2005 гг., до интродукции *O. davisae*, был типичным для нее в Черном море [3]. С декабря по май этот термофильный вид обнаруживался в планктоне в единичных экземплярах (рис. 3). С мая численность популяции увеличивалась, достигая в июле

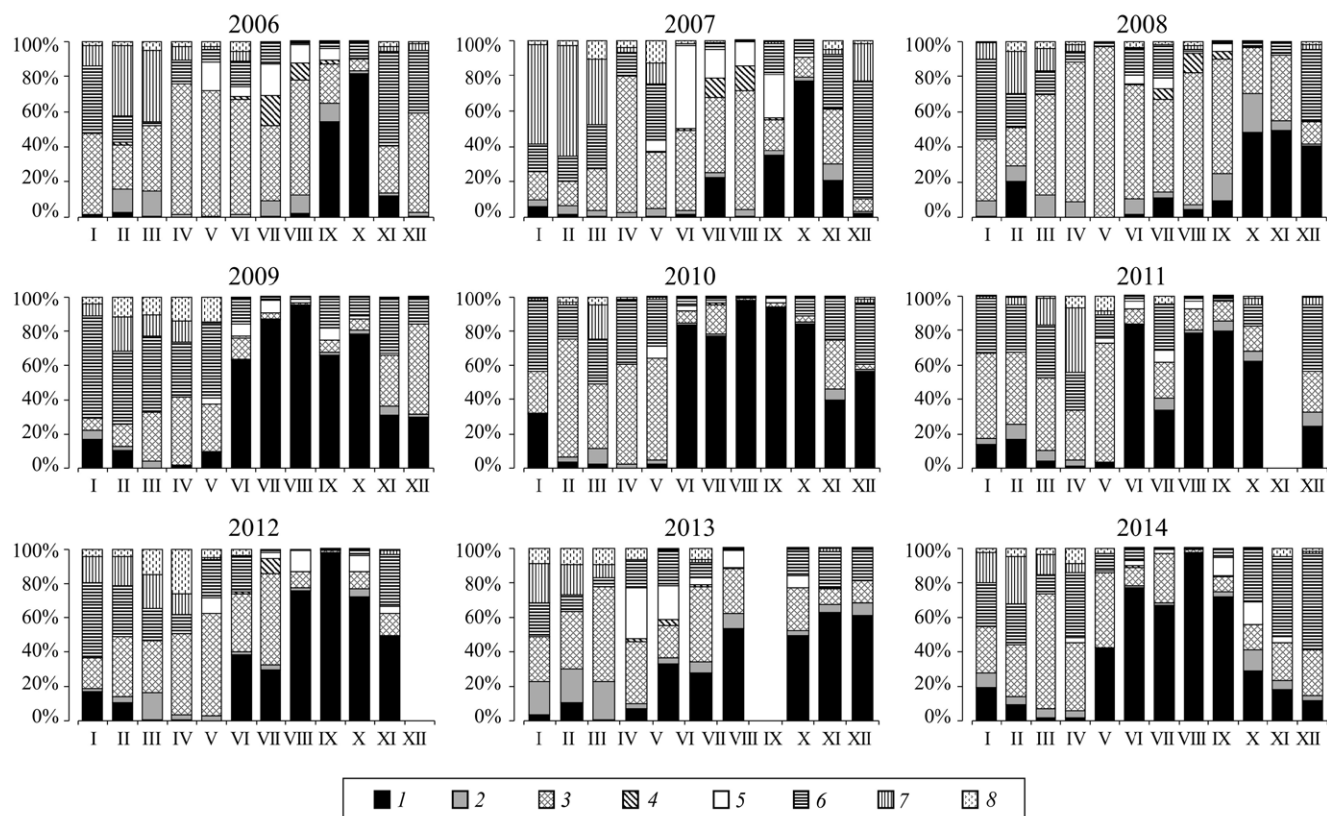


Рис. 4. Сезонные изменения видовой структуры копепод в Севастопольской бухте в 2006–2014 гг.: 1 — *Oithona davisae*; 2 — *Acartia clausi*; 3 — *A. clausi* + *A. tonsa* juv.; 4 — *Acartia tonsa*; 5 — *Centropages ponticus*; 6 — *Paracalanus parvus*; 7 — *Pseudocalanus elongatus*; 8 — другие.

первого максимума. Второй, более выраженный пик численности наблюдался в сентябре-октябре. Летние пики составляли около 400 экз/м³, а осенние — около 1000 экз/м³, при этом в отдельных пробах в 2004 г. были отмечены максимальные за весь период наблюдений значения численности — 3–4 тыс. экз/м³. В 2006–2008 гг. ход сезонной динамики был аналогичным, но уровень численности стал заметно ниже: максимальная численность за этот период, зарегистрированная в конце июля 2006 г., составляла 797 экз/м³. Резкий рост численности *A. tonsa* (563 экз/м³) наблюдался в августе 2010 г., когда, как отмечено выше, температура воды составляла 29.6°C. С 2011 г. на фоне существенного сокращения концентрации популяции максимальная численность *A. tonsa* наблюдалась в июне, составляя от 28 до 300 экз/м³. Осенний пик численности, характерный для этого вида в Черном море, отсутствовал. Можно выделить три периода состояния популяции *A. tonsa*: до инвазии *O. davisae* (2003–2005 гг.), в фазе логарифмического роста численности вселенца (2006–2008 гг.) и в фазе стабилизации (2009–2014 гг.). Статистическую значимость разницы среднемесячной численности вида между этими перио-

дами подтверждает тест Манна–Уитни (U-test): 2003–2005 и 2006–2008 гг. при $p \leq 0.05$ $U_{\text{кр.}} = 426$, $U_{\text{эмп.}} = 469$; 2006–2008 гг. и 2009–2014 гг. при $p \leq 0.05$ $U_{\text{кр.}} = 832$, $U_{\text{эмп.}} = 763.5$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные свидетельствуют о том, что в прибрежных районах Черного моря сформировалась устойчивая самовоспроизводящаяся популяция нового для водоема вида копепод *O. davisae*. Согласно классической модели акклиматизации вселенцев в новом для них ареале, на первом этапе рост численности вида происходит незаметно и медленно — в фазе положительного ускорения, затем становится быстрым — в логарифмической фазе. В дальнейшем количественные показатели популяции вселенца держатся примерно на одном постоянном уровне, что соответствует фазе стабилизации [5]. Процесс натурализации *O. davisae* в Севастопольской бухте несколько отличался от классической схемы. Нарастание численности этого вида происходило очень быстро, минуя фазу положительного ускорения: с 2006 г. она увеличивалась экспоненциально,

с максимумом за весь период наблюдений в 2010 г. В дальнейшем, с 2011 до 2014 гг., резких изменений численности вселенца не происходило. Отметим, что в период пиков концентрация *O. davisae* превышала общую численность копепоид в Севастопольской бухте за период наблюдений до ее интродукции в 1976–2005 гг.

С 2009 г. определился ход сезонной динамики вселенца. Широкое пространственное распространение вселенца также произошло с 2009 г., когда он был впервые обнаружен в Балаклавской бухте и в других прибрежных районах Крыма [8]. В дальнейшем *O. davisae* была зарегистрирована у берегов Румынии, Болгарии, Турции, Грузии [9, 25, 29, 35].

Таким образом, к 2009 г. в Черном море натурализовалась популяция нового вида копепоид, которая пополнила комплекс теплолюбивых видов зоопланктона Черного моря. Хотя *O. davisae* встречалась в бухте круглый год, в холодный сезон численность популяции была очень низкой и резко возрастала летом и осенью (при температуре 20–28°C). В других районах Черного моря и Мирового океана ее сезонная динамика имеет аналогичный характер, и увеличение численности отмечается при сходном температурном режиме [7, 25, 36, 37].

Известно, что чужеродные виды, взаимодействуя с аборигенными, могут приводить к нарушению равновесия популяций аборигенных видов и к значительному снижению их численности [1, 12, 13]. Можно предположить, что вселение вида, способного к такому стремительному наращиванию численности, приведет к угнетению популяций аборигенных видов. Однако анализ межгодовой численности копепоид Севастопольской бухты показал, что сокращения их численности после интродукции *O. davisae* не наблюдалось. Исключение составила *A. tonsa*, которая не относится к аборигенным видам Черного моря, а является более ранним вселенцем. Она появилась в Черном море в начале 1970-х годов и в летне-осенний период доминировала в Севастопольской бухте [18]. Существенное и статистически значимое снижение обилия *A. tonsa*, выявленное нами в разные фазы вселения и стабилизации популяции *O. davisae*, может свидетельствовать о наличии конкурентных отношений между этими видами (рис. 5).

Хорошо выраженные и, по-видимому, взаимосвязанные изменения произошли и в сезонной динамике *A. tonsa* и *O. davisae*. До вселения ойтены *A. tonsa* была многочисленна летом-осенью с ярко выраженным пиком поздней осенью. С 2009 г., когда доминирование ойтены распространилось на всю вторую половину года, период

обилия акарции в планктоне, напротив, сократился, а осенний пик исчез, *A. tonsa* перестала встречаться в пробах в холодный период года, хотя ранее взрослые особи доживали до января-февраля. Очевидно, сокращение численности *A. tonsa* и изменение хода ее сезонной динамики произошло в процессе натурализации *O. davisae*.

На примере амфипод было показано, что вселение нового чужеродного вида со сходной биологией может привести к нарушению стабильного состояния популяции первого вселенца и резкому снижению его численности [1]. Мы полагаем, что изменения в популяции *A. tonsa* были вызваны влиянием вселенца *O. davisae*. Экологические ниши этих копепоид, по-видимому, перекрываются. Оба вида распространены в прибрежных районах [14, 34]. Однако *A. tonsa* — узконеритический вид, приуроченный к бухтам и заливам [26], а *O. davisae*, хотя и достигает наибольшей численности в бухтах, распространена шире, демонстрируя заметное обилие и в открытых прибрежных водах [35]. Будучи термофильными, оба вида хорошо адаптировались к холодному сезону в Черном море. При понижении температуры и сокращении длины светового дня *A. tonsa* откладывает покоящиеся яйца, которые сохраняются в илах до наступления благоприятных условий. В середине мая при температуре воды 16–20°C происходит выклев науплиусов. Популяция *O. davisae* переживает холодный сезон на стадии оплодотворенных самок, двигательная и дыхательная активность которых снижена. При этом предварительно оплодотворенные самки *O. davisae* могут сохранять сперму в сперматеке до весны [31]. Рост численности ее популяции начинается с середины мая также при температуре воды около 16–20°C. Такая стратегия приводит к взрывообразному увеличению численности популяции при наступлении благоприятных условий. Кроме того, было показано, что самцы

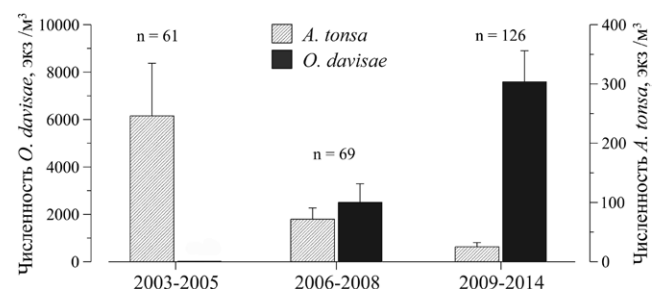


Рис. 5. Снижение численности *A. tonsa* при увеличении обилия *O. davisae* в ходе ее вселения и натурализации; n — количество проб.

копеподы *O. davisae* способны различать неоплодотворенных самок от спаренных [20], причем присутствие неоплодотворенных самок вызывало увеличение скорости плавания и активности самцов. Самцы *A. tonsa*, напротив, не обнаруживают избирательности к неоплодотворенным самкам. В пробах из Севастопольской бухты в период интенсивного развития популяции *A. tonsa* нередко встречались самки с несколькими сперматофорами. В других районах Мирового океана обнаруживались самки, несущие множественные сперматофоры, а также самцы и копеподитные стадии *A. tonsa* с прикрепленными сперматофорами [19]. Таким образом, самцы *O. davisae* сохраняют и используют биологический материал и энергию при размножении более рационально.

Спектры питания этих двух видов могут перекрываться [15, 22, 28, 30, 33]. В лабораторных экспериментах было показано, что концентрация пищи, приводящая к насыщению науплиев *O. davisae*, была ниже, чем у каланоидных науплиев. Поэтому *O. davisae* может достигать максимальной скорости роста и развития в природе при более низкой концентрации пищи, чем каланоиды. *A. tonsa*, напротив, адаптирована к высокой концентрации пищи и не может поддерживать высокую скорость размножения при низких концентрациях корма [26].

Таким образом, *O. davisae* имеет ряд конкурентных преимуществ по сравнению с *A. tonsa*. Особенности биологии способствовали ее быстрому расселению в Мировом океане, акклиматизации в новых для нее ареалах обитания и успешной конкуренции с аборигенными видами [11, 27].

К настоящему времени в Черном море сформирована устойчивая самовоспроизводящаяся популяция *Oithona davisae*. Вид приспособился к новым условиям, определились его ниши и взаимодействие с аборигенными видами, произошло дальнейшее расселение в другие районы новой для него акватории Черного моря.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н. профессору Игорю Васильевичу Довгалю за ценные замечания и плодотворную дискуссию.

Источник финансирования. Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в вод-

- ных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.—СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 254-268.
2. Губанова А.Д., Поликарпов И.Г., Сабурова М.А. и др. Многолетняя динамика мезозoopланктона (на примере Copepoda) в Севастопольской бухте с 1976 по 1996 гг. // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 537-545.
3. Губанова А.Д. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94-103.
4. Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте — случайность или новый вселенец в Черное море? // Морской экологический журнал. 2002. Вып. 61. С. 43.
5. Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
6. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. и др. Гребневки-вселенцы и их роль в трофо-динамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. 2006. Т. 46. № 4. С. 507-517.
7. Almeda R., Alcaraz M., Calbet A. et al. Metabolic rates and carbon budget of early developmental stages of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2011. V. 56. № 1. P. 403-414.
8. Altukhov D. Distribution of *Oithona brevicornis* (Copepoda: Cyclopoida) population along the Crimean Coast // Морской экологический журнал. 2010. Вып. 9. № 1. С. 71.
9. Altukhov D., Gubanova A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. №. 35. P. 28-34.
10. Boxshall G. Alien Species in European Coastal Waters // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 4. P. 407-410.
11. Cornils A., Wend-Heckmann B. First report of the planktonic copepod *Oithona davisae* in the northern Wadden Sea (North Sea): Evidence for recent invasion? // Helgoland Marine Research. 2015. V. 69. № 2. P. 243-248.
12. Elliott M. Biological pollutants and biological pollution — an increasing cause for concern // Marine Pollution Bulletin. 2003. № 46. P. 275-280.
13. Elton C. S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
14. Ferrari F., Orsi J. *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento-San Joaquin Estuary, California // J Crustacean Biol. 1984. № 4. P. 106-126.
15. Gifford D. J., Dagg M. J. Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages // Bulletin of Marine Science. 1988. V. 43. № 3. P. 458-468.
16. Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 4. P. 407-410.
17. Gubanova A., Altukhov D., Popova E. et al. Trends and changes in mesozooplankton of the Black Sea coastal area as the food source of fish larvae // Marine Research Horizon 2020: Abstracts of International Conference (Varna, Bulgaria, 17-20 September 2013). Varna, Helix Press Ltd, 2013. P. 144.

18. Gubanova A. D., Altukhov D. A., Stefanova K. et al. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods // J. of Marine Systems Special SESAME. 2014. Issue 135. P. 44-52.
19. Hammer R. M. Scanning electron microscope study of the spermatophore of *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) // Transactions of the American Microscopical Society. 1978. V. 97. № 3. P. 386-389.
20. Heuschele J., Kjørboe T. The smell of virgins. Mating status of females affects male swimming behaviour in *Oithona davisae* // J. of Plankton Res. 2012. № 34. P. 929-935.
21. ICES Zooplankton Methodology manual / Eds. R. P. Harris et al. Academic Press, 2000. 684 p.
22. Jonsson P., Tiselius P. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates // Marine Ecology Progress Series. 1990. P. 35-44.
23. Kideys A. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // Science 297. 2002. P. 1482-1483.
24. Kideys A. E., Roohi A., Bagheri S. et al. Impacts of invasive ctenophores on the fisheries of the Black Sea and Caspian Sea // Oceanography. 2005. V 18. № 2. P 76-85.
25. 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. Issue 2. P. 119-124.
26. Paffenhofer G. A., Stearns D. E. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. V. 42. P. 33-38.
27. Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: the case of *Oithona davisae* // Limnol Oceanogr. 2003. 48. P. 1304-1311.
28. Saiz E., Griffell K., Calbet A. et al. Feeding rates and prey: predator size ratios of the nauplii and adult females of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2014. V. 59. Issue 6. P. 2077-2088.
29. Shvelidze T. First Record of *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 (Copepoda, Cyclopoida) and Seasonal Variations in the Georgian Black Sea Coast // Academia Journal of Scientific Research. 2016. № 4 (11). P 424-428.
30. Stoecker D. K., & Egloff D. A. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 1987. V. 110. № 1. P. 53-68.
31. Svetlichny L., Gubareva 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. № 1. P. 77-90.
32. Temnykh A. & Nishida S. New record of copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of "*Oithona brevicornis*" // Aquatic Invasions. 2012. № 7. P. 425-431.
33. Turner J. T. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs // Zoological Studies 2004. V. 43. № 2. P. 255-266.
34. Ueda H. Horizontal distribution of planktonic copepods in inlet waters proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda // Bull. Plankton Soc. Japan. Spec. V. 1991. P. 143-160.
35. Ustun F., Kurt T. First Report of the Occurrence of *Oithona Davisae* Ferrari F.D.&Orsi, 1984 (Copepoda: Oithonidae) in the Southern Black Sea, Turkey // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. № 16. P. 413-420.
36. Uye S. and Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Marine Ecology Progress Series. 1995. № 118. P. 121-128.
37. Uye S., Sano K. Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Marine Ecology Progress Series. 1998. № 163, P. 37-44.

OITHONA DAVISAE: NATURALIZATION IN THE BLACK SEA, INTER-ANNUAL AND SEASONAL DYNAMICS, EFFECT ON THE STRUCTURE OF THE PLANKTONIC COPEPOD COMMUNITY

© 2019 A. D. Gubanova*, O. A. Garbazey, D. A. Altukhov, V. S. Mukhanov, E. V. Popova

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

*e-mail: adgubanova@gmail.com

Received March 17, 2017

Revised version received April 29, 2019

After revision June 18, 2019

Long-term (2003–2014) routine observations of zooplankton in Sevastopol Bay (the Black Sea) have allowed the naturalization of the invasive copepod *Oithona davisae* to be studied in the Black Sea coastal waters. Inter-annual and seasonal variability of the species and their impact on the native copepod community have been analyzed. The invasion of *O. davisae* and their undoubted dominance in terms of abundance were shown to alter the community structure but, at the same time, the abundances of the native species did not decrease, excepting the Black Sea earlier invader *Acartia tonsa*. A significant decline in *A. tonsa* numbers over the stages of *O. davisae* establishment and naturalization provided evidence of competition between the species. *O. davisae* have been demonstrated to gain competitive advantage over *A. tonsa*, that ensured their fast dispersal in the Black Sea, acclimatization in the new habitat and the successful competition over native species.

Keywords: Black Sea, Sevastopol Bay, copepoda, *Oithona davisae*, *Acartia tonsa*, Non-indigenous species