

РАЗНОМАСШТАБНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОБИЛИЯ И ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЕТАЗОЙНОГО МИКРОЗООПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖЬЕ ЧЕРНОГО МОРЯ¹

© 2019 г. С. А. Серегин^{1,*}, Е. В. Попова¹

¹ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”

Россия 299011 Севастополь

*e-mail: serg-seryogin@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.09.2016 г.

После доработки 15.09.2017 г.

Принята к публикации 29.09.2017 г.

Проанализированы короткопериодные, сезонные и межгодовые изменения численности и видового состава черноморского метазойного микрозоопланктона в открытом побережье и устье Севастопольской бухты в 2009–2015 гг. На всех масштабах времени температурный фактор был главным в изменениях численности. В частности, показано совпадение двухлетних периодичностей сумм активных температур и численности копеподы-вселенца *Oithona davisae* на межгодовом масштабе. В короткопериодных вариациях обилия микрозоопланктона значимыми факторами являются также изменения скорости и направления ветра. Общее видовое разнообразие сообщества существенно зависело от количественного развития вида-вселенца.

Ключевые слова: метазойный микрозоопланктон, численность, видовое разнообразие, короткопериодные и межгодовые изменения, сумма активных температур.

DOI: 10.31857/S0321-0596465555-564

Учет численности и видового состава микро- и мезозоопланктона — составная часть программ по оценке экологического состояния морской среды [10]. Метазойный микрозоопланктон (микрометазоопланктон, ММЗП) играет важную роль в функционировании не только планктонного сообщества, но и всей пелагической экосистемы Черного моря посредством передачи вещества и энергии от низших трофических уровней (фито- и бактериопланктона) к более высоким, в частности ихтиопланктону, что обеспечивает одно из важнейших условий выживания и роста молоди рыб. Информация о составе и структуре ММЗП позволяет использовать его в индикационных целях при диагностике качества водной среды. Однако современных данных о его обилии и видовом составе в Черном море исключительно мало.

Проводимый на протяжении нескольких лет мониторинг численности и видового состава ММЗП в прибрежных водах Севастополя [12] выявил их изменения различных временных масштабов. Задача настоящей публикации — установить факторы, определяющие закономерности изменений обилия ММЗП и его видового разнообразия временных масштабов от короткопериодных (дней—недель) до сезонных и многолетних.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалами для публикации послужили данные о численности и видовом составе метазойного микрозоопланктона, полученные с ноября 2009 г. по октябрь 2015 г. Пробы воды объемом 3–6 л отбирали 1–4 раза в месяц в поверхностном полуметровом слое воды на одной из двух станций в устье Севастопольской бухты

¹ Исследования выполнены в рамках государственного задания ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского (№ 1001-2014-0013, направление 1 “Изучение механизмов адаптации, трансформации и эволюции морских и океанических экосистем в условиях климатических изменений и антропогенного влияния”).

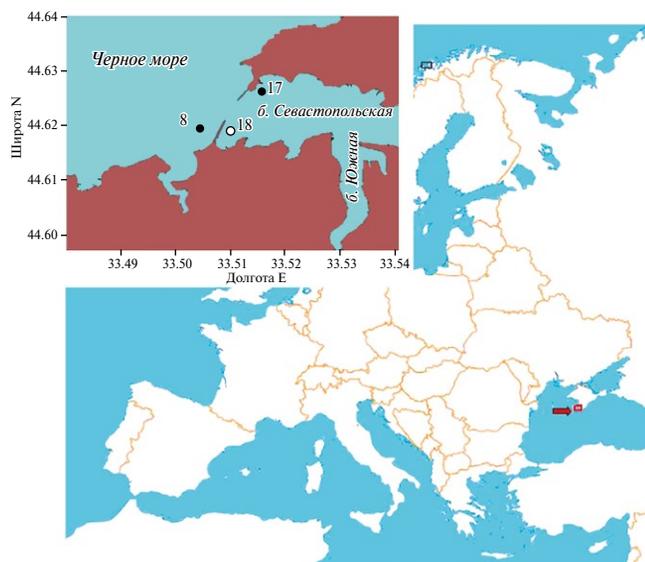


Рис. 1. Картограмма расположения основных станций отбора проб в открытом прибрежье Севастополя (ст. 8) и в устье Севастопольской бухты (станции 17, 18) в 2009–2015 гг.

и на станции в открытом прибрежье – в 300 м от берега (рис. 1). При исследовании короткопериодной изменчивости в 2013 г. пробы брали ежедневно, кроме выходных, начиная с 13 мая по 21 июня в устье бухты на ст. 18.

Пробы сгущали в лабораторных условиях с использованием воронки обратной фильтрации [21] и нуклеопоровых фильтров с размером пор 4–4.6 мкм. С середины 2013 г. для фильтрации стали использовать нейлоновое сито с размером ячеек 10 мкм. К фракции метазойного микрозоопланктона относили зоопланктонные организмы размером от ~50 до 500 мкм [3, 5, 9]. Полученную пробу объемом 30–70 мл фиксировали 40%-м раствором формальдегида до конечной концентрации в пробе 4%. Анализ проб проводили тотально в камере Богорова под микроскопом МБС-9 при увеличении 4×8. Копепод определяли преимущественно до вида на всех стадиях развития [8, 9]; других зоопланктонов определяли как до видового, так и более высокого таксономического уровня. Всего обработано 247 проб.

Температуру воды при отборе проб измеряли при помощи гидрологического термометра (2009–2010, 2014 гг.) и/или регистратора проводимости–температуры–плотности (“Mini CTD Profiler Valeport Limited”, Великобритания) (2011–2012 гг.). Эти данные по температуре ис-

пользовали в сезонных исследованиях и для контроля данных с метеосайтов. Для оценки суммарного количества тепла был применен показатель суммы активных температур (САТ). САТ рассчитывали как сумму среднесуточных значений температуры воды за те дни, когда температура превышала установленный порог. Ежедневные трехкратные в течение суток показания температуры воды в море для этих расчетов взяты на метеосайте [15]. Учитывая роль копепода-вселенца *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, определяющей максимальные уровни численности всего микрометазоопланктона в теплый период года, в качестве нижнего порога активной температуры взяты значения 18–20°C. Именно по достижению их начинается активный рост численности популяции этого вида как в исконных местах обитания [26], так и в Черном море [20, 22]. В практике многолетней лабораторной культуры *O. davisae* эти температуры являются критическими для развития науплиусов до копеподитных стадий [14, 19]. Для характеристики температурных условий в разные годы учитывали также общее количество дней в году с температурой воды $\geq 18, 20, 24$ и 26°C. При анализе короткопериодной изменчивости использованы метеорологические данные (атмосферное давление, скорость и направление ветра и др.), взятые на севастопольском метеосайте [16].

Видовое разнообразие оценивали по индексу Шеннона и коэффициенту Симпсона. Первый рассчитывали по формуле: $H = - \sum p_i \ln p_i$, где H – численное значение индекса Шеннона, $i = 1, 2, \dots, S$, S – количество видов, p_i – доля в пробе особей i -го вида, $p_i = n_i / N$. Формула для расчета по Симпсону: $D = 1 - \sum (p_i^2)$.

Для построения графиков и вычисления статистических параметров использовали программы Microsoft Excel, 2016, и SigmaPlot 12.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Короткопериодная изменчивость

Для исследования короткопериодной изменчивости был выбран весенне-летний период сезонного цикла с явно выраженным временным градиентом численности ММЗП. Регистрируемые факторы среды (температура воды, атмосферное давление, скорость и направление ветра) за время наблюдений проявляли существенные

колебания. Диапазон изменений температуры воды составил 5.2°C – от 18.2 до 23.4°C . При общей закономерности роста температуры наблюдались заметные ее флуктуации (рис. 2а). Вероятно, это связано с зависимостью температуры от силы ветра и его направления, т.е. с известной закономерностью повышения температуры при ослаблении ветровой активности, и наоборот [4]. В настоящем случае эта связь была слабой ($r^2 = -0.30$, $P = 0.124$). Наиболее частыми во время наблюдения были ветры направлений 180° – 315° , а именно южные–юго-западные и западные–северо-западные.

Общая численность ММЗП за время наблюдений менялась почти в 30 раз: от 4.6 до 149.4 тыс. экз/м³, в среднем за период наблюдений – 47.3 ± 42.3 тыс. экз/м³. Графически характер этих изменений можно представить восходящей пилообразной кривой (рис. 2б). Наблюдалась статистически значимая связь изменений численности с температурой воды ($r^2 = 0.71$, $P = 0.00002$) и направлением ветра ($r^2 = 0.37$, $P = 0.05$).

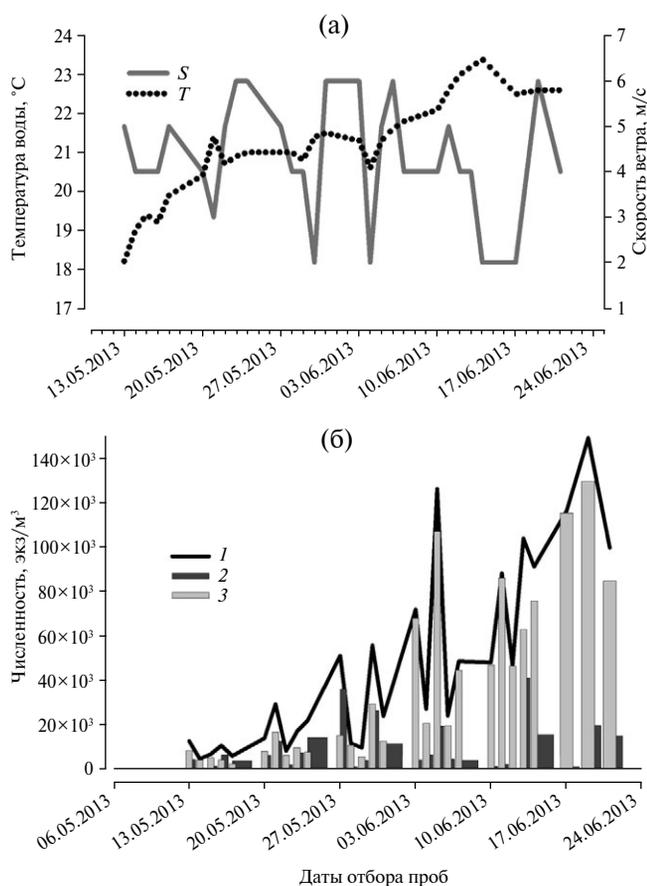


Рис. 2. Короткопериодная изменчивость скорости ветра S и температуры воды T поверхностного слоя (а), а также численности микрометазоопланктона (экз/м³) (б): общей (1), нечленистого (2) и членистого (3) в устье Севастопольской бухты в весенне-летний период 2013 г.

ности с температурой воды ($r^2 = 0.71$, $P = 0.00002$) и направлением ветра ($r^2 = 0.37$, $P = 0.05$).

Рачковый планктон, представленный в основном копеподами – их науплиальными и ранними копеподитными стадиями, составлял основу численности ММЗП. В период май–июнь 2013 г. его доля в общей численности ММЗП возрастала: к концу мая она в среднем составляла $\sim 60\%$, а в июне $\sim 90\%$. Доля нечленистого ММЗП уменьшилась с 41 до 9% общей численности при почти неизменных абсолютных количествах (~ 9.0 и 7.1 тыс. экз/м³).

В динамике численности копепод за исследованное время прослеживаются два периода. Первый период – с середины мая до первых чисел июня, когда основу численности ММЗП составляли виды рода *Acartia* (39.3% численности копепод), *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) – 23.6% и *Centropages ponticus* (Karavaev, 1894) – 22.8%. В сумме с гарпактицидами их вклад в общую численность копепод равнялся 90%. Средняя численность копеподы-вселенца *O. davisae* в этот период составляла $\sim 5\%$ общей и не превышала 5 тыс. экз/м³. Второй период – с первых чисел июня до конца периода ежедневных наблюдений (21.06.2013), во время которого наблюдался резкий подъем численности вида-вселенца (рис. 3а). В этот период его обилие непрерывно возрастало, достигнув к третьей декаде июня 100 тыс. экз/м³. По сравнению с первым периодом численность *O. davisae* возросла более чем в 40 раз. Максимально ее относительное обилие составляло до 90% всей численности копепод, а в среднем за второй период – почти 75%. Средняя численность *P. parvus* уменьшилась с 3.0 до 2.1 тыс. экз/м³, а численность *C. ponticus* осталась без изменений (2.9 тыс. экз/м³). При этом их доля в составе копепод уменьшилась в 6–7 раз – до 3–4%. Несмотря на рост абсолютной численности *Acartia* в ~ 2.4 раза, ее доля в общей численности копепод также заметно снизилась – в среднем до 16.3%.

Численность нечленистого ММЗП характеризовалась значительно более медленными темпами роста по сравнению с фракцией рачкового ММЗП и копепод (рис. 3а, 3б). Основным компонентом нечленистого планктона являлись велигеры брюхоногих моллюсков. На протяжении всего периода наблюдений они составляли в среднем 37–40% его численности (при вари-

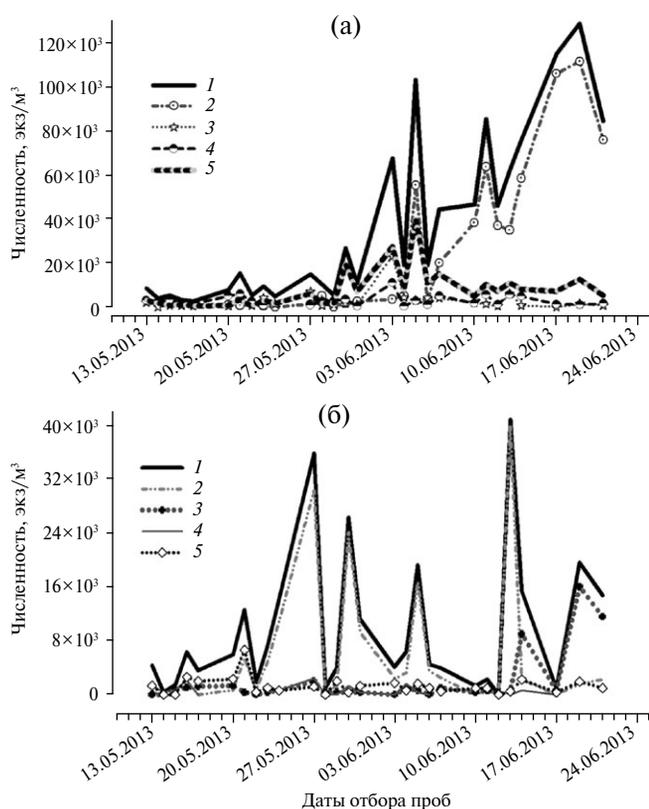


Рис. 3. Короткопериодная изменчивость численности ММЗП (экз/м³) в устье Севастопольской бухты в весенне-летний период 2013 г.: (а) — общей численности копепод (1), численности *O. davisae* (2), *P. parvus* (3), *C. ponticus* (4), *A. clausi* (5); (б) — общей численности нерачкового ММЗП (1), *Gastropoda* (2), *Bivalvia* (3), *Appendicularia* (4) и остального нерачкового (5).

ациях от 0 до 90%). В последнюю неделю наблюдений заметно возросла численность велигеров двустворчатых моллюсков — до 9–16 тыс. экз/м³. Личинки аппендикулярий и коловратки были малочисленны, особенно в июне. В начальный период наблюдений, до 21 мая, определенный вклад в рост численности нерачкового ММЗП вносили личинки полихет, в максимуме достигавшие численности более 6 тыс. экз/м³. Диапазон флуктуаций численности нерачковой фракции ММЗП был заметно выше по сравнению с рачковым планктоном (рис. 3б). Об этом свидетельствуют и величины коэффициентов вариации *CV*. Для рачкового ММЗП они составляли 70% в мае и 49% в июне, *CV* их доли в общей численности были еще меньше — 32 и 13%, *CV* для нерачкового ММЗП составляла по этим же позициям 111–104 и 46–86% соответственно. В состав ММЗП в рассматриваемый период времени входили науплиальные и ранние копеподитные стадии родов *Acartia*,

Oithona, *Paracalanus*, *Centropages*, науплиусы и копеподиты *Harpacticoida*, клadoцеры *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859), науплиусы усногих раков (*Cirripedia*), велигеры двустворчатых и брюхоногих моллюсков, личинки полихет и оболочника *Oikopleura dioica* (Fol, 1872). Изредка и в малых количествах встречались коловратки, *Hydroidomedusae*, а также *Isopoda* и личинки *Phoronida*.

Значения индекса Шеннона и коэффициента Симпсона при исследовании короткопериодной изменчивости имели общий нисходящий тренд. При этом хорошо выделялись два периода, в течение которых скорости изменения значений индексов значительно различались (рис. 4), что совпадало с упомянутым выше изменением пропорций в видовой структуре ММЗП. Средние значения индекса Шеннона для первого и второго периодов составляли соответственно 1.87 и 1.24; их различия были статистически значимыми (критерий Манна–Уитни, $P \leq 0.001$). Коэффициент Симпсона в большей части наблюдений свидетельствовал о высоком видовом разнообразии сообщества микрометазоопланктона (значения 0.7–0.9). Лишь с 10 июня его значения снизились до 0.18–0.6, что свидетельствует об уменьшении разнообразия (рис. 4). Следует отметить, что “отреагировал” коэффи-

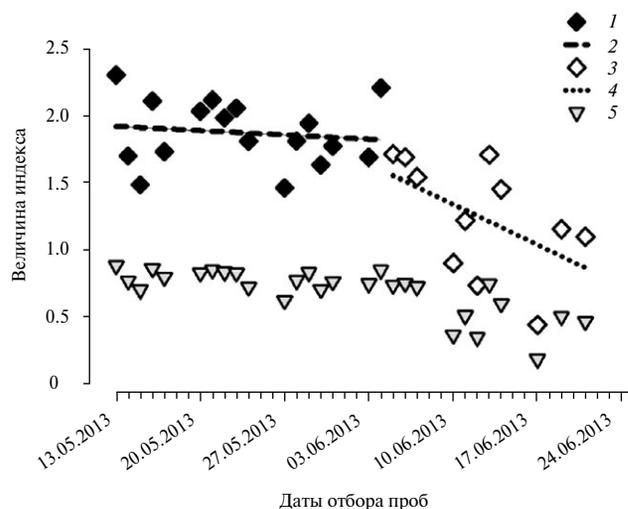


Рис. 4. Короткопериодная изменчивость индексов видового разнообразия и их тренды сообщества ММЗП прибрежных вод Севастополя в весенне-летний период 2013 г. Индекс Шеннона и его тренды: в период с 13 мая по 4 июня 2013 г. (1) и (2): $y = -0.01x + 442.92$, $R^2 = 0.09$; в период с 5 по 21 июня 2013 г. (3) и (4): $y = -0.06x + 2359.21$, $R^2 = 0.41$. Коэффициент Симпсона (5) — весь период наблюдений.

коэффициент Симпсона на изменение видовой структуры сообщества ММЗП на несколько дней позднее индекса Шеннона.

Долговременная изменчивость

Диапазон колебаний численности микрометазоопланктона за шестилетний период наблюдений составлял величины более трех порядков: от чуть менее 1 тыс. до >1.25 млн экз/м³. Внутрисезонные изменения численности обычно составляли ~ 2 порядков. Сезонная динамика численности ММЗП в целом соответствовала ходу годовых изменений температуры воды (рис. 5а). Многолетняя динамика численности характеризовалась колебаниями с двухлетней периодичностью, которая проявлялась как на уровне максимальных сезонных величин оби-

лия, так и на уровне среднегодовых показателей. Максимумы обилия наблюдались в 2010, 2012 и 2014 гг., снижение численности – в 2011, 2013 и 2015 гг. 2010 г. характеризовался аномально высокими значениями температуры воздуха и воды в летний период. Температура воды в прибрежье доходила до 30°C. В этот период наблюдался очень высокий локальный пик обилия ММЗП, который не был превзойден даже в следующей фазе повышения численности в 2012 г. Тем не менее каждый последующий период подъема численности отличался более высокими среднегодовыми показателями по сравнению с предыдущим, обуславливая общий тренд нарастания численности микрометазоопланктона в прибрежных водах. Межгодовые вариации обилия наиболее четко выражены в динамике числен-

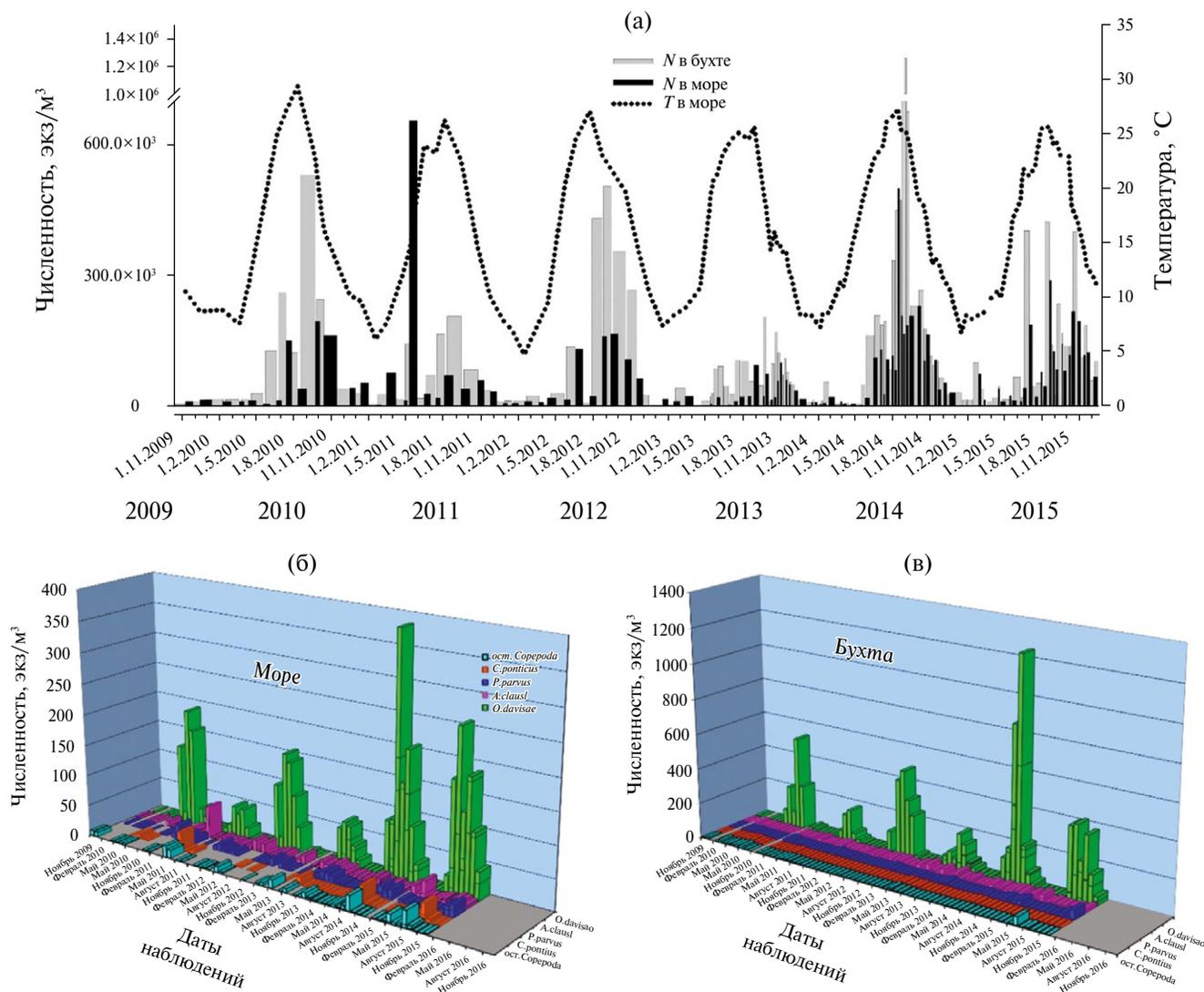


Рис. 5. Многолетняя динамика общей численности микрометазоопланктона (N) и температуры (а) и основных видов копепоид в поверхностных водах открытого взморья (б) и бухты (в).

ности *O. davisae* (рис. 5б, 5в). В 2014 г. — в очередной период повышения показателей обилия ММЗП — зарегистрированы максимальные уровни его общей численности и численности копеподы-вселенца за весь период наблюдений. Пик обилия *O. davisae* в открытом прибрежье приходился на середину августа и составлял ~390 тыс. экз/м³, что соответствовало 77% общей численности ММЗП. В устье бухты концентрация вида-вселенца достигла максимальных значений (>1.24 млн экз/м³, 99% ММЗП) в первых числах сентября, затем последовало резкое снижение значений к концу месяца.

На рис. 6а, 6б продемонстрирована динамика показателей суммарного количества тепла (САТ, количество теплых дней) в сравнении с вариациями среднегодовых значений численности вида-вселенца. Видно, что графики обилия вида практически повторяют таковые для САТ; межгодовые вариации количества дней с повышенной температурой воды также совпадают по направленности с динамикой численности. Налицо связь обилия вида-вселенца и температурных условий каждого конкретно-

го вегетационного сезона. Максимумы обилия ММЗП наблюдаются прежде всего при общей сумме тепла >3400° и количестве дней с повышенной температурой воды (≥24 и 26°C), соответственно >50 и 20.

Анализ шестилетних непрерывных рядов индексов Шеннона и Симпсона свидетельствует о связи их величин и численности ММЗП. Зависимость характеризовалась снижением показателей видового разнообразия при возрастании численности. Для открытого прибрежья коэффициенты корреляции составляли -0.40 ($P < 0.01$) и -0.50 ($P < 0.01$) для индексов Шеннона и Симпсона соответственно. Для устья бухты аналогичные показатели были несколько выше: от -0.53 до -0.40 ($P < 0.01$) и от -0.56 до -0.40 ($P < 0.01$). На уровне среднегодовых значений численности и величины индексов ситуация была несколько иной. В открытом прибрежье межгодовые изменения численности не проявляли значимой связи с вариациями индексов видового разнообразия. А в бухте эта связь выявлялась с высокой степенью значи-

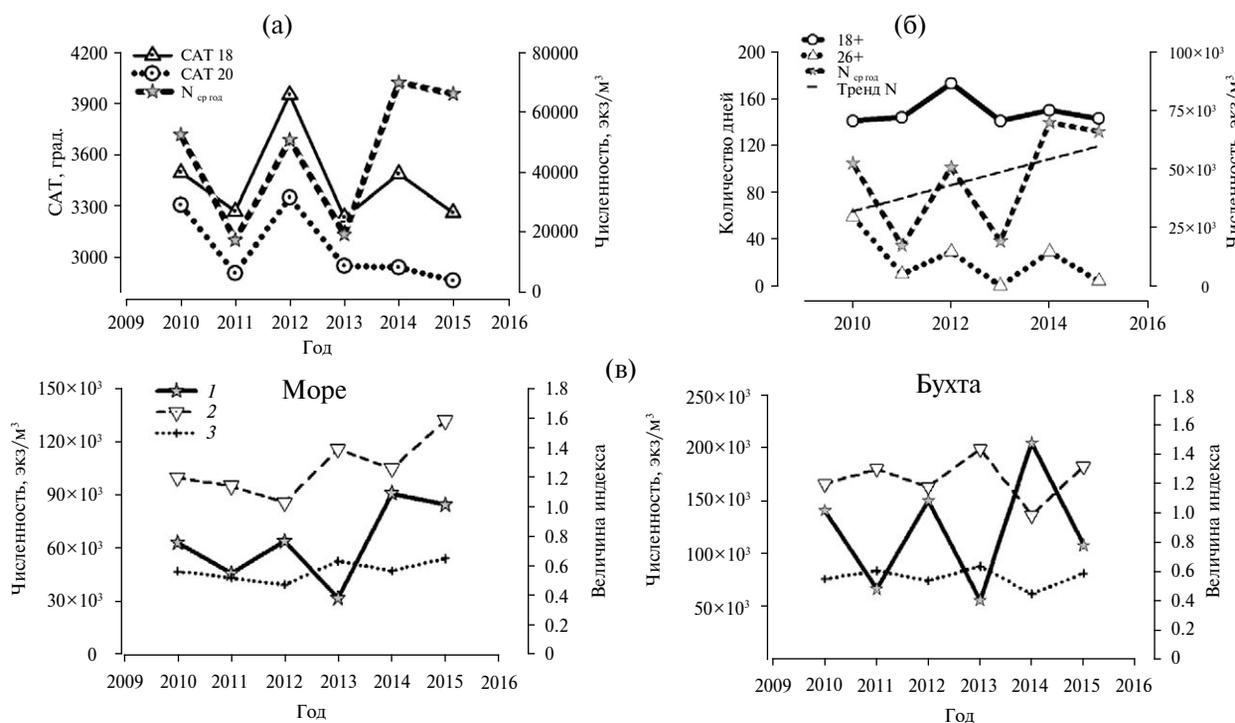


Рис. 6. Межгодовые изменения сообщества метазойного микрозоопланктона: (а) — среднегодовой численности ($N_{\text{ср.год}}$) *O. davisae* и суммы активных температур (САТ 18, САТ 20) в открытом прибрежье; (б) — среднегодовой численности *O. davisae* ($N_{\text{ср.год}}$) и количества дней с температурой выше 18°C (18+) и 26°C (26+) в открытом прибрежье; (в) — среднегодовых значений численности ММЗП (1), величин индексов Шеннона (2) и Симпсона (3) в открытом прибрежье (Море) и устье Севастопольской бухты (Бухта).

мости: коэффициенты корреляции составляли -0.95 ($P = 0.003$) и -0.97 ($P < 0.001$) (рис. 6в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Короткопериодная изменчивость

Эстуарные водоемы характеризуются динамичной средой в силу непостоянства действующих факторов: приливно-отливных явлений, речного стока, ветровых пульсаций и др. Именно к такому типу акваторий относится Севастопольская бухта. Основным фактором, определяющим циркуляцию вод в бухте, — ветер. Его вариации по силе и направленности могут приводить к изменению пространственного распределения температуры и солености в течение нескольких часов. Преобладающие восточные ветры способствуют выносу вод из бухты, а южные, юго-восточные и юго-западные — поступлению морских вод в бухту. Динамика водного режима бухты определяется прежде всего сгонно-нагонными явлениями [4]. Их влияние на перераспределение планктонных организмов в крымских водах отмечалось и ранее, например в [6, 7]. Воздействие “ветровых событий” (wind events) на короткопериодные изменения обилия и видового разнообразия планктона отмечены и в других морях, например у фитопланктона в прибрежных водах северо-западной части Средиземного моря [23], а также в глубоководной части этого района в позднелетний период при выполнении исследований по программе DYNAPROC [18].

Проведенные авторами статьи исследования в весенне-летний период показали значимое влияние температурного и ветрового факторов на короткопериодную изменчивость обилия микрометазоопланктона в прибрежных водах. При этом температура воды была фактором, определяющим направление основного тренда изменений обилия ММЗП, а ветровое воздействие сказывалось прежде всего на кратковременном его варьировании в поверхностном слое. Причинами кратковременных флуктуаций численности ММЗП при воздействии ветровых возмущений могли быть как чисто механическое перераспределение планктонных организмов в пределах слоя перемешивания, так и поведенческие реакции зоопланктеров, в частности различие реакции разных видов копепод на изменение турбулентности водной

среды, вызываемой ветром. Например, *Acartia* или *Centropages* могут переключаться в различные режимы питания и менее подвержены воздействию подвижности водной среды, тогда как ойтона опускается в более глубокие слои воды при неблагоприятных условиях турбулентности. Подобное поведение обнаружено при натурных наблюдениях за вертикальным распределением *O. davisae* в условиях штиля или ветрового волнения [17, 27]. Таким образом, при усилении ветрового воздействия происходило не только перераспределение общей численности, но и изменение видового состава ММЗП в поверхностном слое. Это, в свою очередь, отражалось на вариациях показателей видового разнообразия.

Как уже отмечалось, амплитуда флуктуаций численности нерачковой фракции ММЗП оказалась выше, чем у копепод, а итоговая скорость прироста численности — ниже. Большая часть нерачкового планктона представлена меропланктонными организмами, в частности планктонными стадиями брюхоногих и двустворчатых моллюсков. В определенный момент их жизненного цикла наступает фаза оседания личинок на дно, т.е. исчезновения из планктона. В благоприятных условиях планктонная фаза жизни моллюсков может составлять несколько дней. Таким образом, она сопоставима с масштабом наблюдаемой короткопериодной изменчивости численности ММЗП. Переход меропланктонных организмов к оседлой фазе мог как влиять на скорость прироста численности, так и усиливать короткопериодные флуктуации обилия его нерачковой фракции.

Долговременная изменчивость

Поверхностная температура — важнейший гидрофизический параметр для Черного моря, воздействующий на теплообмен между водной поверхностью и атмосферой, влияющий на циркуляцию вод и экологическое состояние акваторий [1, 2], определяющий сезонную динамику планктонного сообщества. Совпадение сезонных трендов общей численности ММЗП и температурного фактора в прибрежье Севастополя было показано ранее на более коротком временном отрезке при мониторинге данной акватории [12]. Следует отметить, что величина сезонных вариаций численности ММЗП в прибрежных

водах у Севастополя фактически соответствует таковой для ее пространственной и биотопической изменчивости в Черном море в летний период. Так, в августе 2011 г. на обширной акватории, включающей в себя северо-восточную часть Черного моря с Керченским предпроливьем, южнобережные воды Крыма, глубоководную часть моря в районе западной халистазы, северо-западную часть моря в районе филлофорного поля Зернова, а также устья Днепровско-Бугского лимана и акваторию Каркинитского залива, общее варьирование численности микрометазоопланктона составляло, как и сезонные, 2 порядка величин: от чуть более 4 тыс. до 465 тыс. экз/м³ [13].

При анализе межгодовых различий обилия микрометазоопланктона авторы сделали акцент на различиях температурных условий каждого из вегетационных сезонов, в первую очередь на суммарном количестве тепла за наиболее продуктивный — теплый — период года. Основа численности ММЗП — его рачковая фракция, составляющая на протяжении года в среднем >80% общей численности. Ее состав определяется прежде всего несколькими видами черноморских копепод. В последние годы особую роль среди них играет недавний вселенец в Черное море *Oithona davisae*. Его вклад в общую численность в периоды максимумов может достигать >90%. Новый вид теплолюбивый; максимума численности его популяция достигает при значительном прогреве поверхностных вод. Этим обстоятельством определяется совпадение направленности межгодовых вариаций его численности и температурных показателей — суммы активных температур и количества дней в году с повышенной температурой воды в море.

Среднегодовой уровень видового разнообразия сообщества ММЗП характеризовался умеренными величинами: 0.48–0.65 по индексу Симпсона и 1.0–1.6 по индексу Шеннона. Влияние вида-вселенца на видовое разнообразие сообщества микрометазоопланктона, обнаруженное на короткопериодном, внутрисезонном масштабе времени, отразилось также на масштабе многолетних флуктуаций. Это проявлялось в противофазных колебаниях среднегодовых показателей общей численности ММЗП и индексов видового разнообразия, причем наиболее ярко — в условиях бухты, где *O. davisae* достигает

наибольшего расцвета своей популяции в летний период. Этому способствует и более высокая трофность вод бухты, к которой этот вид по пищевым предпочтениям приспособлен лучше каляноидных копепод [24, 25].

ВЫВОДЫ

Науплиальные и ранние копеподитные стадии копепод родов *Acartia*, *Oithona*, *Paracalanus*, *Centropages*, науплиусы и копеподиты *Harpacticoida*, *Pleopis polyphemoides*, науплиусы усногих раков (*Cirripedia*), меропланктонные стадии двустворчатых и брюхоногих моллюсков, личинки полихет и оболочника *Oikopleura dioica* составляли основу численности ММЗП поверхностного слоя рассматриваемых акваторий. Рачковый планктон — наиболее массовая часть ММЗП, составляющая в среднем за год ≥80% общей численности. Копепода-вселенец *O. davisae*, развивающаяся в теплый период года в массовых количествах, доминирует в микрометазоопланктоне в это время. Ее вклад в общую численность максимально может достигать >90%.

Влияние температуры воды на обилие и видовое разнообразие метазойного микрозоопланктона проявлялось на всех исследованных временных масштабах — от дней–недель до сезонных и межгодовых. Во время кратковременного весенне-летнего интенсивного подъема численности ММЗП температура определяла основную направленность изменений, а ветер — кратковременные флуктуации численности за счет физического перемешивания воды и поведенческих механизмов перераспределения планктона в водной толще. Сезонная динамика численности ММЗП соответствовала ходу годовых изменений температуры воды. В плане многолетних изменений обнаружена связь вариаций среднегодовой численности ММЗП и суммарных показателей температурного фактора (в частности, суммы активных температур), определяющих уровень обилия массовых видов зоопланктона.

Индексы Шеннона и Симпсона свидетельствовали об умеренно высоком видовом разнообразии сообщества микрометазоопланктона в севастопольском прибрежье. В целом, наблюдалась обратная зависимость между величинами

индексов и численностью ММЗП. Она определялась возрастающим доминированием вида-вселенца *Oithona davisae* в планктоне в летний период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Шеремет Н.А. Долговременная изменчивость температуры поверхности Черного моря и ее отклик на глобальные атмосферные воздействия // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2008. Т. 5 (2). С. 76–83.
2. Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Шеремет Н.А. Черное и Азовское моря: сравнительный анализ изменчивости температуры поверхности (1982–2009 гг., спутниковая информация) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2011. Т. 8 (4). С. 209–218.
3. Заика В.Е., Морякова В.К., Островская Н.А., Цалкина А.В. Распределение морского микрозоопланктона. Киев: Наук. думка, 1976. 92 с.
4. Иванов В.А., Овсяный Е.И., Ренетин Л.Н., Романов А.С., Игнатъева О.Г. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 91 с.
5. Казанкова И.И. Особенности динамики оседания личинок мидии и митилястера в связи со сгонно-нагонными явлениями у юго-западных берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. 2000. Вып. 51. С. 35–39.
6. Ковалев А.В. Орудия и метод суммарного учета морского микро- и мезозоопланктона // Экология моря. 1980. Вып. 3. С. 61–64.
7. Никиткин В.Н., Скворцов Е.Ф. Непериодические изменения гидрологических элементов и состава планктона у южных берегов Крыма // Записки Крымского Общества Естествоиспытателей и Любителей Природы. 1927. Вып. 9. С. 67–79.
8. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев: Наук. думка, 1969. 536 с.
9. Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. Микрозоопланктон // Планктон Черного моря. Киев: Наук. думка, 1993. С. 165–183.
10. Программа комплексного экологического мониторинга океана.
11. Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид мирового океана. Киев: Наук. думка, 1985. 238 с.
12. Серегин С.А., Попова Е.В. Метазойный микрозоопланктон северочерноморских вод: обилие и состав в летний период // X Междунар. науч.-практ. конф. “Научные перспективы XXI века. Достижения и перспективы нового столетия”. Новосибирск, 2015. Т. 3. № 6. С. 166–171.
13. Серегин С.А., Попова Е.В. Численность и видовой состав метазойного микрозоопланктона в прибрежье Севастополя: 2009 – 2012 // Рыбное хозяйство Украины. 2012. Т. 6 (83). С. 3–9.
14. 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) // Marine Ecol. Progress Ser. 2010. V. 410. P. 97–109.
15. <http://www.pogoda.by/gidro/>
16. <http://www.sevmeteo.info/>
17. Incze L.S., Hebert D., Wolff N., Oakey N., Dye D. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress // Marine Ecol. Progress Ser. 2001. V. 213. P. 229–240.
18. Lasternas S., Tunin-Ley A., Ibañez F., Andersen V., Pizay M.-D., Lemee R. Short-term dynamics of microplankton abundance and diversity in NW Mediterranean Sea during late summer conditions (DYNAPROC 2 cruise; 2004) // Biogeosci. 2011. V. 8. P. 743–761.
19. Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnol. Oceanogr. 2003. V. 48 (3). P. 1304–1311.
20. Seregin S.A., Popova E.V. Long-term dynamics of abundance of the copepod-invader, *Oithona davisae*, in the coastal waters of the Black Sea // Russian J. Biol. Invasions. 2016. V. 7(4). P. 374–382.
21. Sorokin Yu.I., Kopylov A.I., Mamaeva N.V. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean // Marine Ecol. Progress Ser. 1985. V. 24. P. 27–41.
22. Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona Davisae* in the Cold Black Sea Environment // Turkish J. Fisheries and Aquatic Sci. 2016. V. 16. P. 77–90.
23. Thyssen M., Mathieu D., Garcia N., Denis M. Short-term variation of phytoplankton assemblages in Mediterranean coastal waters recorded with an automated submerged flow cytometer // J. Plankton Res. 2008. V. 30(9). P. 1027–1040.
24. Uchima M. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method // Marine Ecol. Progress Ser. 1988. V. 48. P. 93–97.
25. Uye Sh. Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence // Developments in Hydrobiol. 1994. V. 102. P. 513–519.
26. Uye Sh., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Marine Ecol. Progress Ser. 1995. V. 118. P. 121–128.
27. Visser A.W., Saito H., Saiz E., Kiorboe T. Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea // Marine Biol. 2001. V. 138. P. 1011–1019.

DIFFERENT-SCALE CHANGES OF ABUNDANCE AND SPECIES DIVERSITY OF METAZOAN MICROZOOPLANKTON IN THE COASTAL ZONE OF THE BLACK SEA

© 2019 S. A. Seregin^{1,*}, E. V. Popova¹

¹*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS*

Russia 299011 Sevastopol

**e-mail: serg-seryogin@yandex.ru*

Received: 10.09.2016

Revised version received: 15.09.2017

Accepted: 29.09.2017

The short-term, seasonal, and interannual variations in the abundance and species composition of the Black Sea metazoan microzooplankton have been analyzed at the open coastal area and the mouth of Sevastopol Bay in 2009–2015. Whatever the time scale, the temperature factor played the main role in abundance variations. In particular, the coincidence of two-year periodicities in the sum of active temperatures and the abundance of copepod-invader *Oithona davisae* at the interannual scale have been demonstrated. Variations of wind speed and direction have been shown to be significant factors in the short-term variations of microzooplankton abundance. The total species diversity of the community was found to depend significantly on the abundance of the invader species.

Keywords: metazoan microzooplankton, abundance, species diversity, short-term and interannual changes, sum of active temperatures.

DOI: 10.31857/S0321-0596465555-564