

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ТЕМНЫХ АЛЕКСАНДРА ВЛАДИМИРОВНА

**ВИДОВАЯ И ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОПЛАНКТОНА
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель
к.б.н. Ю.А. Загородняя

Севастополь – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ	2
ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 ЗООПЛАНКТОН ЧЁРНОГО МОРЯ – ИССЛЕДОВАНИЯ, ДИНАМИКА, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ	13
1.1. Исследования пространственно – временной изменчивости планктона Чёрного моря	13
1.2. Изменения в сообществе мезопланктона в Чёрном море за последние 50 лет	17
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	25
2.1. Методы сбора материала	25
2.1.1. Исследования сезонной и межгодовой динамики мезопланктонного сообщества	25
2.1.2. Исследования вертикального распределения мезопланктона.....	27
2.1.3. Исследования пространственного распределения зоопланктона	29
2.1.4. Методы измерения фоновых характеристик среды.....	30
2.2. Методы обработки и анализа материала	30
2.2.1. Методы лабораторной обработки проб	30
2.2.2. Методы математического анализа данных.....	31
ГЛАВА 3 ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ НОВОГО ДЛЯ ЧЁРНОГО МОРЯ ВИДА КОПОЕПОД РОДА OITHONA (CYCLOPOIDA) ..	34
ГЛАВА 4 ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЗОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ И ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ.....	40
4.1. Исследования вертикальной структуры мезопланктона и её суточной динамики в прибрежных водах Крыма по новой и традиционной методологии...	40
4.2. Вертикальная структура мезопланктона и её суточная динамика в глубоководной части Чёрного моря.....	49

ГЛАВА 5 МЕЖГОДОВАЯ И СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХАРАКТЕРИСТИК МЕЗОПЛАНКТОНА НА ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ 59

- 5.1. Сезонная и межгодовая динамика количественных характеристик и таксономической структуры мезопланктона в 2002 – 2004 гг. 59
- 5.2. Сезонная и межгодовая динамика таксономической структуры мезопланктона в 2009 – 2011 гг. 63
- 5.3. Сравнительный анализ сезонной динамики мезопланктона в разные годы в прибрежных водах Крыма 68

ГЛАВА 6 ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОПЛАНКТОНА ЧЁРНОГО МОРЯ..... 76

- 6.1. Пространственная и сезонная изменчивость параметров мезопланктонного сообщества на Севастопольском взморье..... 76
- 6.2. Крупномасштабная хорологическая структура мезопланктона в современных условиях 86

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 101

ВЫВОДЫ..... 105

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 107

ПРИЛОЖЕНИЕ А..... 131

ПРИЛОЖЕНИЕ Б..... 132

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ВКС	верхний квазиоднородный слой
ИнБЮМ НАНУ	Институт Биологии Южных Морей Национальной академии наук Украины
ИМБИ РАН	Институт Морских Биологических Исследований им. А. О. Ковалевского Российской академии наук
НИС	научно-исследовательское судно
ПрЧВМ	прибрежная черноморская водная масса
ПЧВМ	промежуточная черноморская водная масса
САК	Северо-Атлантическое Колебание (NAO)
СБС	Севастопольская Биологическая Станция
СЗЧ	северо-западная часть Чёрного моря
СКО	среднеквадратичное отклонение
ТПВ	температура поверхностной воды
ХПС	холодный промежуточный слой
КПМТ	кассетный планктометр Мельникова - Темных

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Понимание причин и тенденций изменений, происходящих в пелагиали Чёрного моря, является одной из актуальных задач современной гидробиологии и океанологии. Её решение требует обновления наших представлений о состоянии планктонных сообществ, их изменениях под влиянием гидрологических и гидрохимических полей. Чёрное море относится к водоемам бореальной области с высокой амплитудой сезонных колебаний температуры воды, которая является одним из основных факторов, влияющих на распределение мезопланктона. Мезопланктон играет ключевую роль в пелагической пищевой сети, связывая первичных производителей с высшими трофическими уровнями, главным образом, рыбами, поэтому состояние сообщества мезопланктона является важным показателем состояния окружающей среды. В последние десятилетия в Азово-Черноморском бассейне отмечается активное проникновение и натурализация новых видов. При этом распределение видов-вселенцев в открытых районах моря остается мало изученным, как и происходящие под их влиянием изменения структуры планктонных сообществ.

Первоочередной задачей нашего исследования было уточнить современный таксономический состав основных представителей мезопланктона Чёрного моря, изучить особенности пространственного распределения отдельных видов, включая виды-вселенцы, в открытых и прибрежных районах моря, особенности сезонной динамики зоопланктона и её изменения под влиянием новых видов.

Степень разработанности выбранной темы. Пространственному распределению зоопланктона в Чёрном море стали уделять внимание с начала планктонологических исследований в этом районе, уже в конце XIX – начале XX века были описаны общие закономерности пространственно – временного распределения зоопланктона в Чёрном море (Остроумов, 1891, 1893, 1896; Зернов, 1904, 1908, 1913). В послевоенные годы в Черноморской океанографической экспедиции и рейсах на судне «Академик Ковалевский» были получены данные о распределении зоопланктона в разных районах моря (Галаджиев, 1948; Никитин, 1949). Исследования А. П. Кусморской (1954) в 1948 – 1951 гг. показали, что наиболее обильные скопления мезопланктона формируются в северо-западной части Чёрного моря. В 1951 – 1957 гг. проводились исследования распределения планктона в Чёрном море в связи с гидрологическими факторами среды (Петипа, Сажина, Делало, 1963). Работы в эти годы характеризуют распределение зоопланктона до начала усиления антропогенного влияния на экосистему Чёрного моря, исследования в последние десятилетия выявили изменения в составе

и распределении планктона, связанные с эвтрофированием, загрязнением и другими видами антропогенного воздействия на экосистему, в том числе, на зоопланктон (Современное состояние..., 2003). Вселение новых планктонных видов явилось одним из факторов, заметно повлиявших на состояние планктонного сообщества в целом (Загородняя, 2002; Загородняя и др., 2003; Finenko et al., 2003; Финенко и др., 2005; Еремеев и др., 2009; Temnykh, Nishida, 2012) и, в частности, на аборигенные виды (Темных и др., 2012), изучение особенностей распределения вселенцев в новом бассейне проводилось, в основном, в прибрежных районах и бухтах (Загородняя, 2002; Gubanova, Altukhov, 2007; Селифонова 2009). На момент выполнения данной работы стала очевидной необходимость в уточнении таксономического состава зоопланктона Чёрного моря с учётом новых видов. Оставались неизвестными особенности горизонтального распределения ставшего массовым видом вселенца *Oithona davisae* на больших масштабах, была неизвестна вертикальная структура его распределения в Чёрном море. Особенности пространственного распределения аборигенных видов, претерпевшие изменения за последние годы, также нуждались в уточнении. В связи с вышеперечисленным были сформулированы цель и задачи данной работы.

Цель и задачи исследований. Основная цель диссертационной работы – выявление на разных масштабах особенностей пространственной и временной изменчивости таксономических и количественных характеристик мезопланктонного сообщества Чёрного моря и их связь с абиотическими факторами среды.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. уточнение видового состава мезопланктона Чёрного моря, таксономическое определение нового для Чёрного моря вида (Cyclopoidea, *Oithona*), который в настоящее время является массовой формой в планктоне;
2. изучение суточной изменчивости вертикального распределения массовых видов мезопланктона в открытом море и побережье;
3. выявление межгодовой изменчивости сезонной динамики мезопланктона в прибрежной акватории Крыма;
4. описание пространственной изменчивости распределения массовых представителей черноморского мезопланктона;
5. оценка влияния абиотических факторов на распределение мезопланктонного сообщества;
6. разработка нового прибора и методики сбора мезопланктона в градиентных зонах для исследования мелкомасштабной изменчивости качественного и количественного состава мезопланктона.

Методология и методы диссертационного исследования

Объектом исследований в данной работе является мезопланктон Чёрного моря, особое внимание уделено его массовому представителю, вселенцу *Oithona davisae*.

Предметом исследований является пространственно-временная изменчивость видового состава и количественных характеристик мезопланктона Чёрного моря.

Материалы исследований, используемые в настоящей работе, разделяются на две группы: пробы мезопланктона, собранные автором а) традиционными орудиями лова и б) новым пробосборником, разработанным автором совместно с В. В. Мельниковым. (касетным планктонометром Мельникова – Темных).

В первой группе объединены данные автора за период 2002 – 2011 гг., собранные сетью Джели; ко второй относятся материалы по вертикальному распределению мезопланктона, собранные автором в 2009 г. новым пробосборником.

Изучение мезопланктона выполнено как на основе стандартных методов планктонологии, так и с использованием нового прибора и методики, разработанных в ходе выполнения настоящего исследования.

Описание методов расчетов приводится в соответствующих разделах диссертации. Основная часть выводов, представленных в диссертации, получены автором самостоятельно. Приведенные в диссертации положения обеспечиваются большим массивом фактических данных и подтверждаются результатами, полученными другими исследователями.

Положения, выносимые на защиту:

1. Новый для Чёрного моря вид пелагических циклопоид, ставший массовым компонентом планктона, определен как *Oithona davisae* Ferrari и Орси, 1984 (Cyclopoida: Copepoda). Показано, что ареал обитания *Oithona davisae* существенно расширился и распространился на Черноморо-Азовский регион. Подробно изучена биология вселенца в новом регионе, показано, что он достигает высокой численности и активно размножается не только в прибрежье, но и в открытых водах Чёрного моря. Средние размеры самок и самцов *O. davisae* уменьшаются с удалением от берега. Максимальная длина половозрелых особей отмечена в северо-западной части Черного моря (СЗЧ), минимальная – в юго-восточной части. Обнаружены суточные изменения в вертикальном распределении *O. davisae* в Чёрном море, которое характеризуется максимальным обилием рачков в верхнем 0–10 м слое в вечерние, ночные и утренние часы; днём рачки опускаются в нижележащий слой 10–25 м. По вертикали вид *O. davisae* разобщён с другим аборигенным представителем рода *Oithona* – *O. similis*.

2. Выявлены узкие вертикальные слои скопления зоопланктона, приуроченные к градиентам гидрофизических параметров, ниже и выше которых концентрация планктеров уменьшалась на 1 – 3 порядка. Разработанный автором пробосборник, (кассетный планктонометр Мельникова – Темных, Патент RU 2541453 С1, 2015) позволяет исследовать тонкую структуру пространственного и вертикального распределения зоопланктона в открытом море и, что особенно важно, в прибрежных акваториях над небольшими глубинами, где полученные с помощью нового пробосборника данные более репрезентативны по сравнению с сетью Джеди.

3. В сезонной динамике мезопланктона в прибрежной акватории Чёрного моря у юго-западного побережья Крыма в 2002 – 2004 и 2009 – 2011 гг. выявлено два – три пика обилия зоопланктона. В эти годы сезонный максимум обилия каждого вида кладоцер наблюдался, по сравнению с 1960-ми годами, на месяц позднее. Амплитуда сезонных колебаний обилия зоопланктона на протяжении 2000-х годов уменьшилась по сравнению с 1990-ми годами. Различия между полузакрытой бухтой и открытыми водами в сезонной динамике мезопланктона проявилось в большей сезонной изменчивости количественных характеристик в бухте. Уровень изменчивости количественных показателей резко возрастает в период сезонной перестройки планктонного сообщества. В 2009 – 2011 гг., по сравнению с 1990-ми годами, наблюдалось восстановление численности популяций многих видов зоопланктона, что, при уменьшении амплитуды сезонных колебаний обилия планктона, свидетельствует о наступающей стабилизации состояния черноморского зоопланктона.

4. Пространственное распределение мезопланктона в Чёрном море крайне неравномерно, максимумы численности приурочены к прибрежным районам и бухтам. Высокая численность мезопланктона, зарегистрированная в 2011 г., свидетельствует об улучшении экологического состояния Каркинитского залива и акватории у Керчи. Показано, что на пространственное распределение мезопланктона влияет совокупность как абсолютных величин гидрохимических и гидрофизических характеристик, так и их вертикальных градиентов.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена применением общепризнанных методик по изучению зоопланктона во время сбора и обработки материала. Полученная в процессе информация дополнена сведениями из 299 литературных источников.

Научная новизна полученных результатов:

- дано корректное таксономическое название и описание нового для Чёрного моря вида *Cycloroida*. Уточнён современный видовой состав черноморского мезопланктона. Впервые для Чёрного моря исследованы особенности пространственного распределения нового вида в связи с гидрологическими и гидрофизическими факторами среды;

- разработан новый прибор для исследования мелкомасштабной структуры пространственного и вертикального распределения мезопланктона (получены Патенты РФ и Украины). Его основные достоинства:

- минимальные затраты времени на сбор проб.
- возможность исследовать тонкую структуру распределения планктона;

- уточнены особенности вертикального распределения массовых представителей мезопланктона и видов-вселенцев в прибрежье и в глубоководной зоне и показана связь распределения с вертикальной структурой водных масс;

- исследованы сезонная и межгодовая изменчивость мезопланктона в прибрежных акваториях Севастополя; описаны количественные характеристики этой изменчивости;

- исследована пространственная структурированность мезопланктона Чёрного моря в связи с гидрофизическими и гидрохимическими факторами.

Практическое и теоретическое значение полученных результатов. Результаты исследования могут быть использованы при:

- оценке влияния гидрологических и метеорологических процессов на структуру и функционирование планктонных сообществ;
- планировании экологического мониторинга и разработке принципов рационального природопользования и охраны природных ресурсов Чёрного моря;
- оценке роли массовых видов и вселенцев в формировании структуры экосистем;
- разработке новых методов анализа изменчивости мезопланктона Чёрного моря в зависимости от вариации гидрометеорологических характеристик среды.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Диссертация выполнялась в соответствии с планом научных исследований ИнБЮМ НАНУ, а позже ИМБИ РАН:

- «Исследование факторов поддержания устойчивости морских экосистем» (2003 – 2007 гг., № госрегистрации 0103U001048).
- «Создание системы информационного обеспечения биоресурсных и экологических исследований в Азово-Черноморском бассейне, других акваториях Мирового океана» (2010 – 2012 гг., № госрегистрации 0110U006203).
- «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и морской среды Чёрного моря с использованием современных радиохемоэкологических, биологических и информационных технологий» (2013 – 2015 гг., фактически до 2014; № госрегистрации 0113U00360).

- «Разработка научных основ, методов и технологий сохранения и воспроизводства биоразнообразия морских экосистем» (2007 – 2011 гг., № госрегистрации 0106U012579).
- «Адаптации экосистем приморских элементов экосистемы Украины в условиях действия биотических и абиотических факторов» (2012 – 2016 гг., фактически до 2014; № госрегистрации 0112U001629).
- «Разработка критериев оценки чувствительности планктонных сообществ пелагиали к антропогенной нагрузке по характеристикам биофизических полей» (2013 – 2017 гг., фактически до 2014; № госрегистрации 0113U003469).
- «Проведение комплексных экологических, гидробиологических и биотехнологических исследований с целью решения фундаментальных и прикладных проблем устойчивого использования ресурсного потенциала, обновления и сохранения морского биоразнообразия и качества морской среды Азово-Черноморского региона» (2012 г.; № госрегистрации 0110U006203).

Личный вклад соискателя. Определение цели и постановка задач осуществлялись соискателем совместно с научным руководителем и соавторами научных публикаций. Соискателем самостоятельно выполнялся выбор методологии, проведён сбор и анализ зоопланктонных проб, анализ полученных результатов, выполнены расчеты, сформулированы выводы.

В работах, опубликованных с соавторами, конкретный вклад соискателя заключался в следующем:

- в работах (139, 141, 142, 145 – 149, 275, 277 – 288, 291) автором выполнен сбор данных, лабораторная (таксономическая и количественная) обработка проб планктона, постановка задачи, анализ материалов, подготовка данных и текста к публикации;
- в работах (95, 111 – 113 и 276) автором выполнена разработка устройства и методики работы с ним, подготовка научных данных к публикации;
- в работах (29, 61, 138, 143, 144) автор принял участие в постановке задачи, сборе проб и анализе данных, подготовке текста к публикации;
- в работах (93, 138, 150, 152, 235, 236, 289, 290, 292) автор выполнил разработку направлений и методов анализа, постановку задачи, расчет и анализ научных материалов, подготовку к публикации;

Права соавторов публикаций не нарушены.

Апробация результатов диссертации. Основные результаты работы обсуждались на следующих международных и региональных научных конференциях и симпозиумах:

1. Международный семинар «Современные технологии мониторинга и освоение природных ресурсов южных морей России» (Россия, Ростов-на-Дону, 2005 г.).
2. 7-я международная конференция "Водные экосистемы, организмы, инновации-7" (Россия, Москва, 2005 г.).
3. Международная научная конференция, посвящённая 135-летию Института биологии южных морей «Проблемы биологической океанографии XXI века» (Севастополь, 2006).
4. 4-й международный AfPR – Plankton Symposium (Бразилия, Джоао Пессоа, 2007).
5. Международный научный симпозиум «4th International Production Zooplankton Symposium, Human and climate forcing of zooplankton populations» (Япония, Хиросима, 2007).
6. Международная научная конференция «Современные проблемы рационального природопользования в прибрежных морских акваториях Украины» (Крым, Кацивели, 2007).
7. II Международный научный симпозиум «Effects of Climate Change on Marine Ecosystems» (Германия, Киль, 2007).
8. 43 Международный научный симпозиум «Estuarine & Coastal Sciences Association» (Португалия, Лиссабон, 2008).
9. Международный научный симпозиум «Effects of Climate Change on the World's Oceans» (Испания, Хихон, 2008).
10. Морской международный конгресс «5 World Fisheries Congress» (Япония, Йокогама, 2008).
11. Международная научная конференция «2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conference» (Болгария, София, 2008).
12. ICES CM - 2009 (Германия, Берлин, 2009).
13. XI Международная научно-техническая конференция МСОИ (Россия, Москва, 2009).
14. Международный научный симпозиум «Climate Change Effects on Fish and Fishery» (Япония, Сендай, 2010).
15. Международный научный симпозиум «5th International Zooplankton Production Symposium» (Чили, Пукон, 2011).
16. VII Международная молодёжная научная конференция «Понт Эвксинский – 2011» (Севастополь, 2011).
17. II Международный научный симпозиум «Effects of Climate Change on the World's Oceans» (Корея, Еосу, 2012).

18. VIII Международная научно-практическая конференция молодых учёных «Понт Эвксинский – 2013» по проблемам водных экосистем (Севастополь, 2013).

19. Международная молодёжная научная конференция «Экологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление прибрежной зоной» (Россия, Севастополь, 2014).

20. Международный научный симпозиум «Effects of Climate Change on the World's Oceans» (Бразилия, 2015).

21. II Научно-практическая молодежная конференция «Экобиологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление биологическими ресурсами» (Россия, Ялта – Севастополь, 2015).

22. Научные чтения «Биоразнообразие и продуктивность водных экосистем», посвященные 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН УССР, профессора Владимира Николаевича Гресе (Россия, Севастополь, 2015).

23. Молодежная научная конференция «Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования» (Россия, Севастополь, 2016).

Публикации. Научные результаты диссертации представлены в 40 публикациях, включая научные журналы, тезисы и материалы 22-ти международных научных конференций. В изданиях, рекомендованных ВАК России, опубликовано 6 работ, из них две публикации, входящие в наукометрическую базу данных SCOPUS, четыре – в систему РИНЦ. Получено три патента: Патент RU 2541453 C1 «Устройство для сбора количественных проб зоо- и ихтиопланктона» в 2015 г., Пат. 70081 U UA «Способ оперативного комплексного исследования морских планктонных сообществ» в 2012 г. и Пат. 91144 UA «Устройство для сбора количественных проб зоо- и ихтиопланктона» в 2010 г.,

Диссертация состоит из введения, шести разделов, заключения и выводов; содержит 133 страницы основного текста, 14 таблиц и 54 рисунка.

Благодарности. Настоящая работа выполнена в отделе биофизической экологии Института Морских Биологических Исследований Российской Академии Наук.

Автор выражает большую признательность научному руководителю к.б.н. Ю. А. Загородней, руководителю отдела биофизической экологии д.б.н. Ю. Н. Токареву, сотрудникам отдела планктона и отдела биофизической экологии, а также другим сотрудникам ИМБИ РАН, оказавшим автору неоценимую помощь в ходе выполнения настоящей работы.

ГЛАВА 1

ЗООПЛАНКТОН ЧЁРНОГО МОРЯ – ИССЛЕДОВАНИЯ, ДИНАМИКА, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

1.1. Исследования пространственно – временной изменчивости планктона Чёрного моря

Первые исследования зоопланктона в Чёрном море относятся к XIX веку (Мечников, 1868; Чернявский, 1868; Гребницкий, 1873; Кричагин, 1873; Переяславцева, 1891; Караваев, 1894), в качестве пробосборников применялись планктонные сети. В 1890 – 1894 гг. исследовались вопросы влияния фоновых характеристик среды на распределение планктона (Остроумов 1891, 1893, 1896) и биогеографического районирования Черного моря (Совинский, 1904). Были описаны общие закономерности пространственно – временного распределения зоопланктона в Чёрном море, особенности его суточной и сезонной динамики (Зернов 1904, 1908, 1913; Рубинштейн, 1926). В 1922 – 1928 гг. было установлено, что в прибрежных районах моря нижняя граница распространения зоопланктона опускается до 175 – 200 м, а в центральных частях моря поднимается до глубин 140 – 160, а иногда до 100 – 120 м (Никитин, 1926). Было выявлено, что распределение водных масс и их взаимодействие является одним из главных факторов распределения жизни в пелагиали Чёрного моря (Малятский, 1940). Исследования численности и биомассы зоопланктона проводились в это время у берегов Новороссийска (Косякина, 1936, 1937, 1940) и Карадага (Долгопольская, 1940; Ухтомский, 1940; Ключарёв, 1952). Было показано, что особенностью сезонных изменений биомассы зоопланктона прибрежных акваторий является наличие одного – двух пиков развития зоопланктона на протяжении года (Загоровский, 1925а; 1925б; Рубинштейн, 1926; Коноплёв, 1937; 1938).

В послевоенное время на СБС проводились работы по исследованию зоопланктона Черного моря (Водяницкий, 1941, 1954, 1968; Богоров, 1941, 1947, 1948). К концу 40-х годов прошлого века благодаря исследованиям М. А. Долгопольской (1940), М. А. Галаджиева (1948 а, 1948 б) в основном было завершено описание таксономического состава и фаунистических комплексов зоопланктона Чёрного моря. Впервые были описаны случаи проникновения средиземноморских видов зоопланктона в Чёрное море. К концу 1960-х данные по фауне зоопланктона Чёрного были обобщены и опубликованы в «Определителе фауны Чёрного и Азовского морей» (Брайко и др., 1968; Беческу и др., 1969; Определитель фауны 1968, 1969).

В 1951 – 1957 гг. проводились исследования распределения планктона в Чёрном море в связи с гидрологическими факторами среды (Петипа, Сажина, Делало, 1963; Битюков, 1969), начаты систематические исследования сезонной динамики основных комплексов зоопланктона на северо-западном шельфе (Коваль, 1961; 1984). Исследования А. П. Кусморской (1954) в 1948 – 1951 гг. показали, что именно в западной части Чёрного моря формируются наиболее обильные скопления мезопланктона. Позже были описаны общие закономерности межгодовой динамики мезопланктона моря (Кусморская, 1950, 1955; Брайко и др., 1960; Федорина, 1968). Количественные характеристики зоопланктона исследовались у Карадага (Ключарёв, 1952; Лазарева, 1957; Бенько, 1962), отмечена связь изменений состава и биомассы мезопланктона с межгодовой динамикой температуры. Была показана основная причина снижения биомассы зоопланктона в середине лета в результате интенсивного выедания его пелагическими хищниками, также выявлено, что динамика таксономического состава зоопланктона характеризуется сезонной сменой экологических комплексов видов (Кусморская, 1954, 1955; Бенько 1962).

В открытом прибрежье Севастополя в период 1960 – 1969 гг. исследовались сезонная и межгодовая динамика мезопланктона и его основных представителей (Грезе и др., 1968, 1971). Было разработано принципиально новое орудие для количественного учета мезопланктона – Планктонометр (Грезе, 1962), который каждые 20 дней на протяжении 10 лет буксировали на разрезе у Севастополя. Детально рассмотрена сезонная динамика популяций ведущих видов мезопланктона Чёрного моря в 1960 – 1969 гг. Отмечена однопиковая кривая динамики численности зоопланктона в течение года с максимумом в октябре – ноябре и минимумом в марте – апреле (Грезе и др., 1971, 1979).

В начале 1970-х начался этап исследования развития, роста, питания, энергетического обмена и продукции разных видов и сообществ мезопланктона (Водяницкий, 1954; Грезе и др., 1968; Миронов, 1954, 1960, 1967; Павлова, 1961, 1967; Петипа, 1959а, 1959б, 1964, 1965; Радкевич, 1977; Сажина, 1968, 1987; Сажина, Делало, 1968; Основы биологической..., 1979; Ковалева, 1988; Финенко и др., 1995).

В 1994 – 1995 гг. Ю. А. Загородней, А. В. Ковалевым и Н. А. Островской были проведены исследования сезонной динамики черноморского зоопланктона у берегов Крыма. Авторы выявили изменения в сезонном перераспределении зоопланктона после вселения мнемнопсиса в Черное море. До массового развития мнемнопсиса пик биомассы кормового зоопланктона приходился на июль – август, после вселения – на весну (Ковалев и др., 1996; Загородняя, Ковалев, 2001; Загородняя и др., 2004).

В районе открытого Севастопольского побережья и в Севастопольской бухте накоплены данные многолетних исследований рачкового и желетелого планктона (Ковалев, 1980; Беляева, Загородняя, 1988; Губанова, 2000, 2002, 2003; Губанова и др., 2002; Ковалев, Губанова, 1995; Губарева и др., 2004, и др.). В эти годы преобладающим по численности видами были *A. clausi* и *O. nana*. Авторы отмечают увеличение количества пиков численности зоопланктона в течение года (от одного до трех – весенний, летний и осенний), а также увеличение величин численности и биомассы зоопланктона летом на разрезе от открытого моря вглубь бухты. В сезонном цикле обилия зоопланктона Севастопольской бухты с 1976 г. отмечали два пика – весенний и летне-осенний. С 1981 по 1983 г. отмечено увеличение численности и биомассы зоопланктона открытого побережья (Беляева, Загородняя 1988). Экосистемные исследования зоопланктона у берегов Севастополя проводили Е. В. Павлова и Н. В. Шадрин (Шадрин, Павлова, 1999). С 2009 г. начат и продолжается мониторинг зоопланктона открытого побережья Севастополя в связи с гидрофизическими и биофизическими факторами среды, накопленные данные сводятся в базы данных (Темных и др., 2006, 2008; Темных, Силаков, 2014; Силаков, Темных, 2007, 2015; Лях и др., 2016, Темных и др., 2016). Мониторинг выполняется традиционной сетью Джели и новым пробосборником КПМТ, по характеристикам уловистости аналогичным планктометру Грезе, в том же районе, где проводились исследования в 1960 – 1969 гг. По состоянию на 2002 – 2011 гг., в пробах встречаются представители мезопланктона, представленные в таблице 1.

Таблица 1

Таксономический состав массовых представителей мезопланктона Чёрного моря

№	таксон
1	<i>Acartia clausi</i> Giesbr., 1889
2	<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849
3	<i>Calanus euxinus</i> Hulsemann, 1991
4	<i>Centropages ponticus</i> Karavaev, 1895
5	<i>Oithona davisae</i> Ferrari and Orsi, 1984
6	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866
7	<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)
8	<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)
9	Haracticoida
10	<i>Evadne spinifera</i> P.E. Müller, 1868
11	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1852
12	<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart)
13	<i>Pseudoevadne tergestina</i> Claus, 1877
14	<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid & Svezy, 1921
15	<i>Oikopleura dioica</i> Fol, 1872
16	<i>Sagitta setosa</i> Müller, 1847
17	<i>Beroe ovata</i> Bruguiere, 1789
18	<i>Mnemiopsis leidyi</i> (A. Agassiz, 1965)
19	<i>Pleurobrachia pileus</i> (O. F. Müller, 1776)

20	<i>Aurelia aurita</i> (Linnaeus, 1758)
21	<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)
22	Hydromedusae
23	Cirripedia Nauplii
24	Decapoda Larvae
25	Rotatoria
26	Bivalvia Larvae
27	Gasrtopoda Larvae
28	Polychaeta Larvae

Было показано, что изменения Черноморской экосистемы в последние годы развивались под влиянием изменений климата, эвтрофикации и проникновения новых для данного региона видов (Мее, 1992; Виноградов и др., 1992; Ковалев и др., 1993, 1996; Загородняя, 1990; Загородняя, Скрябин, 1995; Kovalev et al., 1997, 1998a, 1998b; Konsulov, Kamburska, 1998; Ozsoy, 1999; Kideys, 2002; Загородняя, Мурина, 2001; Загородняя и др., 2001, 2003, 2004; Temnykh et al., 2007a; Temnykh et al., 2007b; Temnykh et al., 2007c; Токарев и др., 2007; Tokarev et al., 2008a, 2008b, 2008c, 2008d, 2010; Temnykh, Silakov 2015a, 2015b и др.). Наиболее резкие изменения состава и обилия морского мезопланктона в северном полушарии произошли синхронно за последние десятилетия во всех Европейских морях, включая Чёрное (Planque, Taylor, 1998; Levitus et al., 2000; Dippner et al., 2001; Beaugrand et al., 2002; Hays et al., 2005; Chiba et al., 2006; Oguz et al., 2006; Bethoux et al., 1990; Mackenzie et al., 2007; Воскресенская и др., 2004; Mills 1995; Kiørboe 1998; Fromentin, Planque, 1996; Niermann et al., 1998, 1999; Chavez et al., 2003; Parsons, Lear, 2001; Peterson, Schwing, 2003; Hallet et al., 2004; Temnykh et al., 2008, 2010, 2011a, 2011b, 2011c).

Изменения климата оказывают влияние на морские течения, интенсивность вертикального водообмена, определяя последующее изменение количества биогенов (Mankovsky, 1990; Marshall et al., 1997; Титов, 2003; Полонский и др., 2008; Fromentin, Planque, 1996; Ottersen, Stenseth, 2001; Reid et al., 2001; Edwards et al., 2002; Beaugrand et al., 2002; Edwards, Richardson, 2004; Polyakov et al., 2005). Такие колебания приводят к росту или снижению биомассы доминирующих видов планктона, что может дестабилизировать состояние экосистемы (Carlton, 1987; Dippner, Kroncke, 2003; Temnykh et al., 2012). Было показано, что в северном полушарии внешним фактором изменений экосистем выступает динамика атмосферных процессов в северной Атлантике. Одним из показателей этой динамики являются изменения индекса Северо-Атлантического Колебания (САК): колебание атмосферной массы между районом Исландии (минимум) и районом Азорских островов (максимум), эти колебания в значительной степени определяют погоду (интенсивность и траектории циклонов и штормов, аномалии осадков и приземной температуры воздуха) в большинстве стран Европы (Hurrell,

1995; van Loon, Rogers, 1978; Hurrell, van Loon, 1997; Moron et al., 1998; Hurrell et al., 2003). Индекс САК определяет направление и размах пространственных изменений региональных морских экосистем (Ottersen et al., 2001; Durant et al., 2004; Molinero et al., 2005, 2008, 2009). Регион Чёрного моря испытывает влияние климата Атлантики в виде изменчивости силы и направления ветра, количества штормов, осадков, влажности, температуры воздуха и воды, уровня моря и суммарного речного стока (Send et al., 2006; Trigo et al., 2000). Выяснено, что долгопериодная динамика биомассы рачкового мезопланктона в Чёрном море находится в противофазе с колебаниями индекса САК (Niermann et al., 1998, 1999; Oguz et al., 2006). Установлено, что долгопериодные изменения биомассы мезопланктона регулируются изменчивостью гидрометеорологических параметров (Грезе, Федорина, 1979; Oguz, et al., 2006). Среднегодовая биомасса планктона может повышаться либо понижаться в зависимости от наступления цикла лет с теплыми/холодными зимами (Грезе и др., 1971; Mikaelyan, 1997; Oguz, 2005, Oguz et al., 2006).

Последние исследования показали также наличие связи между вариабельностью климата и силой воздействия антропогенного загрязнения (Oguz et al., 2006). Изменения климата определяют динамику количества атмосферных осадков и, соответственно, речного стока, который несет основную часть загрязнения и биогенов в море.

Одним из проявлений изменений экосистемы Чёрного моря, повлекшим за собой снижение кормовых запасов промысловой ихтиофауны, были периодические вспышки обилия желетелых видов, как аборигенных, так и вселившихся (Заика, 2005; Пионтковский, 2005; Vinogradov et al., 1989; 1992; Niermann et al., 1998; 1999; Shiganova, 1998; Zaitsev, Mamaev, 1997; Kovalev, Piontkovski, 1998; Kovalev et al., 1998 a, b; Mutlu, 1999; Oguz et al., 2006; Grishin et al., 2007). Еще одной причиной произошедших с экосистемой Чёрного моря изменений считается ухудшение условий для размножения промысловых рыб, нарастающая с 1979 г. интенсивность рыболовства и перелов рыбы (Gucu, 2002; Shiganova, 1998; Daskalov, 2002; Еремеев, Зуев, 2005).

Рассмотрим динамику изменений в сообществе зоопланктона Чёрного моря в связи с изменениями условий окружающей среды за последние десятилетия, используя литературные и собственные данные.

1.2. Изменения в сообществе мезопланктона в Чёрном море за последние 50 лет

1960 – 1964 гг. были наиболее благополучным периодом для развития рачкового мезопланктона: среднегодовая численность мезопланктона в 60-е гг. достигала 25 тыс. экз.·м⁻³,

копепод – более 20 тыс. экз. · м⁻³ (Грезе и др., 1971). Благодаря умеренному климату и большому количеству штормов (8.5 – 9%, рис. 1) в любое время года в фотическую зону поступало большое количество биогенов, необходимых для развития планктона (Tokarev et al., 2008a; Темных, Мельников, 2007).

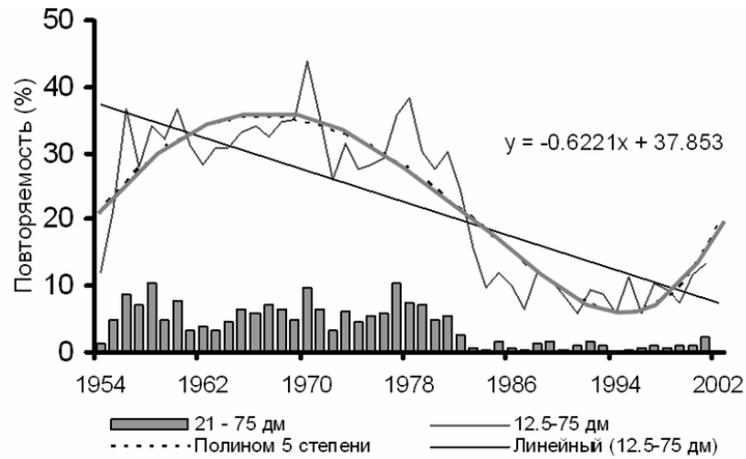


Рисунок 1 – Межгодовая динамика повторяемости штормового волнения в районе исследований по наблюдениям на гидрометеорологической станции «Херсонесский маяк» (Репетин и др., 2003).

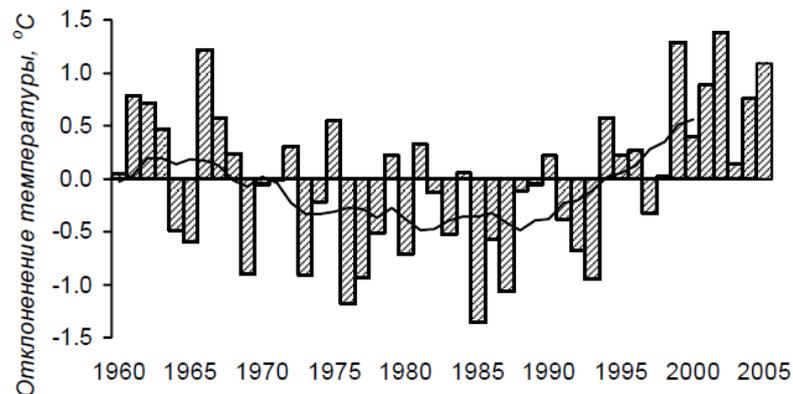


Рисунок 2 – Отклонения среднегодовых значений температуры поверхности воды в Чёрном море у южного побережья Крыма от среднемноголетней (1960 – 2005 гг.) величины (столбцы); ломаная линия – те же данные, сглаженные 11-летним скользящим средним (Шульман и др. 2007).

С 1960 г. наблюдалась высокая интенсивность ветра и волнения, повторяемость штормового волнения $\geq 4 - 5$ баллов в районе м. Херсонес была от 35 до 56% в год (Репетин и др., 2003). В этот период ТПВ превышали среднемноголетнюю (рис. 2). Копеподы составляли до 73% биомассы мезопланктона (Kovalev et al., 1998 a). Преобладали *Oithona nana* (47%), *Pseudocalanus elongatus* (28%) и *Acartia clausi* (17%) (Kovalev et al., 1997).

1965 – 1975 гг. характеризовались увеличением промыслового запаса, с начала 60-х по начало 70-х гг. среднегодовые темпы его прироста неуклонно возрастали. Экосистема Чёрного моря находилась в фазе относительно низкой первичной продуктивности (Еремеев и др., 2009). Обилие рачкового планктона практически не изменилось, хотя произошли колебания вклада доминирующих групп (рис. 3). Среди копепоид доминировала *O. nana* (47%), увеличилась доля *A. clausi* (26%), почти вдвое уменьшилось обилие *P. elongatus* (15%) (Kovalev et al., 1997).

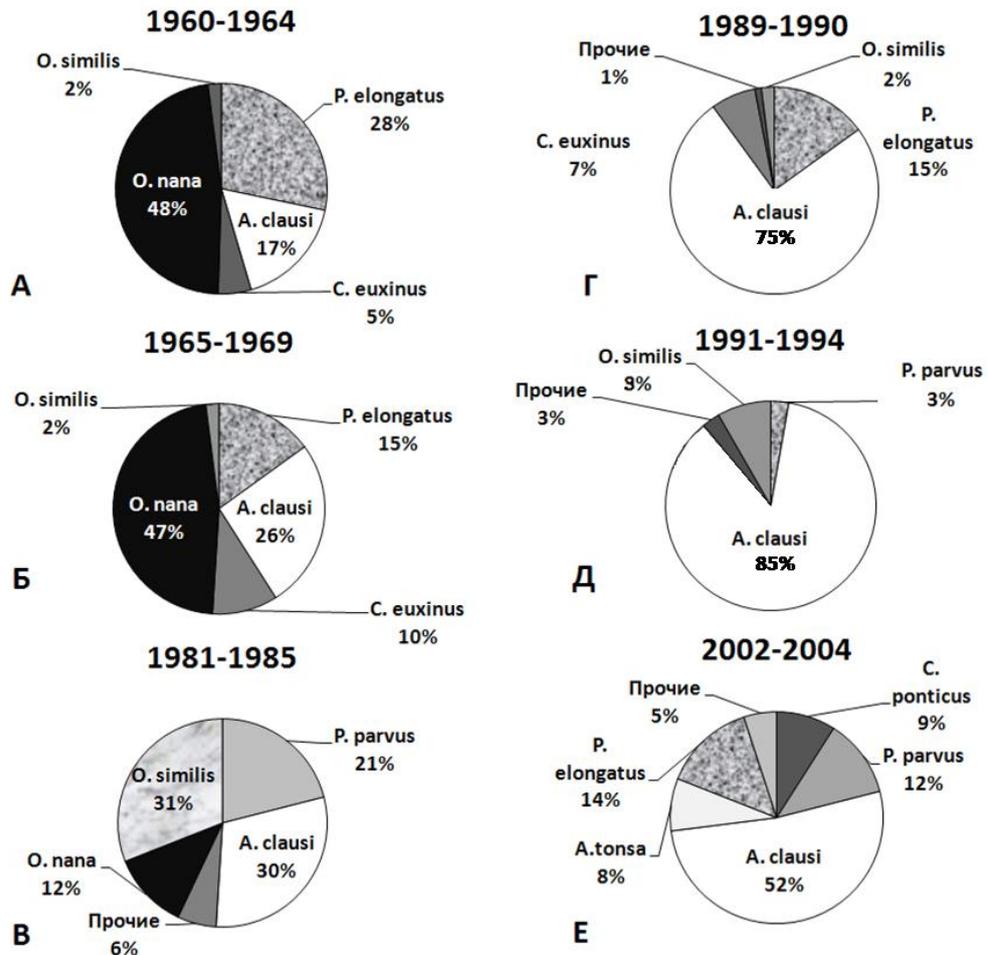


Рисунок 3 – Долгопериодные изменения соотношения биомассы (%) копепоид в районе Севастополя (А, Б, В, Г, Д, Kovalev et al., 1998), Е – данные автора).

1976 – 1980 гг. В 1976 г. началось существенное снижение ТПВ (рис. 1.2). Интенсивность ветра и волнения также снизилась: повторяемость волнения ≥ 4 баллов удерживалась на уровне 9 – 12 %, а ≥ 5 баллов не превышала 2% (Репетин и др., 2003). Увеличился разброс сезонных значений температуры воздуха и поверхности воды. Этот период характеризуется интенсивным обновлением ХПС и усилением стратификации вод, сокращением штормов и речного стока (Belokopytov, 1998; Белокопытов, 2004). Стратификация поверхностных вод охватила весь деятельный слой. Среднеголетняя температура воды в ядре ХПС (рис. 4) характеризовалась повышенными значениями в период 1960 – 1975 гг., и

пониженными после 1976 г., свидетельствуя о новом периоде интенсивного обновления и охлаждения промежуточного слоя (Belokorytov, 1997, 1998; Белокопытов, 2004). Это связано с тем, что многолетняя изменчивость теплозапаса ХПС, главным образом, зависит от индекса суровости зим (Титов, 2003; Belokorytov, 1998), рассчитываемого как сумма отрицательных температур воздуха зимой.

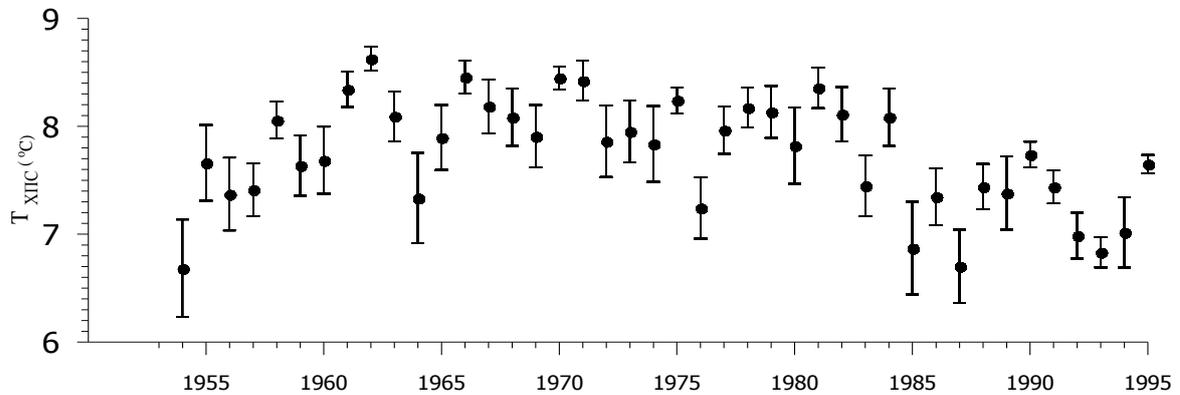


Рисунок 4 – Межгодовой ход средней температуры в ядре ХПС за период май-ноябрь. Отрезками изображены пределы, соответствующие ± 1 с.к.о. (Belokorytov, 1998).

В 1970-е годы в связи с выносом с речным стоком повышенного количества биогенных элементов, в том числе азота, фосфора и ряда других, начала резко расти первичная продукция в пелагиали, этот процесс продолжался и в 1980-е годы (Еремеев и др., 2009). Снижение ветро-волновой активности и количества штормов в сочетании с температурным режимом являлось оптимальным для развития медуз *Aurelia aurita* и, особенно, *Noctiluca scintillans* (Заика, 2005; Peres, 1986). Ноктилюка имеет оптимум развития при температуре около 18 °C и, в условиях штилевой погоды летом 1976 г., дал существенную вспышку биомассы. Биомасса этих потребителей мезопланктона стремительно выросла (Zaitsev, Alexandrov, 1997; Kovalev et al., 1997). С 1976 г. в планктоне побережья Крыма появился вселенец *Acartia tonsa* (Губанова, 2000). Летом 1976 г. доля копепод рода *Acartia* в общей биомассе возрастала до 73% (Kovalev et al., 1997). Снизилось количество крупных эпипланктонных копепод. Суммарный вклад копепод в биомассу мезопланктона уменьшился до 67 % (Kovalev et al., 1998 a).

1981 – 1985 гг. Продолжилось снижение ветро-волновой активности, увеличилась амплитуда сезонных колебаний ТПВ. В 1985 г. вновь повторилось резкое понижение ТПВ в сентябре до 18 °C, что повторило ситуацию 1976 г. со вспышкой развития *Aurelia aurita* и *N. scintillans* (Kovalev et al., 1997). После 1980 г. в северо-западной части Чёрного моря начались регулярные заморные явления (Zaitsev, Mamaev, 1997).

Интенсивность промысла разными странами черноморского бассейна увеличилась с 1980 г., отмечено значительное увеличение вылова мелких промысловых видов рыбы (Еремеев и др., 2009).

Холодная летняя погода 1985 г. благоприятно отразилась на развитии холодноводных видов: *Oithona similis* составила 31% биомассы всех копепод (рис. 3). В этот период из-за колоссального скопления ноктилюки и медуз у поверхности воды в летнее время были нарушены репродуктивные циклы у многих копепод и особенно у мелких, яйца и науплии которых активно потребляются желетелыми. Продолжающееся снижение ветро-волновой активности негативно сказалось на условиях для развития эপিпланктонных понтеллид. В итоге, доля *O. nana* снизилась с 47% (в 1965 – 1969 гг.) до 12% (в 1981 – 1985 гг.), а эпипланктонные *Labidocera brunescens*, *Pontella mediterranea*, *Anomalocera patersoni*, и *Acartia latisetosa* стали редкими или исчезли в прибрежье Крыма (Беляева, Загородняя, 1988). Из 12 видов планктонных копепод осталось 9. Изменилось соотношение видов (Kovalev et al., 1997): доля *Acartia clausi* возросла до 30%, существенно возросла доля *Paracalanus parvus* (21%).

1986 – 1990 гг. В этот период наблюдалось дальнейшее резкое снижение ветро-волновой активности: частота штормового волнения снизилась до 3.04%. Начиная с 1988 г. начали регулярно наблюдаться высокие показатели ТПВ (рис. 2). Рост ТПВ с 1988 г., а также резкое увеличение «биогенной ёмкости» и продуктивности черноморской пелагиали, по мнению исследователей (Еремеев и др., 2009), облегчили вселение и развитие в Чёрном море теплолюбивого гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Shiganova, 2001), подорвавшего кормовую базу планктоноядных рыб, основу которой составляют пелагические ракообразные, прежде всего копеподы (Загородняя и др., 2003; Камакин, 2005). В результате катастрофически снизились численность ихтиопланктона и пополнение популяций планктоноядных рыб. Несомненно, отрицательную роль сыграл и интенсивный промысел. Степень воздействия на запасы рыб каждого из двух названных факторов остаётся дискуссионной (Еремеев и др., 2009).

В этих условиях началась коренная перестройка планктонного сообщества в Чёрном море, произошла вспышка биомассы ктенофоры вселенца *M. leidyi* (Vinogradov et al., 1989; Грузов, 1994; Multu, 1999). Исчезли еще два вида копепод: *O. nana* и малая форма *A. clausi* или *A. margaleffi* (Belmonte et al., 1994; Загородняя, Скрыбин, 1995; Ковалев, Губанова, 1995; Kovalev et al., 1997). Доля копеподы *A. clausi* увеличилась до 75% общей биомассы (рис. 3) (Kovalev et al., 1997).

1991 – 1994 гг. Снижение ветро-волновой активности продолжилось, частота штормового волнения снизилась до 2.13%. Средняя ТПВ в августе повысилась до 24.36 °С. В условиях высокой летней температуры продолжилась экспансия *M. leidyi* и массовое развитие

копеподы *A. clausi* (чья доля в планктоне возрасла до 85%, рис. 3), в результате выедания общая доля рачкового планктона в мезопланктне упала до 14% (Kovalev et al., 1998 a). В летние месяцы года (июне – августе) *A. clausi* формировала до 100% биомассы копепод. В Севастопольской бухте в середине 1990-х годов при массовом развитии мнемипсиса пик обилия копепод приходился на первую половину года (Губанова и др., 2002). В начале 1990-х гг. некоторые виды мезопланктона, многие из которых прежде были массовыми, стали редкими и даже исчезли в Чёрном море, как, например, копеподы *O. nana*, *P. mediterranea*, *L. brunescens*, *A. patersoni* и кладоцеры *Penilia avirostis*.

В 1992 – 1993 гг. биомасса перидиниевых водорослей превысила многолетнюю (1964 – 1989 гг.) в 6 раз (Брянцев, Брянцева, 1999). В результате увеличения роли перидиниевых и золотистых водорослей произошло снижение среднего объема клетки сообщества, что отражает общую тенденцию повышения трофности экосистемы Чёрного моря (Брянцев, Брянцева, 1999). Изменение состава фитопланктона и уменьшение среднего размера объема клеток фитопланктона, вероятно, изменило и рацион питания мезопланктона и, особенно, его крупных видов, обитающих под термоклином: мелкие виды копепод более эффективно питаются мелкими клетками водорослей, чем крупные (Gamble, 1978; Huntley, 1981; Paffehofer, 1984; Пионтковский Серегин, 2006).

1999 – 2000 гг. Продолжается период низкой ветро-волновой активности: частота штормового волнения составила не более 2.65%. СредняяТПВ в августе повысилась до 24.28 °С. Появился новый тепловодный вселенец гребневик *Beroe ovata*, потребляющий *M. leydii* (Shiganova et al., 2001). С появлением *B. ovata* изменился ход сезонной динамики численности мезопланктона. В сентябре наблюдалось резкое увеличение обилия мелкого рачкового планктона (копеподы и кладоцеры) после катастрофического снижения численности в августе из-за выедания гребневиком *M. leydii* (Finenko et al., 2003; Финенко и др., 2005).

В 1990-е годы в черноморских странах (кроме Турции) речной сток значительно сократился, что привело к снижению концентрации фитопланктона. Одновременно стабилизировалась на «среднем» уровне и численность мнемипсиса. Этому способствовали как его естественная «саморегуляция», так и вселение нового гребневика *Beroe ovata*, питающегося почти исключительно мнемипсисом (Еремеев и др., 2009). В конце 1990-х годов в экосистему Чёрного моря вмешался ещё один экологический фактор – значительное повышение температуры воды, вместе с эвтрофикацией значительно повлиявшее на состояние прибрежного шельфа и его сообществ (Еремеев и др., 2009).

2001 – 2008 гг. Продолжается вселение тепловодных видов: появился новый вид копепод *Oithona davisae* (Загородняя, 2002; Temnykh, Nishida 2012), быстро ставший массовым

(Алтухов, Губанова, 2006), численность копепод с начала 2000-х гг. стала восстанавливаться. В прибрежной зоне регистрируют в больших количествах *A. tonsa* (рис. 3). При сосуществовании мнемнопсиса и берое, наряду с высокой численностью мезопланктона в первую половину года, осенью наблюдался второй пик обилия рачкового планктона (см. гл. 5; Губанова, 2003; Губарева и др., 2004). Количественные показатели мезопланктона в открытом побережье у Севастополя увеличились в 2002 – 2003 гг. по сравнению с 1990-ми годами (Загородняя и др., 2003; Темных, 2006), но были ниже величин, отмечаемых в этом районе в 1960 – 1970 гг. (Грезе, Федорина, 1979), главным образом, за счет низкой численности копепод. Численность кладоцер в 2002 – 2003 гг. приблизилась к уровню 1960-х годов (Темных и др., 2005). Биомассы обеих групп были ниже, чем в 1960-х годах, для копепод в 5.5 раза, для кладоцер в два раза.

Началось постепенное восстановление структуры мезопланктонного сообщества (Tokarev et al., 2010): доля *A. clausi* снизилась до 52%, возрос вклад в численность таких видов, как *P. elongatus*, *P. parvus*, *Centropages ponticus* (рис. 3). В планктоне снова появились *P. mediterranea* и *A. patersoni*.

2009 – 2011 гг. В последние годы влияние потребляющего зоопланктон гребневика *M. leydyi* было не столь катастрофичным и практически нивелировалось его кратковременным присутствием в планктоне: в 2009 – 2010 гг. размножение *M. leydyi* началось уже в начале июня, в то время как в предыдущие годы оно начиналось в начале – середине августа (Аболмасова и др., 2012). *B. ovata* также появился рано: в начале – середине июля, хотя раньше появлялся в конце августа – начале сентября (Аболмасова и др., 2012). В планктоне открытого побережья доминируют копеподы *P. parvus*, *A. clausi* и *O. davisae*. В последние годы, по сравнению с концом 80 – первой половиной 90-х годов XX столетия состояние ресурсной базы улучшается (Еремеев и др. 2009). В отличие от 2000-х гг., когда отмечали критическое снижение обилия в летний сезон почти всех представителей мезопланктона, в 2009 – 2011 гг. ситуация начала стабилизироваться, среднегодовые величины численности копепод увеличились и порой достигали уровня 60-х гг., спад численности в летний период стал не столь заметным, после чего обилие быстро восстанавливалось и наблюдались её максимальные величины у многих видов.

Таким образом, изменения обилия мезопланктона и таксономического разнообразия в последние десятилетия в Чёрном море вызвано совокупностью причин. Оптимальный режим для развития мезопланктона в Чёрном море соответствует небольшим среднегодовым и среднемесячным колебаниям основных гидрологических параметров, при хорошем перемешивании поверхностного слоя во время штормов. В этих условиях активно размножаются аборигенные виды мезопланктона, представленные в основном, крупными

эпипланктонными или холодноводными видами, что в итоге приводит к высокой общей биомассе планктона (как видно на примере благополучных 60-х гг.). Повышение летней температуры воды после 1988 г., уменьшение амплитуды зимних колебаний ТПВ, уменьшение ветровой активности, сокращение вертикального водообмена и, соответственно, увеличение влияния распреснения и эвтрофикации, вероятно, обеспечили комфортные условия в Чёрном море для интродукции и натурализации здесь тепловодных вселенцев (Temnykh et al., 2007a, Temnykh et al., 2010). Тепловодные вселенцы – это, в основном, хищники, подрывающие кормовую базу рыб, либо кормовые виды с низкой массой, что в итоге ведёт к снижению общей биомассы мезопланктона, и, как результат, к снижению запаса промысловых рыб в Чёрном море.

Таким образом, усиление влияния эвтрофикации и интродукция вселенцев являются производными от более существенных изменений метеорологических и гидрологических условий (Грузов, 1994; Temnykh et al., 2007b), то есть, наблюдается эффект синергии (Temnykh, Silakov, 2015a). С наступлением нового периода активизации ветровой деятельности и снижением разброса сезонных значений температуры воздуха и воды в районе Чёрного моря, влияние этих процессов может быть снижено.

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Методы сбора материала

Материалы для исследования хорологической структуры зоопланктона собраны в 2010 – 2011 гг. (68 и 70 рейсы НИС «Профессор Водяницкий»), которые охватывали как северную, так и глубоководную части Чёрного моря.

Исследование сезонных и межгодовых изменений таксономического состава и количественных показателей мезопланктона в прибрежной акватории Севастополя проведено в 2002 – 2011 гг. на пяти станциях. Характеристика используемого материала приведена в таблице 2.

2.1.1. Исследования сезонной и межгодовой динамики мезопланктонного сообщества

Станция 1 находилась на взморье у Севастополя над глубинами около 80 м (рис. 5). Данная акватория характеризовалась интенсивной ветровой и волновой деятельностью. К тому же, район хорошо обеспечен долголетними рядами гидрометеорологической информации, получаемой Херсонесской метеостанцией. Среднегодовая скорость ветра здесь составляет $6 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Зимой она возрастает и колеблется в пределах $6.5 - 9.7 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, летом уменьшается до $1.7 - 3.6 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ (Репетин и др., 2003). Зимняя высота волн в этом районе достигает $6 - 7 \text{ м}$ (Репетин и др., 2003).

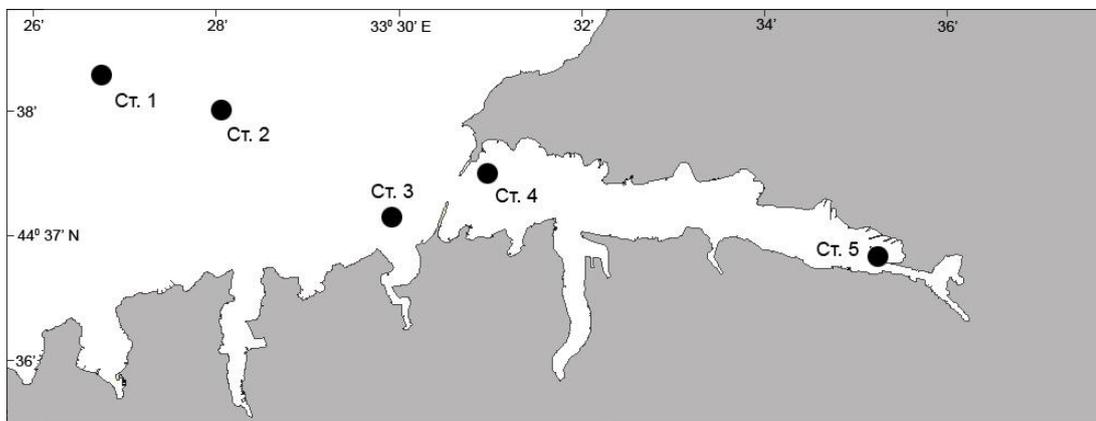


Рисунок 5 – Схема расположения станций на Севастопольском взморье

Станции 2 и 3 (мелководная часть шельфа) расположены на взморье за пределами Севастопольской бухты над глубинами 40 и 12 м, соответственно. Основные гидрологические данные, полученные за последние 7 – 8 лет, насчитывают около 1000 станций (Ациховская и др., 2002; Белокопытов и др. 2002; Куфтаркова и др., 2006; Трощенко и др. 2007).

Станции 4 и 5 (глубины 15 и 10 м, соответственно) расположены в Севастопольской бухте, которая представляет собой полузамкнутую акваторию эстуарного типа с затрудненным водообменом, открытую в западном направлении. Длина от входа до вершины составляет примерно 7 км при максимальной ширине около 1 км и средней глубине 12 м, ширина входа в бухту составляет 550 м (Иванов и др., 2006).

Таблица 2

Характеристика материала, использованного для изучения временной и пространственной изменчивости мезопланктона Чёрного моря, собранного и обработанного автором (за исключением помеченного звёздочкой)

№ станции, глубина	Кол-во проб	Глубина облова	Местоположение:	Период исследований
1, 80м	135	50 – 0 м	Траверз бухты Омега	2003, 2009 - 2011
2, 40 м	70*	10 – 0 м	Траверз Карантинной бухты (прибрежье 1,5 мили)	2002 - 2004
3, 12 м	75*	10 – 0 м	У входа в Севастопольскую бухту (мидийная ферма)	2002 - 2004
4, 12 м	22	10 – 0 м	В устье Севастопольской бухты	2003
5, 10 м	17	10 – 0 м	В кутовой части Севастопольской бухты	2003
1, 80м	30	0 – 10, 10 – 20, 20 – 30, 30 – 40, 40 – 50 м; 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 м	Траверз бухты Омега, послойные ловы сетью Джели и горизонтальная буксировка КПМТ по слоям	2009
	20	0–10, 10–25, 25–45, 45–65, 65–120 м.	Рейс 68 НИС «Профессор Водяницкий»	2010
	30	см. табл. 2.2	Рейс 70 НИС «Профессор Водяницкий»	2011
Итого: 399 проб				

* эти материалы для анализа любезно переданы автору Ю. А. Загородней и В. К. Моряковой.

Пробы мезопланктона собирали регулярно (два – три раза в месяц) сетью Джели с площадью входного отверстия 0.1 м^2 и фиксировали 4 % формалином. Размер ячеей сита в 2002 – 2004 гг. составлял 150 мкм, в 2009 – 2011 гг. – 115 мкм. При сопоставлении этих данных, собранных сетью Джели, с данными, собранными в 1960–1969 гг. (Грезе и др., 1971) с помощью планктометра (сито с ячейей 115 мкм), анализировались таксономические группы, стадии развития которых относительно репрезентативно отбирались всеми орудиями лова, т.е. не учитывались яйца и науплии копепод, численность *Oithona nana* представлена только по данным планктометра Грезе, данные по *Pleopis polyphemoides* – только по сети Джели.

При анализе сезонных и межгодовых изменений (гл. 5 и 7) проанализированы данные 319 проб (табл. 2), собранных в период 2002 – 2011 гг.

2.1.2. Исследования вертикального распределения мезопланктона

1. Исследования вертикального распределения мезопланктона (гл. 5) в прибрежье проводили в 2009 г. на ст. 1 сетью Джели (площадь устья 0.1 м^2 , размер ячейей 115 мкм) с замыкателем Нансена по традиционной методике, облавливая слои 10 – 0, 20 – 10, 30 – 20, 40 – 30 и 50 – 40 м, а также обловами новым орудием лова Кассетным Планктометром Мельникова – Темных (рис. 6; Патент 91144 UA, 2010; Патент 70081 U UA, 2012; Патент RU 2541453 C1, 2015) по разработанной автором методике.



Рисунок 6 – Внешний вид КПИМТ и буксировка пробосборника

Для исследований вертикального распределения в прибрежной акватории собрано и обработано 30 проб зоопланктона (20 проб с помощью кассетного планктометра Мельникова – Темных и 10 – сетью Джели, табл. 2).

В качестве инновационной методики для исследования вертикальной структуры мезопланктона проводили сборы проб в режиме буксировки новым пробосборником,

разработанным автором совместно с к.б.н. В. В. Мельниковым, по циркуляции над одной точкой с последующим опусканием каждые пять метров после закрытия очередной сети. Кассетный планктометр Мельникова – Темных (КПМТ) по фильтрующим характеристикам сетей идентичен планктометру В. Н. Грезе: площадь входного отверстия составляет 0.05 м^2 , размер ячеей 115 микрон (Темных, Мельников, 2009; Мельников, Темных, 2009). Главное различие состоит в том, что КПМТ – полностью автоматический прибор, который собирает 10 проб одного объема за 20 минут буксировки (10 циклов открытия и закрытия сетей). После завершения работы устройство автоматически закрывается и поднимается к поверхности. Испытания, выполненные на ходу судна от 3 до 6 узлов, показали высокую вертикальную стабильность глубины буксировки. Глубина погружения прибора в автономном режиме до 200 м. КПМТ можно использовать как при прямолинейных буксировках, так и в режиме послонных ловов через 1 м по вертикали (рис. 6).

Исследования вертикального распределения мезопланктона проводили также в открытом районе моря на суточной ст. 45 (44.21.030 с.ш., 33.05.342 в.д.) расположенной в глубоководном районе (рис. 7), 11–12 ноября 2010 г. (68 рейс НИС «Профессор Водяницкий»). Пробы собирали сетью Джели, оборудованной газом с ячейей 115 мкм, используя замыкатель Нансена, от поверхности до плотностного горизонта $\sigma_t = 16.2$ по слоям 0–10, 10–25, 25–45, 45–65 и 65–120 м. При анализе вертикального распределения возрастных стадий копепод величины даны в относительных единицах (Виноградов, 1968).

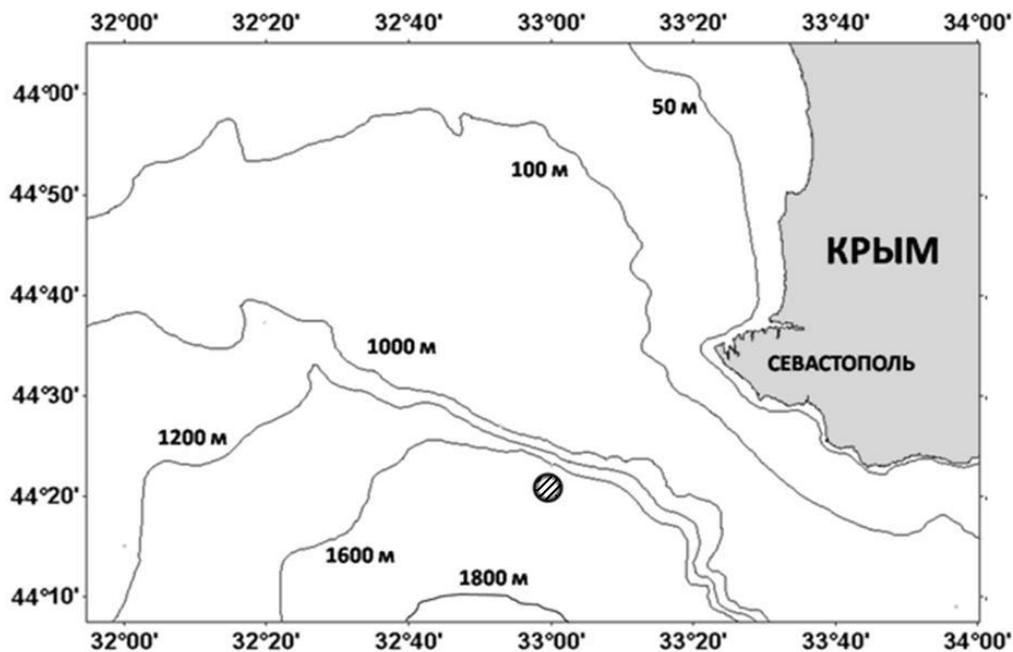


Рисунок 7 – Район исследований на суточной станции 11 – 12.11.2010 г.

Пробы собирали четыре раза в сутки: вечером (20:50 – 21:45), ночью (00:30 – 01:20), утром при восходе солнца (05:20 – 06:20) и в середине дня (12:00 – 13:00). Итого на исследуемой станции собрано и проанализировано 20 проб мезопланктона.

2.1.3. Исследования пространственного распределения зоопланктона

Пространственную структуру в диапазоне малых масштабов (сотни метров – несколько километров, гл. 6.1) анализировали по материалам, собранным на ст. 1 – 5 (рис. 5) в прибрежье г. Севастополя в 2003 г.

Для исследования пространственного распределения мезопланктона на больших масштабах, охватывающих северную часть Чёрного моря (шельф и глубоководную акваторию), использовали данные, собранные в 2010 и 2011 гг. в 68 и 70 рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (рис. 8; Приложение А).

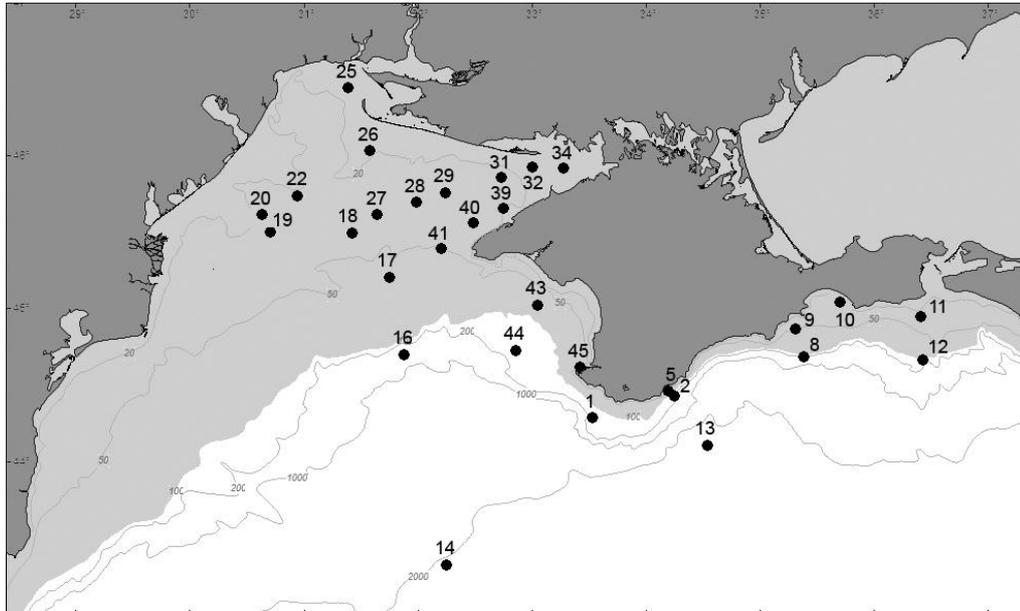


Рисунок 8 – Маршрут и схема расположения станций 70-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (18 – 29 августа 2011 г.)

Для сбора мезопланктонных проб использовали планктонную сеть Джели (площадь входного отверстия 0.1 м^2 , ячея сита 115 микрон). Сбор осуществляли тотальными ловами от дна (2 – 3 метра над дном) до поверхности на станциях глубиной менее 100 м, и от плотностного горизонта $\sigma_t = 16.2$ до поверхности на станциях с большими глубинами. В ходе рейса собрано и обработано 30 проб зоопланктона.

Итого в работе было проанализировано 399 проб планктона (табл. 2).

2.1.4. Методы измерения фоновых характеристик среды

Для оценки фоновых характеристик среды использовался гидробиофизический зонд «Сальпа-М» (Vasilenko et al., 1997), которым собирались данные по температуре и солености с дискретностью по глубине 1 м. Для определения точных координат станции использовали GPS навигатор LOWRANCE LMS 522-IGPS. Данные по гидрохимии (рейс 70 НИС «Профессор Водяницкий», 2011 г.) любезно предоставлены Родионовой Н. Ю. и Пархоменко А. В.

Для анализа сезонных и межгодовых изменений ТПВ в 2002 – 2011 гг. использованы данные спутников MODIS и Reynolds, размещённые в открытых источниках (<https://modis.gsfc.nasa.gov/data/>; <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst>), в тексте и таблицах приведены средние и максимальные за каждый месяц величины.

2.2. Методы обработки и анализа материала

2.2.1. Методы лабораторной обработки проб

Количественную и таксономическую обработку проб проводили по общепринятой методике (Яшнов, 1934, 1939). Видовую принадлежность копепод определяли до вида у всех копеподитных стадий развития. Численность организмов пересчитывали на 1 м³. Для расчёта биомассы зоопланктона использовали стандартную массу организмов (Петипа, 1957), для *Oithona davisae* брали индивидуальную массу *O. nana*, которая близка к новому виду по форме тела и размерам.

Для корректной таксономической идентификации *O. davisae* были отобраны половозрелые экземпляры из проб, собранных в Севастопольской бухте (Чёрное море, 44°37'13"N, 33°32'53" E, глубина 14 м) 18 ноября 2008 года и на глубоководной станции 45 рейса 68 (44°21'N, 33°05'E, глубина 1250 – 1800 м) 12 ноября 2010 года. Сразу после сбора образцы были зафиксированы и сохранены в растворе 4% формальдегида / морской воды и буферного раствора натрия тетрабората. Данные о температуре и солености воды в месте отбора проб получены гидробиофизическим комплексом «Сальпа» (Vasilenko et al., 1997). В лаборатории взрослые самки *Oithona* были извлечены из проб и помещены в каплю 10% глицерина / дистиллированной воды на предметные стёкла, измерена их общая длина от переднего края просомы до задней части фуркальной ветви без фуркальных щетинок, с помощью калиброванного окуляр-микрометра, под компаундным микроскопом (Темныкх, Nishida, 2012). Для детального изучения мандибулы, максиллулы и плавательные ноги были отделены от тела и рассмотрены при увеличении ×1000 (окуляр ×10 и масляно-иммерсионный объектив ×100); был применен метод Хумса и Гудинга (Humes and Gooding 1964). Были выполнены промеры

длины (от рострума до фурки включительно) неполовозрелых копеподитных стадий, самцов и самок (по 30 особей каждой гемипопуляции) под микроскопом Carl Zeiss Axiostar Plus.

2.2.2. Методы математического анализа данных

Данные по индивидуальным размерам и массам планктонных организмов, численность и биомасса каждого таксона, полученные при обработке проб, были обобщены в формате электронной базы данных. Для статистического анализа были применены программные пакеты Excel, Statistica 6.0 и PRIMER 5.2.2

Полученные количественные данные обрабатывались вариационно-статистическими методами по руководствам П. Ф. Рокицкого (1973), Г. Ф. Лакина (1990) и Баканова А. И. (2000), а также Кларка и Уорвика (Clarke & Warwick, 2001). Результаты наблюдений объединяли по каждому месяцу, и после проверки типа распределения исходных вариантов, рассчитывали среднемесячные значения численности и биомассы мезопланктона по каждой станции.

Сравнение двух дисперсий производилось с помощью критерия Фишера, а сравнение средних двух выборок – по *t*-критерию Стьюдента (в случае нормальности распределения достаточно многочисленных выборок вариантов) и по приближенному *t*-критерию (при малочисленности выборок или отклонению характера распределения от нормального), анализ типа распределения организмов в пелагиали – с помощью коэффициента дисперсии.

Для описания параметров, имеющих несколько экстремумов (максимумов и минимумов), использовалась полиномиальная оценка линии тренда. Выбор степени полинома определялся количеством экстремумов исследуемой характеристики. В этом случае линия тренда строилась в соответствии с уравнением:

$$y = c_0 + c_1x + c_2x^2 + c_3x^3 + c_4x^4 + c_5x^5 + c_6x^6; \quad (2.1)$$

где коэффициенты $c_0, c_1, c_2, \dots, c_6$ - константы, значения которых определяются в ходе построения.

Кривые доминирования – разнообразия строили откладывая по оси *x* ранжированную последовательность видов от наиболее до наименее обильного, по оси *y* – кумулятивный вклад (%) каждого вида по численности (Clarke & Warwick, 2001).

Для анализа видового разнообразия мезопланктона использовали метод иерархической кластеризации (Clarke & Warwick, 2001): на основе матрицы исходных данных, трансформированных в степени 0,5 и последующего построения треугольной матрицы сходства Брей – Куртиса, группировка данных способом осреднения по группам. После этого строился кластер, при этом анализировали виды, более одного месяца встречающиеся в планктоне

исследуемого слоя. Для решения вопроса о соотношении пространственной и сезонной изменчивости обилия мезопланктона использовали двухфакторный дисперсионный анализ.

Информационный индекс видового разнообразия вычисляли по модифицированной формуле Шеннона (Clarke & Warwick, 2001):

$$H' = -\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}, \quad (2.2)$$

где n_i – численность i -го вида, N – численность особей в пробе, S – число видов.

Для оценки компонента выравненности при распределении видов в сообществе использовали индекс Пиелу (Clarke & Warwick, 2001):

$$J' = H'/\text{Log}(S), \quad (2.3)$$

где S – это количество видов в пробе.

Индекс доминирования Симпсона рассчитывали по формуле (Clarke & Warwick, 2001):

$$\lambda' = \frac{\sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N}\right)^2}{}, \quad (2.4)$$

где n_i – численность i -го вида, N – численность особей в пробе, S – число видов.

Индекс Фишера рассчитывали по формуле

$$a_m = (\ln N_m - \ln N_1) / m \quad (2.5)$$

где N_m – численность вида m в ряду видов, ранжированных по численности, N_1 – численность первого вида с наивысшей численностью, m – порядковый номер вида в ряду 1, 2, 3, ..., m .

Индекс видового богатства Маргалефа рассчитывали по формуле

$$d = (S-1)/\text{Log}(N) \quad (2.6)$$

Применялась дифференцированная оценка коэффициентов корреляции на основе шкалы Чеддока (Ефимова и др., 1996), уровень связи считался заметным при значениях коэффициента корреляции выше 0.5.

При исследовании вертикального распределения, помимо выявления связей между пиками обилия мезопланктона/копепод и абсолютными величинами параметров среды, исследовались взаимосвязи между вертикальными изменениями обилия планктонтов и градиентами температуры и солености (зависимости от резкости их изменений).

Для сравнения суточной динамики вертикального распределения разных видов проведён кластерный анализ на основе треугольной матрицы сходства, построенной по 6 нормализованным исходным переменным. Дендрограмма строилась по методу «ближней связи», мерой сходства выбрано евклидово расстояние. Амплитуду суточных изменений глубины залегания ядра популяции вычисляли как разность между серединами слоёв максимума, или ядра, популяции в тёмное и светлое время суток.

Для анализа состояния хорологической структуры зоопланктонного сообщества и взаимосвязи с абиотическими факторами среды были проанализированы изменения и взаимосвязь распределения планктона как с абсолютными величинами абиотических факторов, так и с их вертикальными градиентами. В исследовании учитывали следующие переменные (Приложение Б): температура воды (на глубине 1 м, средняя в термоклине, максимальная и минимальная в термоклине), градиент температуры в термоклине ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$), солёность (на глубине 1 м, средняя в галоклине, максимальная и минимальная в галоклине), градиент солёности в галоклине ($\text{‰}\cdot\text{м}^{-1}$), толщина слоя термо- и галоклина и слоя над ними, содержание кислорода (в поверхностном слое 0 м, средняя в слое 10-30 м и во всем облавливаемом слое, максимальная и минимальная величины), величины в поверхностном слое, средние величины, минимумы и максимумы содержания в воде нитратов NO_3 , нитритов NO_2 , фосфатов PO_4 и силикатов Si, а также кислотность воды pH (в поверхностном слое 0 м, средняя во всем облавливаемом слое).

Данные по таксономическому составу и количественной структуре планктонного сообщества получены на 30 станциях. Измерения температуры и солёности выполнены на 26 станциях, содержание в воде кислорода, нитратов NO_3 , нитритов NO_2 , фосфатов PO_4 , силикатов Si и кислотности воды pH проведено на 21 станции.

Комбинация факторов, в наибольшей степени влияющих на показатели развития планктонного сообщества (Приложение Б), выявлялась по результатам расчета максимальных значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (ρ_{max}) при сопоставлении биотической и абиотической матриц сходства (программа BIOENV).

Для оценки вклада экологически наиболее значимых переменных в формирование объединенного градиента факторов использован ординационный анализ по методу главных компонент (PCA) и многомерное шкалирование (MDS) (Sclarke & Wawrick, 2001).

ГЛАВА 3

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ НОВОГО ДЛЯ ЧЁРНОГО МОРЯ ВИДА КОПОЕПОД РОДА *OITHONA* (*CYCLOPOIDA*)

Был уточнён видовой состав основных представителей мезопланктона Чёрного моря на начало 21 века. Доминирующий таксоцен планктона, Copepoda, в начале 2000-х гг. был представлен следующими массовыми видами: *Acartia clausi* Giesbr., 1889; *Acartia tonsa* Dana, 1849; *Oithona similis* Claus, 1866; *Oithona brevicornis* Giesbrecht 1891; *Paracalanus parvus* (Claus, 1863); *Pseudocalanus elongatus* (Boeck, 1865); *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991; *Centropages ponticus* Karavaev, 1895. Большинство представленных в списке копепод относятся к аборигенной фауне, кроме *A. tonsa*, которая была обнаружена в Чёрном море в 1990 г (Shadrin, Porova, 1994; Kovalev et al., 1999), а появилась в регионе, вероятно, с 1976 г. (Губанова, 2002), а также новой для Чёрного моря пелагической Cyclopoidea, обнаруженной впервые в 2001 г. в Севастопольской бухте и идентифицированный первоначально как *O. brevicornis* (Загородняя, 2002).

При детальном морфологическом анализе найденных в Чёрном море экземпляров этой циклопоиды диссертантом обнаружены некоторые различия с её описанием в работах (Nishida, Ferrari, 1983; Nishida, 1985), что послужило основанием для более подробных исследований видовой принадлежности этой новой для Чёрного моря Cyclopoidea.

Краткая история появления и описания *Oithona davisae* в Чёрном море

2001 г. – В Севастопольской бухте обнаружен неизвестный ранее для Чёрного моря вид рода *Oithona*. Вид определён как *Oithona brevicornis* (Загородняя, 2002).

2003 г. – *O. brevicornis* найдена в Новороссийской бухте (Селифонова, 2009).

2005 г. – получены первые сведения о сезонной динамике *O. brevicornis* в Севастопольской бухте (Gubanova, Altukhov, 2007).

2010 – 2011 гг. – Новый вид рода *Oithona* найден в глубоководных районах моря (Темных и др., 2012).

2006 – 2012 гг. – Новый вид рода *Oithona* становится массовым в планктоне прибрежных (Gubanova, Altukhov, 2007; Алтухов и Губанова 2006; Селифонова, 2009; Selifonova et al., 2008;

Selifonova, 2011, Загородняя, Морякова, 2011) и открытых районов Чёрного моря (Темных и др., 2012; Temnykh, Nishida, 2012).

2012 г. – Дано корректное описание нового вида и его таксономической принадлежности как *O. davisae* (Temnykh, Nishida, 2012).

Уточнение таксономической принадлежности нового вида рода *Oithona* в Чёрном море

Идентификация вида при его первом обнаружении была основана на нескольких морфологических признаках, таких как форма головы (округлая спереди) и наличие острого рострума, число шипиков на 1 – 3 сегментах ног 1 – 4 (с формулой 1, 1, 3; 1, 1, 3; 1, 1, 3; 1, 1, 2), а также количество щетинок на мандибуле у самок (Загородняя, 2002). Наши исследования показали, что есть еще один вид рода *Oithona*, похожий на *O. brevicornis* в отношении перечисленных выше признаков, но имеющий существенные различия в строении других частей тела. Это в дальнейшем привело автора к предположению, что обнаруженный новый вид циклопоидной копеподы не является *O. brevicornis*.

Для уточнения таксономической принадлежности рачков рода *Oithona*, обнаруженных в Чёрном море, были собраны образцы в Севастопольской бухте и в глубоководном районе в слое 0 – 65 м. Температура и соленость воды в Севастопольской бухте составляли соответственно 16.5° С и 18 ‰. В открытом море в верхнем слое 0 – 40 м температура составляла 16.5° С, а соленость 17.5 ‰. Заметный термоклин отмечен в слое 40 – 65 м, где температура уменьшалась с глубиной до 9° С, а соленость увеличилась до 18.3 ‰.

Следующие морфологические характеристики были общими для всех экземпляров *Oithona*: длина колебалась от 0.50 до 0.59 мм (количество промеренных особей = 20); передний край просомы округлый при взгляде сбоку и переходит снизу в остроконечный рострум (рис. 9А, см. также рис 10Н); на эндоподите мандибулы расположены 4 щетинки (рис. 9В, стрелки, см. также рис 10И), наружный шип на первом внутреннем членике максиллулы очень длинный, примерно в 2.5 раза длиннее следующего шипа (рис. 9С, стрелки, см. также рис 10J, стрелки); на эндоподите максиллулы находится только одна щетинка (рис. 9С, стрелки, см. также рис 10J, наконечник); нет щетинок на втором внутреннем членике и втором базальном сегменте максиллулы (см. рис 10J, точки и толстые стрелки); 1 – 3 сегменты экзоподита на 1 – 4 ногах имеют формулу боковых шипов 1, 1, 3; 1, 1, 3; 1, 1, 3; 1, 1, 2; не было строчек волосков на дорсолатеральной поверхности полового двойного и/или на следующем сегменте (рис. 9D, стрелки). Средняя общая длина рачков из Севастопольской бухты (0.568 ± 0.018 мм, $n = 10$)

была немного больше, чем у экземпляров из открытой части моря (0.533 ± 0.029 мм, $n = 10$) (т-тест, $p < 0.01$), в то время других различий в между особями из обоих районов не обнаружено.

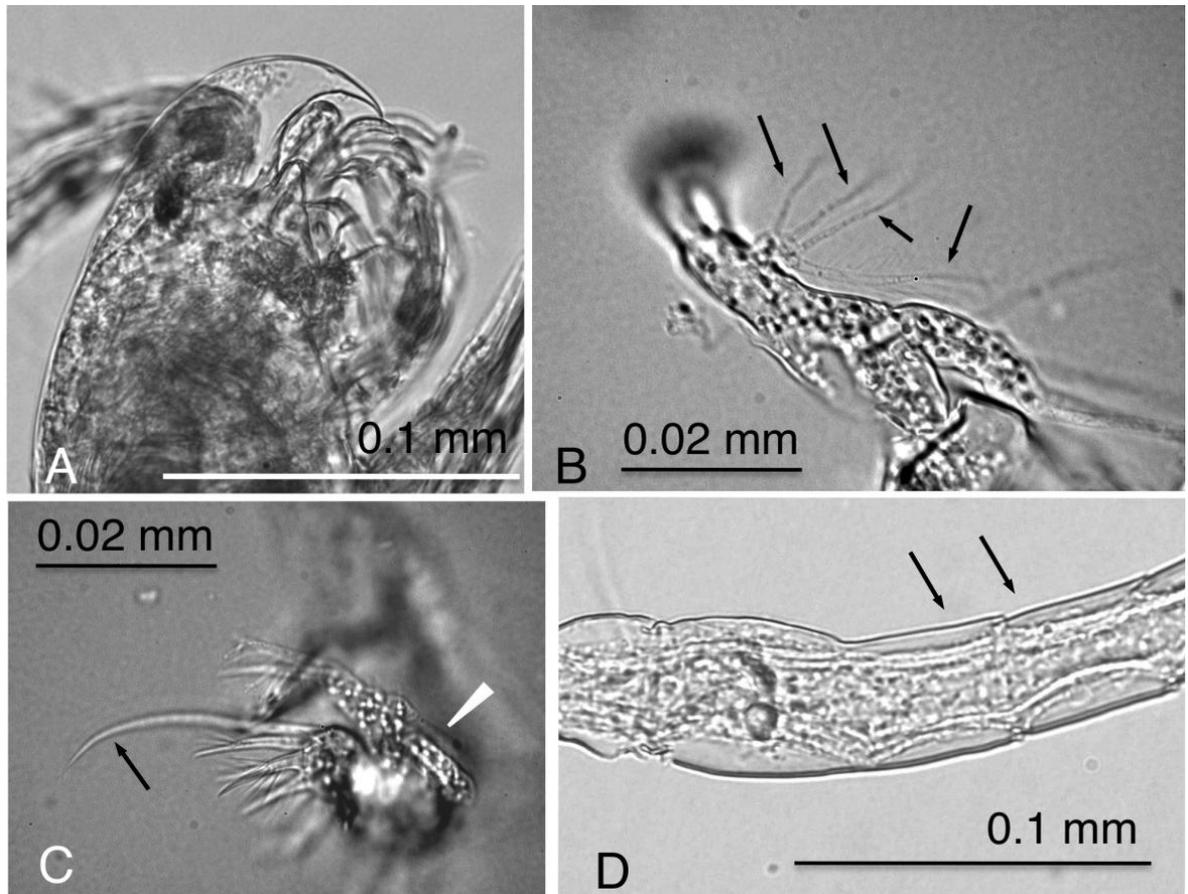


Рисунок 9 – *Oithona davisae*, собранные в Чёрном море. А, рostrум, вид сбоку; В, мандибула, фокус на щетинке на эндоподите (стрелки); С, максиллула, фокус на длинном наружном шипе (стрелка) на первой внутренней лопасти и одиночная щетинка (остриё стрелы) на эндоподите; D, генитальный и следующий сегменты, вид сбоку, показано отсутствие полосок волосков на наружной поверхности (стрелки).

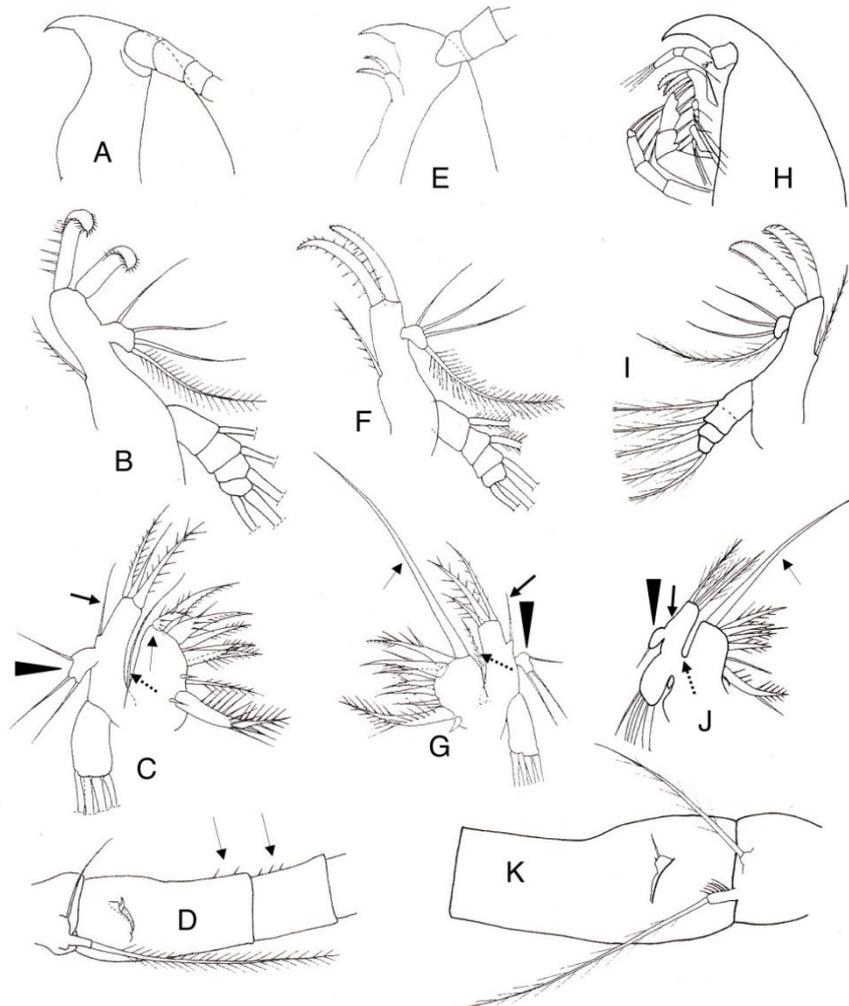


Рисунок 10 – Сравнение трёх близких видов рода *Oithona*: *O. brevicornis* (A-D, по (Nishida, 1985)), *O. aruensis* (E-G, по (Nishida and Ferrari, 1983)), и *O. davisae* (H-K). A, E, H: роострум. B, F, I: мандибула. C, G, J: максиллула; отмечен наружный шип (тонкая стрелка) первой внутренней лопасти, эндоподит (остриё стрелы), щетинка на второй внутренней лопасти (пунктирная стрелка; отсутствует на J) и щетинка на втором базальном сегменте (толстая стрелка; отсутствует на J). D: генитальный двойной сегмент и следующий сегмент, вид сбоку; указаны полоски волосков (стрелки) у *O. brevicornis*. K: генитальный двойной сегмент, вид сбоку (E-G по (Nishida and Ferrari, 1983); H-K по (Ferrari and Orsi, 1984)).

Было проведено сравнение характеристик особей из Чёрного моря с четырьмя близкими видами рода *Oithona*, детально описанными для других районов Мирового океана, а именно *O. brevicornis* (рис. 9A-D; Nishida, 1985), *O. wellershausi* Ferrari, 1981 (Ferrari, 1981), *O. aruensis* Früchtl, 1923 (рис. 9E-G; Nishida and Ferrari, 1983) и *O. davisae* Ferrari and Orsi, 1984 (рис. 9H-K).

O. brevicornis отличается от других видов тем, что наружный шип на первом внутреннем членике максиллулы значительно короче следующего шипа (у других видов первый шип значительно длиннее, чем следующий: рис. 10C, G, J, тонкие стрелки) и рядами тонких волосков, находящихся на задней дорсолатеральной поверхности сдвоенного полового и

следующего за ним сегментов (такие ряды волосков отсутствуют у других видов: рис. 10D, K, стрелки).

O. davisae отличается от *O. aruensis* и *O. wellershausi* наличием только одной щетинки на эндоподите (три щетинки у *O. aruensis* (рис. 10G, J, наконечники стрел) и *O. wellershausi* (на рисунке не обозначено)) и отсутствием щетинки на втором базальном сегменте максиллулы (одна щетинка присутствует у *O. aruensis* (рис. 10G, J, толстые стрелки) и *O. wellershausi* (на рисунке не обозначено)). У *Oithona davisae* также отсутствует щетинка на второй внутренней лопасти максиллулы в то время как она присутствует у *O. brevicornis* и *O. aruensis* (рис. 10G, J, пунктирными стрелками). Из этих наблюдений можно заключить, что обнаруженный в Чёрном море новый вид рода *Oithona* является *O. davisae*.

Первоначально *O. davisae* была зарегистрирована в прибрежных водах Японии (как “*O. brevicornis* f. *minor*” (Nishida et al. 1977; Nishida and Ferrari 1983) и как “*O. aruensis*” (Nishida 1985; Ohtsuka et al. 2008)), а также водах Кореи (Lee et al., 2001; Orui-Sakaguchi et al., 2011). Также *O. davisae* была обнаружена в водах Тихого океана у Калифорнии (Ferrari and Orsi 1984), Чили (Hirakawa, 1988), в северо-западном Средиземноморье (неопубликованные данные S. Nishida, цитировано в Saiz et al. 2003). *O. davisae* была обнаружена в балластных водах судов, прибывших во Владивосток из Китая (Kasyan, 2010). Исходя из этих сообщений, принято считать, что *O. davisae* первоначально эндемичный вид в умеренных прибрежных водах Восточной Азии, а его появление в других отдаленных регионах связано с синантропной интродукцией, в основном с балластными водами судов (Ferrari, Orsi, 1984; Nishida, 1985; Hirakawa, 1988; Carlton, 1987; Hooff, Bollens, 2004; Cordell et al., 2008). В Пьюджет-Саунд (США) *O. davisae* оказалась одним из наиболее массовых неаборигенных видов, обнаруженных в балластных водах иностранных и местных кораблей, заходящих в США (Cordell et al., 2009; Lawrence and Cordell, 2010).

Температура и соленость воды в местах сбора проб в Чёрном море, составляющие 16 – 17° С, 17 – 18 ‰, и их ежегодные колебания (6 – 25° С и 17 – 18 ‰, соответственно) в поверхностных водах (Овсяный и др., 2000; Репетин и др., 2003; Иванов и др., 2006; Кондратьев, 2010) согласуются с гидрологическими характеристиками умеренных лиманных вод, где описана *O. davisae*.

Впервые в Чёрном море новый вид *Oithona* был найден в прибрежных водах: в 2001 г. в Севастопольской бухте (Загородняя, 2002), позже в черноморских портах Новороссийск и Туапсе (Селифонова, 2009). Сообщается об обнаружении *O. brevicornis* в открытых водах западной части Черного моря, при этом точное место и данные по численности/биомассе не приводятся (Selifonova et al., 2008).

Высокая численность *O. davisae* (> 9000 экз. м^{-3}) в глубоководной части Чёрного моря впервые была зарегистрирована диссертантом напротив юго-западной части Крымского полуострова (Temnykh, Nishida, 2012; Темных и др., 2012).

Проведённое детальное исследование морфологических характеристик нового вида *Oithona* убеждает нас в том, что *O. brevicornis*, недавно обнаруженная в Чёрном море, на самом деле является *O. davisae*.

Отсутствие ранее в фауне Чёрного моря *O. davisae* и литературные данные о её встречаемости позволяют объяснить появление данного вида в черноморском районе интродукцией *O. davisae* либо непосредственно из Восточной Азии с балластными водами судов, как в случае моллюсков *Rapana venosa* и *Anadara inaequalvis*, креветки *Palaemon macrodactylus* (Skolka, Preda, 2010), либо в результате вторичной интродукции средиземноморских популяций – например, через систему турецких проливов (Kovalev et al., 1998; Saiz et al. 2003; Oguz and Öztürk, 2011) или с балластными водами судов (Selifonova, 2011).

ГЛАВА 4

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЗОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ И ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Дискуссия о том, какой из факторов играет решающую роль в регуляции численности популяций планктона по вертикали, ведётся с начала исследований планктона. Сложность проблемы усугубляется тем, что приборная база для изучения вертикального распределения мезопланктона недостаточно развита.

Единой гипотезы, объясняющей причины вертикальных перемещений планктонных животных, до сих пор нет. Миграции служат для сохранения и расширения ареала (Fraser, 1936; Ommaney, 1936; Mackintosh, 1937; Богоров, 1941, 1948; Sewell, 1948; Hardy, 1953; Grindley, 1964; Виноградов, 1968; Foxon, 1936; Jansson, Källander, 1968; Рубинштейн, 1926), необходимы для регуляции горизонтальных перемещений морского планктона в прибрежных районах (Kimmerer, McKinnon, 1987; Kimmerer et al., 1998; Hill, 1991; 1995; 1998), избегания хищников (Jansson, Källander, 1968; Robertson, Howard 1978), обеспечения условий репродуктивных циклов (Foxon, 1936), питания (Sainte-Marie, Lamarche, 1986) и др.

В Чёрном море исследования вертикального распределения массовых представителей мезопланктона, копепод, проводили многие исследователи (Никитин, 1926; Петипа, Сажина, Делало, 1963; Виноградов, 1968; Виноградов, 1977; Виноградов и др., 1991; Флинт, 1989; Загородняя, 1975; Полищук, 1972; 1988, Erkan et al., 2000; Mutlu, 2006). Эти исследования проводились различными методами, что затрудняет проведение сравнительного анализа в разных районах моря и в разные сезоны. В то время, как в южной части Чёрного моря эти исследования периодически проводятся, в северной его части последние исследования такого рода относятся к концу 1980-х гг. прошлого столетия, после этого подобных работ не проводилось.

4.1. Исследования вертикальной структуры мезопланктона и её суточной динамики в прибрежных водах Крыма по новой и традиционной методологии

На ст. 1 исследования выполнены в мае 2009 г. Днём верхний слой воды прогрелся до 15 °С. Максимальный градиент температур в наблюдался в слое глубин от 22 до 33 м и

температура на глубине 33 м достигла 10.1°C. Далее, с глубиной, температура снижалась медленно, и в придонном слое (60 м) составляла 8.8°C (рис. 11). Соленость в верхнем пятиметровом слое составляла 17.73 – 17.81 ‰. Начиная с 6 м, соленость увеличилась до 17.9 ‰ и сохраняла постоянное значение до глубины 22 м, ниже которых увеличивалась до глубины 40 м.

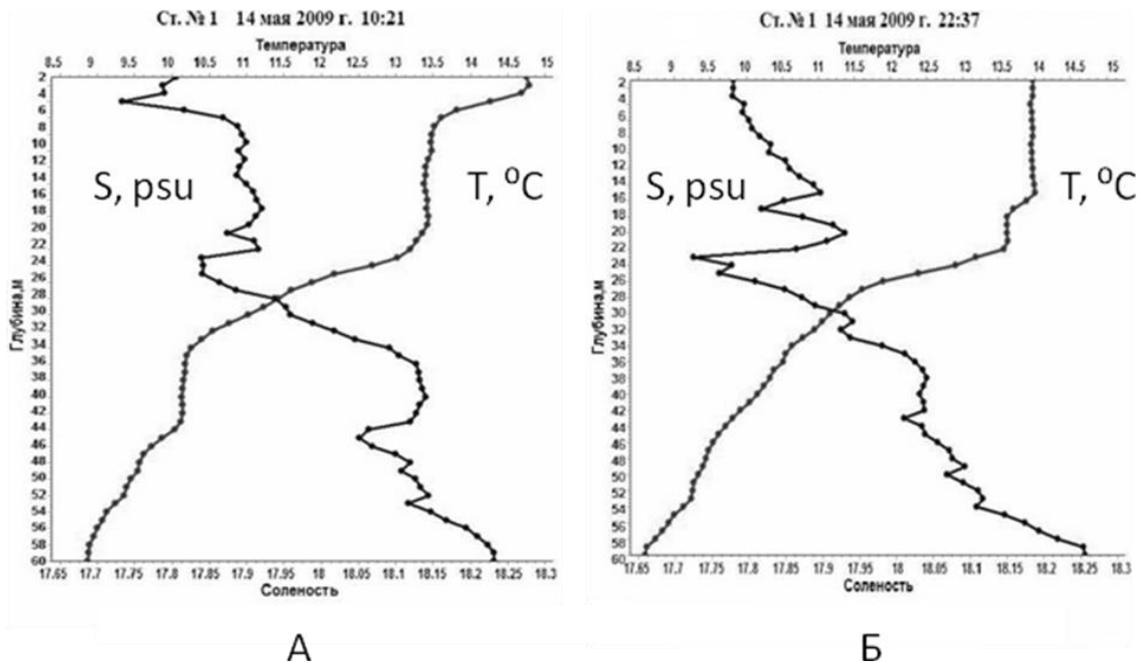


Рисунок 11 – Данные вертикальных зондирований гидробиофизического зонда «Сальпа – М» от 14.05.09: А – день, Б – ночь

В ночное время вертикальный профиль температуры почти не изменялся от поверхности до глубины 15 м (14 °С). Соленость в слое 0 – 15 м составляла 17.8 – 17.9 ‰. Слои термо- и галоклина сузились: резкое снижение температуры (с 13.6 до 11.2°C) наблюдалось в слое 22 – 30 м, максимальный градиент солености (от 17.7 до 18.1 ‰) отмечен в слое 25 – 35 м.

Зоопланктон собирали двумя методами: послойными вертикальными ловами малой сетью Джели и буксировкой КПМТ в узких слоях толщи воды (см. главу 2).

Основу планктона во всех слоях составляли веслоногие рачки (до 96 %), в пробах встречались также представители меропланктона (личинки *Bivalvia*, *Gastropoda*), коловратки и *Noctiluca scintillans*.

Вертикальный профиль численности мезопланктона (рис. 12) по материалам, собранным кассетным планктонометром в дневное время, имел два пика. Первый (максимальный) пик наблюдался на глубине 5 м, ниже наблюдалось уменьшение численности почти в 20 раз. Второй слой скопления планктона зарегистрирован в слое 25 – 40 м с максимумом на глубине 30 м. Ночью численность в слоях дневных пиков снизилась в два раза.

По данным ловов сети Джели, численность днём и ночью была максимальной в верхнем десятиметровом слое и снижалась с глубиной (рис. 13).

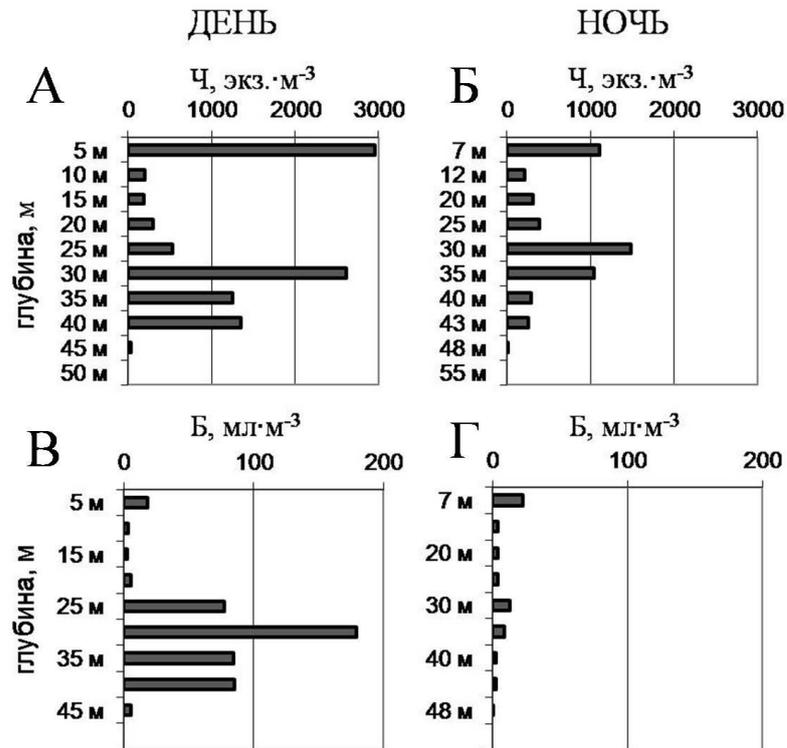


Рисунок 12 – Вертикальное распределение численности (экз.·м⁻³) мезопланктона: А – днём; Б – ночью; и биомассы (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью по данным КИМТ.

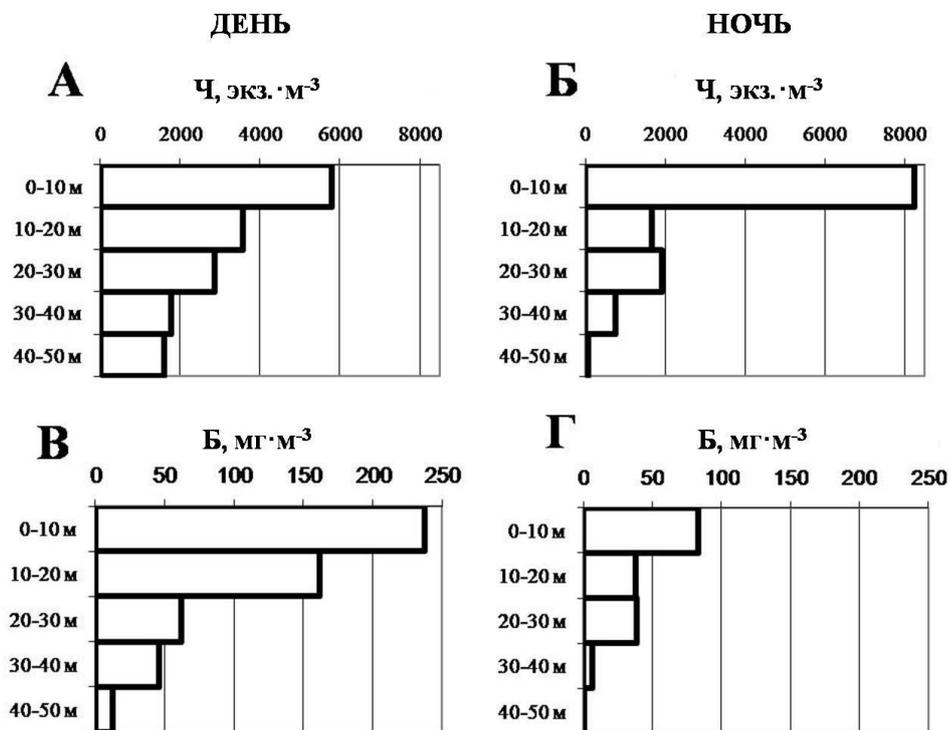


Рисунок 13 – Вертикальное распределение численности (экз.·м⁻³) мезопланктона: А – днём; Б – ночью; и биомассы (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью по данным сети Джели.

По биомассе, по данным КПМТ, также наблюдали два пика на тех же глубинах, с максимумом на глубине 30 м, где доминировали крупные формы и старшие стадии копепод. По данным ловов сетью Джели, отмечен один пик биомассы в верхнем десятиметровом слое. В слое 0 – 10 м биомасса мезопланктона по данным КПМТ почти не изменялась по сравнению с дневными величинами, по данным сети Джели (рис. 13) – снизилась в два раза, а в слое 25 – 45 м по данным обоих пробосборников биомасса существенно снизилась.

В результате исследований двумя орудиями лова, пробосборником КПМТ и сетью Джели, показано, что слои высоких концентраций мезопланктона и слои максимальных градиентов температуры и солености совпадали.

Вертикальное распределение численности копепод повторяло ход вертикального профиля мезопланктона и также имело двухмаксимумную структуру. В поверхностном слое основу мезопланктона составляли *Acartia clausi* и *Paracalanus parvus*, на глубине 30 м – *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis* и *Paracalanus parvus*.

Вертикальное распределение численности и биомассы копеподы *A. clausi* имело двухпиковый характер (рис. 14), максимум численности приходился на верхний облавливаемый слой, а биомассы – на глубину 30 м.

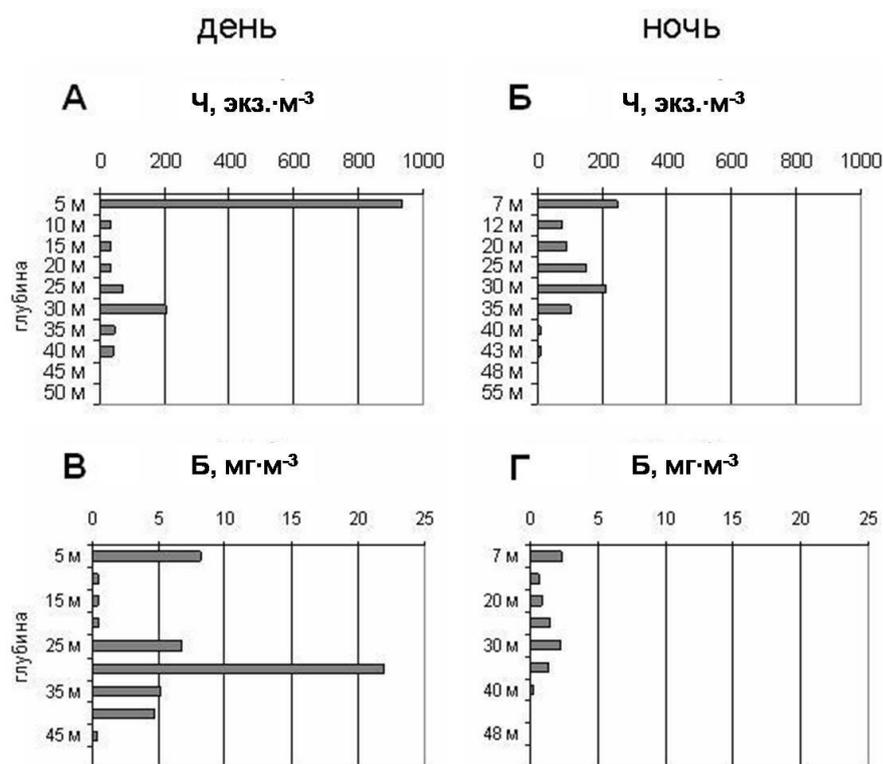


Рисунок 14 – Вертикальное распределение *A. clausi* по данным КПМТ: численность (экз.·м⁻³) А – днём; Б – ночью; биомасса (мг·м⁻³) В – днём; Г – ночью.

В верхнем слое основу популяции составляли младшие стадии (I – III), как днём, так и в ночное время. На глубине 30 м в светлое время суток более многочисленными были старшие стадии (от IV до половозрелых самок и самцов). По биомассе во всех слоях доминировали старшие стадии. По данным ловов сетью Джели, численность и биомасса *A. clausi* (рис. 15), в течение суток максимальны в верхнем десятиметровом слое (при этом ночью они были выше дневных величин, несмотря на то, что в нижних слоях изменились не значительно), пик обилия на глубине 30 м, отмечаемый по данным ловов КПМТ, отсутствует.

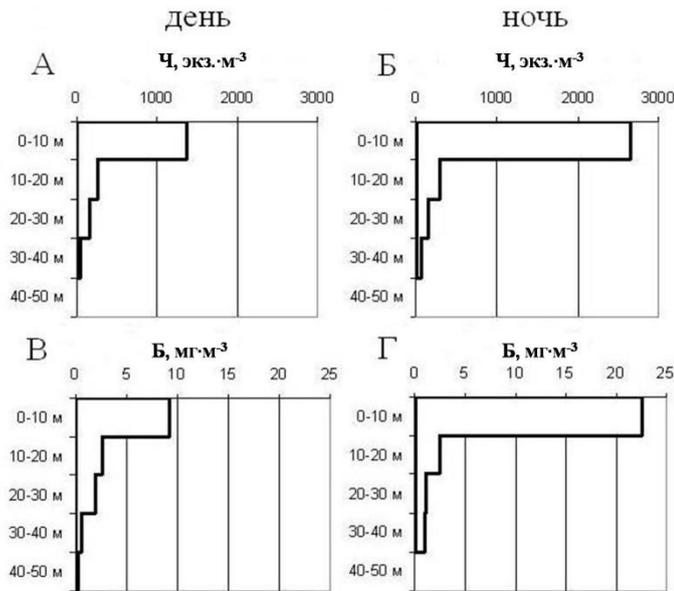


Рисунок 15 – Вертикальное распределение *A. clausi* по данным сети Джели: численность (экз.·м⁻³) А – днём; Б – ночью; биомасса (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью.

Численность *P. elongatus* в верхних слоях была незначительной, в пробах, собранных обоими орудиями лова, насчитывалось менее сотни экземпляров на каждый облавливаемый слой. Плотное скопление рачков наблюдалось в любое время суток в слое 30 – 40 м. При этом ночью в этом слое численность и биомасса были на порядок ниже дневных значений (рис. 16). Вертикальный профиль обилия *P. elongatus* (рис. 17) по данным сети Джели почти идентичен вертикальному распределению этой копеподы в тонких слоях (по данным КПМТ), за исключением верхнего, не захваченного планктонометром слоя, где данные ловов сетью Джели показали высокую численность и биомассу рачков ночью.

Вертикальное распределение численности и биомассы *P. parvus* также имело ярко выраженные суточные изменения (рис. 17). Днём наблюдалось два пика численности: максимальный отмечен в верхнем облавливаемом слое 5 м, второй был более разнесен по глубине и тянулся, начиная с 30 м, до глубины 40 м. В отличие от *P. elongatus*, на следующей облавливаемой глубине паракалянус не исчезал полностью и на 45 м еще единично встречался. Пики биомассы приходились на те же глубины (5 и 30 м), однако максимум приходился на

нижние слои, за счет доминирования здесь более поздних стадий развития. В верхнем облавливаемом слое за счет превалирования младших стадий биомасса была в три раза ниже, чем в нижележащих.

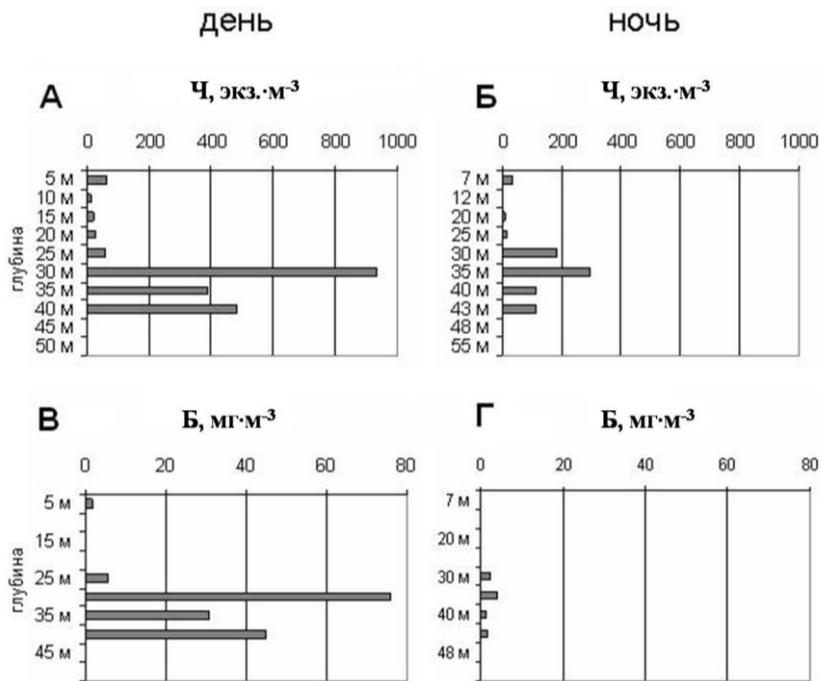


Рисунок 16 – Вертикальное распределение *P. elongatus* по численности (экз.·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным КПМТ.

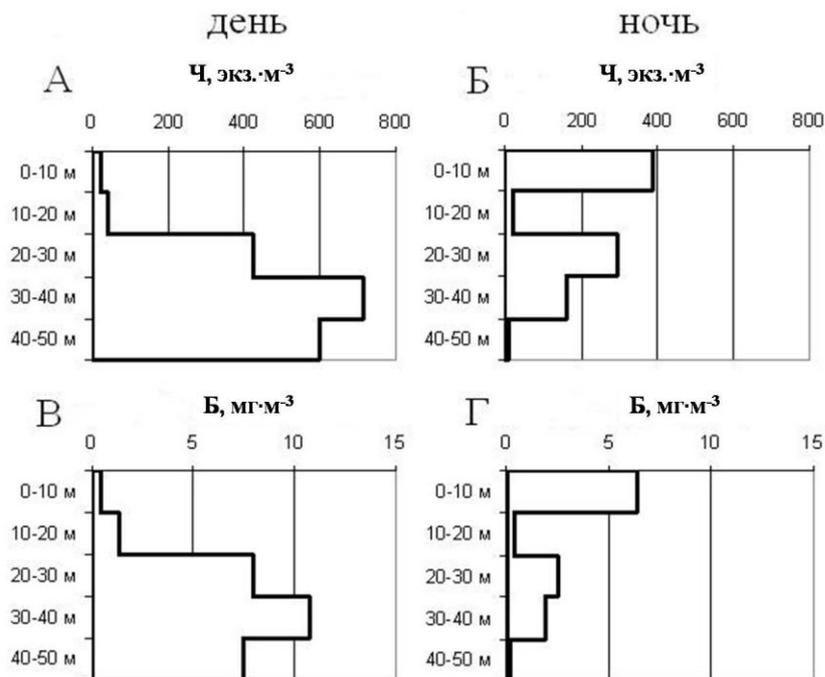


Рисунок 17 – Вертикальное распределение *P. elongatus* по численности (экз.·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным ловов сетью Джели.

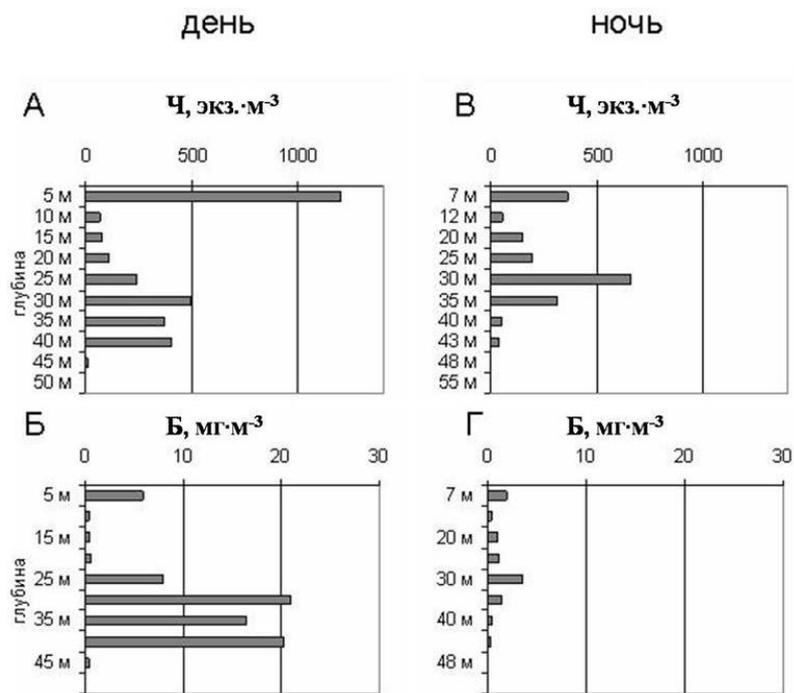


Рисунок 18 – Вертикальное распределение *P. parvus* по численности (экз.·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным КПМТ.

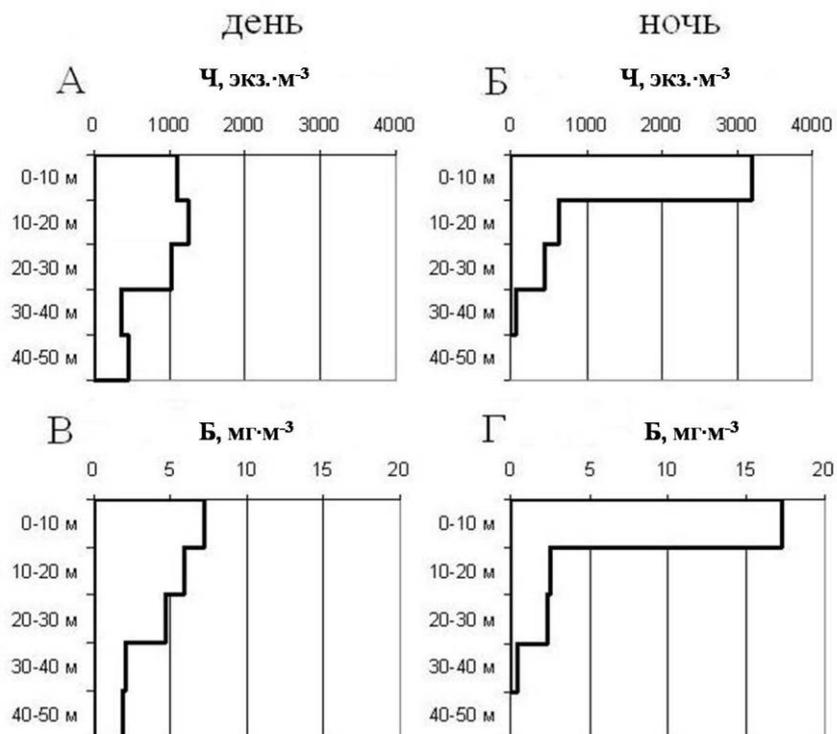


Рисунок 19 – Вертикальное распределение *P. parvus* по численности (экз.·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным ловов сетью Джеди

Ночью наблюдалось перераспределение максимумов численности по глубине. На глубинах 7 и 40 м численность существенно снизилась, а на глубине 30 м – незначительно увеличилась. Биомасса этой копеподы резко снизилась в нижних слоях, а также в верхнем облавливаемом слое на глубине 7 м, очевидно, за счет подъема рачков в ночное время к самой

поверхности, не обловленной Кассетным Планктонометром. Это предположение подтверждается данными, полученными сетью Джеди (рис. 19). Ночью в слое 0 – 10 м обилие *P. parvus* увеличилось в три раза.

O. similis в дневное и в ночное время по данным КПМТ распределялась аналогичным образом, отмечено два пика с максимумом на глубине 30 м (рис. 20). Ночью биомасса во всех наблюдаемых слоях снижалась на порядок. По ловам сетью Джеди, *O. similis* залегала днем в слое термоклина и под ним (рис. 21). Ночью она сосредотачивалась в два четко наблюдаемых слоя – в термоклине и на поверхности.

Численность *C. euxinus* была низкой (единицы – десятки), численность и биомасса были наибольшими в верхнем облавливаемом слое и на глубине 30 м.

Обилие прочих видов было крайне низким, суммарный вклад составлял менее 4 % от общей численности, поэтому особенности их вертикального распределения не приводятся.

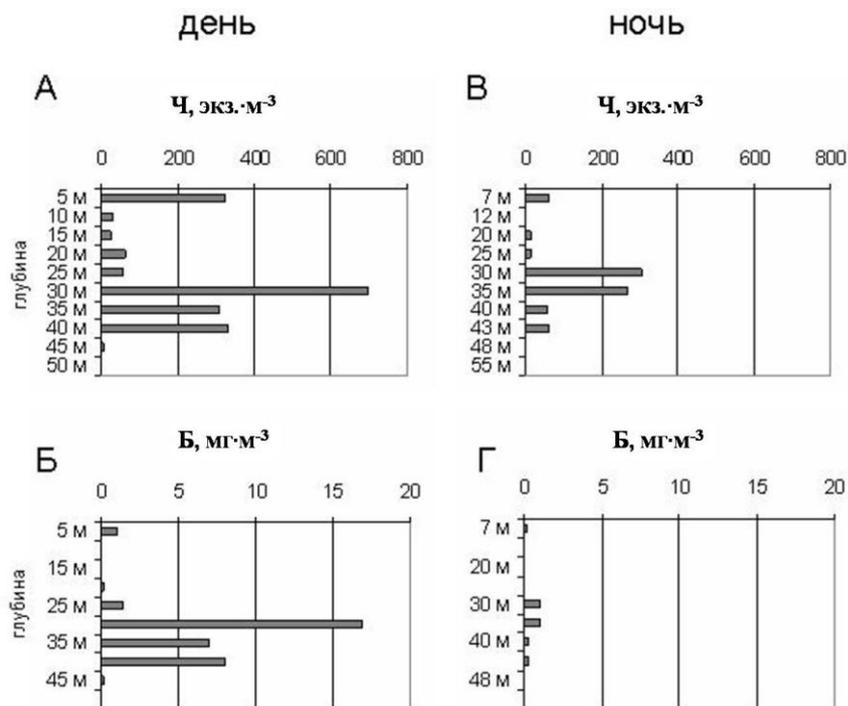


Рисунок 20 – Вертикальное распределение *O. similis* по численности (экз·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным КПМТ

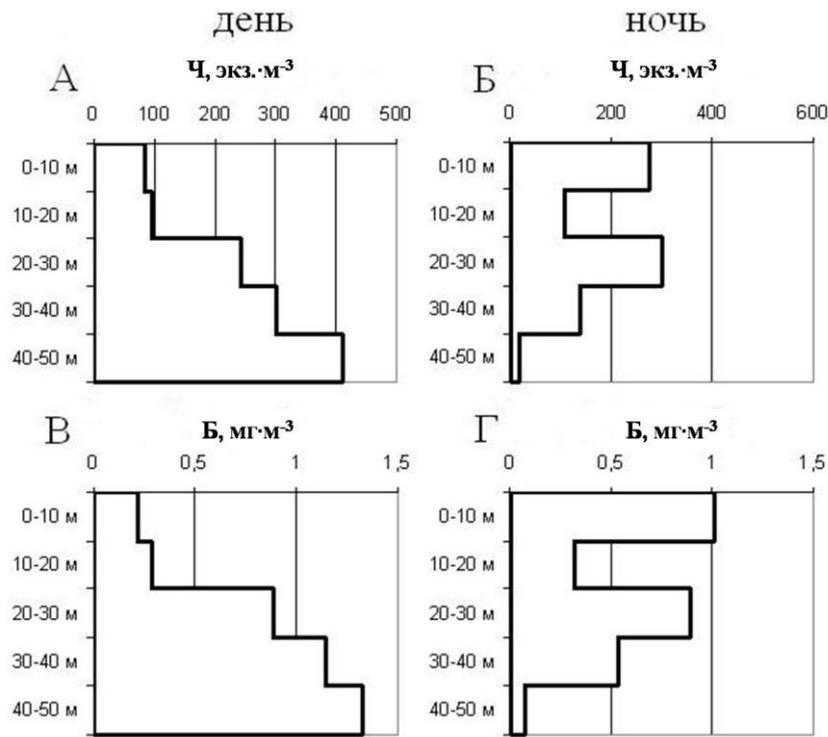


Рисунок 21 – Вертикальное распределение *O. similis* по численности (экз.·м⁻³): А – днём; Б – ночью; и по биомассе (мг·м⁻³): В – днём; Г – ночью, по данным ловов сетью Джели

Корреляционный анализ (табл. 3) выявил связь между пиками обилия мезопланктона и копепод как с градиентами температуры, так и солёности (зависимости не от абсолютных величин параметров среды, а от величин градиента данного параметра). Так, для общей численности мезопланктона и копепод днём была показана высокая степень обратной связи с изменениями солёности (-0.75 и -0.74, соответственно). Ночью коэффициенты корреляции были ниже (-0.64 для копепод и -0.63 для всего мезопланктона).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции (R) между вертикальным распределением численности мезопланктона и копепод и градиентами температуры (ΔT , °С·м⁻¹) и солёности (ΔS , ‰·м⁻¹) в весенний сезон

Группы \ Время суток	днем		ночь	
	R _{ΔT}	R _{ΔS}	R _{ΔT}	R _{ΔS}
мезопланктон	0,49	-0,75	0,03	-0,62
копеподы	0,47	-0,74	0,13	-0,64

Положительные коэффициенты корреляции между общей численностью как мезопланктона, так и копепод, и вертикальными градиентами температуры в дневное время (0.49 и 0.47, умеренная корреляционная связь) были ниже, чем связь с градиентами солёности.

Ночью коэффициенты корреляции между численностью массовых копепод с изменениями температуры были крайне низкими, для общей численности мезопланктона связь с градиентами температуры отсутствовала (коэффициент корреляции 0.03), влияние градиентов среды уменьшалось, организмы не задерживались в слоях градиентов, совершая вертикальные перемещения.

Таким образом, в дневное время суток распределение по вертикали мезопланктона и его основных представителей определялось внешними факторами, наиболее значимым из которых был вертикальный градиент солености.

Сопоставление двух методик сбора материала позволило более детально рассмотреть и уточнить некоторые особенности вертикального распределения мезопланктона. Так, отмечено, что при наличии высокой концентрации планктонтов в узком слое (как в слоях на глубинах 5 и 30 м) сбор проб сетью Джели не даёт репрезентативный результат, т.к. осредняет величины по слоям с высокой и низкой численностью. Одновременное применение двух типов пробосборников помогло избежать данной ошибки. При этом подтверждено, что слои концентрации мезопланктона и его основных представителей в исследуемый период соответствуют слоям максимальных градиентов температуры и солености.

4.2. Вертикальная структура мезопланктона и её суточная динамика в глубоководной части Чёрного моря

Исследовали особенности вертикального распределения и суточной динамики разновозрастных стадий массовых пелагических копепод (как аборигенных видов, так и видов-вселенцев).

Структура вод на суточной станции в период исследования характеризовалась наличием трех водных масс (рис. 22). В слое 0–40 м располагалась прибрежная черноморская водная масса (ПрЧВМ, Белокопытов и др. 2002) с относительно высокой температурой и пониженной соленостью ($T=17-11^{\circ}\text{C}$, $S<17.8\text{‰}$). Глубже в слое 40–65 м (рис. 23) прослеживался сезонный термоклин ($0.3-1.2^{\circ}\text{C}/\text{м}$), в котором располагалась верхняя черноморская водная масса (ВЧВМ) с солёностью 17.8–18.3 ‰. Между 65 и 100 м находилась трансформированная водная масса, образованная в результате смешения вод ХПС с ВЧВМ. Глубже 100 м, в слое основного пикноклина, залегал слой промежуточной черноморской водной массы (ПЧВМ) (Полонский, Ловенкова, 2003; Репетин и др. 2003).

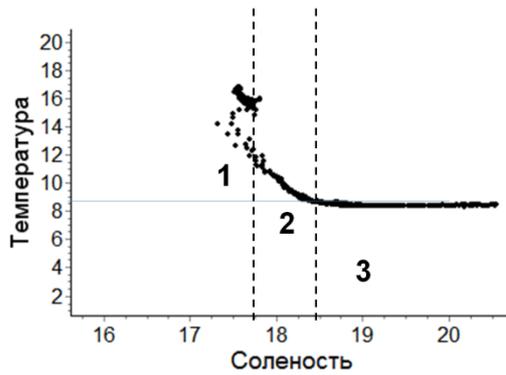


Рисунок 22 – Т, S диаграмма вод на суточной станции и структура вод 11 – 12 ноября 2011г.:

1. прибрежная черноморская водная масса;
2. верхняя черноморская водная масса;
3. промежуточная черноморская водная масса.

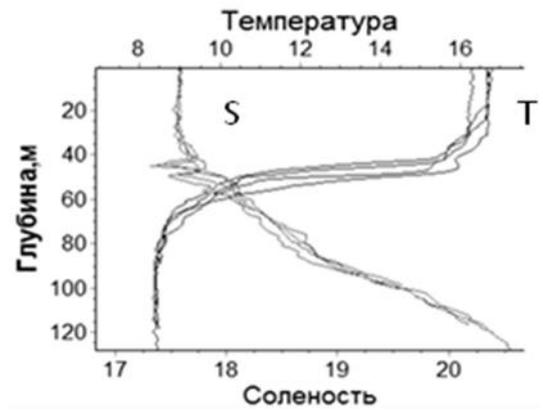


Рисунок 23 – Вертикальные профили температуры воды (Т, °С) и солености (S, ‰) в слое 0–130 м на суточной станции 11 – 12 ноября 2011 г.

Температуры верхнего перемешанного и нижнего холодного слоев отличались на 8.3°C. В слое температурного скачка наблюдалось ослабление градиента по сравнению с летней стратификацией. В ноябре термоклин находился в слое 40–65 м, вертикальный градиент температуры составлял 0.3–1.2 °С/м.

Внутренние волны, оказывающие влияние на вертикальное распределение мезопланктона в слое 0–120 м, наблюдались в слое 48–51 м (рис. 24). Их амплитуда не превышала 2–3 м, а интервал между гребнями волн составлял 20 мин. Учитывая небольшие размеры внутренних волн, их влиянием на суточную динамику распределения веслоногих ракообразных можно пренебречь.

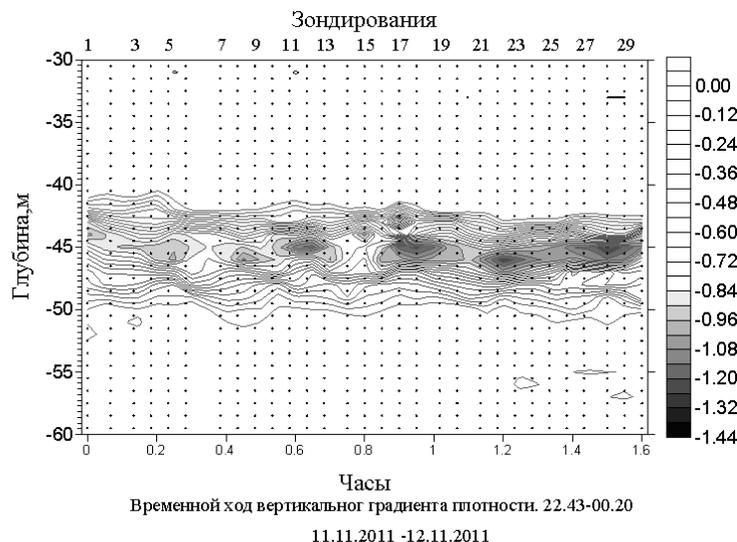


Рисунок 24 – Короткопериодные внутренние волны, зарегистрированные в слое 48 – 51 м, с амплитудой 2-3 м и интервалом около 20 минут.

Вертикальное распределение численности мезопланктона в вечернее (21:00), ночное (01:00) и утреннее (06:00) время было сходным, с максимальными величинами в верхнем десятиметровом слое, и уменьшением с глубиной. Максимальная за сутки численность в слое 0 – 10 м зарегистрирована утром и составляла $13\,703 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$. В полдень (12:00) численность в верхнем слое снизилась до $9\,263 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, максимум сместился в слой 10 – 25 м и составлял $12\,501 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$.

Ход кривой биомассы суммарного мезопланктона несколько отличался. В полдень и вечером максимумы биомассы регистрировали в слое 45 – 65 м ($163 - 173 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Ночью максимальная биомасса $243 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ находилась в слое 25 – 45 м. Утром наблюдалось два пика биомассы в слоях 0 – 10 м и 45 – 65 м с максимумом в нижнем слое ($287 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Несоответствие профилей вертикального распределения численности и биомассы и несинхронные их изменения в течение суток обусловлены различным вкладом разных таксономических и возрастных групп, отличающихся скоростями и амплитудами вертикальных перемещений.

Вертикальное распределение численности и биомассы таксоцены Copepoda

Из шести видов пелагических Copepoda, обнаруженных на суточной станции, по численности доминировала *O. davisae*, субдоминантным был *P. parvus*. Численность других видов Copepoda *A. clausi*, *P. elongatus*, *C. euxinus* и *O. similis* была ниже. Копеподы составляли 73% суммарной численности зоопланктона и 38% его биомассы.

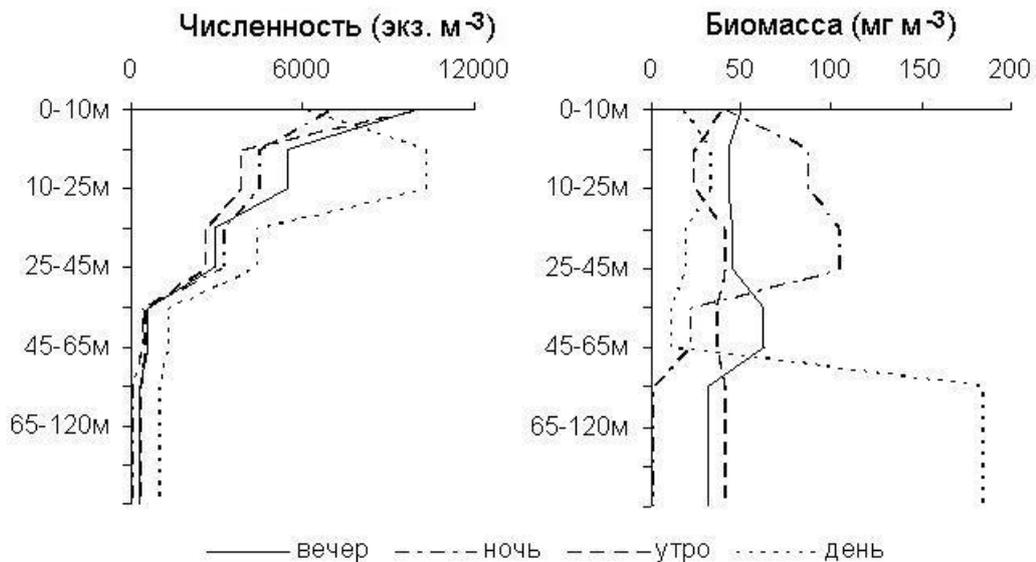


Рисунок 25 – Вертикальное распределение численности ($\text{экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) и биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) веслоногих ракообразных в ноябре 2010 г. вечером (21:00), ночью (01:00), утром (06:00) и днём (12:00)

Вертикальное распределение копепод в вечернее, ночное и утреннее время мало различалось. Максимальная концентрация наблюдалась в слое 0–10 м, где она в течение суток колебалась в пределах 6857 – 9913 экз. м⁻³. С глубиной численность копепод уменьшалась (рис. 25). В полдень максимум их численности опустился в слой 10–25 м, где составлял 10239 экз. м⁻³. В отличие от численности, характер вертикального распределения биомассы веслоногих рачков на протяжении суток менялся иначе (рис. 25). Вечером пики регистрировались в слоях 0–10 м (50 мг·м⁻³) и 45–65 м (62 мг·м⁻³), что составило 21 и 27% всей биомассы копепод, соответственно. Ночью ярко выраженный максимум был приурочен к слою 25–45 м (105 мг·м⁻³, соответственно 41%). В утренние часы биомасса рачков по вертикали распределялась более равномерно, составляя 38 мг·м⁻³ в слое 0–10 м, и по 40 мг·м⁻³ в слоях 25–45 и 65–120 м. Несоответствие профилей вертикального распределения численности и биомассы и несинхронные их изменения в течение суток обусловлены различным вкладом разных таксономических и возрастных групп.

Особенности вертикального распределения разных возрастных стадий развития массовых видов Copepoda

Acartia clausi. Этот слабый мигрант обитает преимущественно в слое 5–20 м (Петипа и др., 1963; Петипа, 1958) Её суммарная среднесуточная численность в исследуемый период в слое 0–120 м составляла 1086 экз.·м⁻³. Профили вертикального распределения в вечернее время, ночью и утром были сходными – с максимальным обилием в слое 0–10 м (625 экз.·м⁻³). Численность снижалась с глубиной и ниже 65 м рачки не опускались. Днём максимумы численности и биомассы регистрировали в слое 25–45 м (422 экз.·м⁻³).

Распределение численности копеподитных стадий и половозрелых особей по вертикали различалось. Основная часть первых – третьих копеподитов в вечернее, ночное и утреннее время находилась в слое 0–45 м (табл. 4). В полдень только третьи копеподиты опускались из верхнего десятиметрового слоя и скапливались в слое 10 – 45 м. Четвёртые копеподиты в вечернее и ночное время находились в слое 0–45 м, с максимумом (до 63% гемипопуляции) в верхнем десятиметровом слое. Утром слой их обитания сузился до 0–25 м; в дневное время вся гемипопуляция опустилась ниже 25 м и была сосредоточена в слое 25–65 м. Пятые копеподиты вечером находились в верхних слоях и ниже 25 м не опускались. Ночью и утром часть рачков (41 и 46%, соответственно) находилась в верхнем десятиметровом слое, а другая (54–59%) была рассредоточена в более широком слое 10–45 м. Ниже 45 м в ночные и утренние часы пятые копеподиты не опускались. В дневное время при максимальной освещенности вся гемипопуляция залегала в слое 25–65 м, выше и ниже которого рачки не встречались.

Суточная динамика вертикального распределения копеподитных (I – V) стадий и половозрелых особей массовых видов Calanoida (% общей численности гемипопуляции) 11 – 12 ноября 2011 г.

Стадии		I	II	III	IV	V	VI♂	VI♀	I	II	III	IV	V	VI♂	VI♀	
Слой, м		<i>A. clausi</i>						<i>P. parvus</i>								
Вечер	0-10	54	35	10	39	74	100	0	64	49	54	51	49	0	64	
	10-25	35	33	29	28	26	0	0	29	39	32	33	31	58	23	
	25-45	11	31	57	27	0	0	0	3	12	13	14	19	42	11	
	45-65	0	1	0	3	0	0	0	3	0	1	2	1	0	2	
	65-120	0	0	4	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Ночь	0-10	52	35	47	63	41	50	32	57	47	43	39	47	35	55	
	10-25	39	41	24	21	28	40	52	35	39	31	36	34	47	35	
	25-45	9	22	29	16	31	10	14	7	14	26	24	18	18	9	
	45-65	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	
	65-120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Утро	0-10	55	69	60	69	46	42	58	63	60	47	49	49	0	38	
	10-25	37	31	40	31	31	43	35	25	27	34	25	19	5	14	
	25-45	8	0	0	0	23	15	7	12	13	19	26	30	95	43	
	45-65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5	
	65-120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
День	0-10	24	11	0	0	0	0	0	32	28	18	14	4	0	3	
	10-25	40	44	40	0	0	0	0	60	46	44	39	33	8	36	
	25-45	36	45	60	83	40	36	23	8	25	37	41	36	0	27	
	45-65	0	0	0	17	60	64	56	0	1	1	6	25	92	33	
	65-120	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	2	0	1	
		<i>P. elongatus</i>						<i>C. euxinus</i>								
Вечер	0-10	50	0	0	0	0	0	0	0	0	9	22	7	4	4	
	10-25	18	0	0	0	17	0	0	13	14	21	26	22	6	16	
	25-45	13	0	58	58	51	0	45	64	61	44	43	13	7	34	
	45-65	12	85	27	14	12	0	22	17	23	23	8	36	52	37	
	65-120	7	15	15	28	20	100	33	6	2	3	1	22	31	9	
Ночь	0-10	0	0	0	32	0	35	5	21	17	16	16	5	16	0	
	10-25	100	35	35	21	18	47	2	39	40	43	22	32	10	40	
	25-45	0	52	52	47	68	18	41	37	43	41	25	37	35	55	
	45-65	0	13	13	0	14	0	52	3	0	0	37	26	39	5	
	65-120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Утро	0-10	0	0	0	0	0	31	3	10	0	0	0	8	0	0	
	10-25	0	0	0	0	0	0	0	3	7	8	6	0	0	11	
	25-45	0	0	0	0	0	0	0	40	50	43	32	8	7	31	
	45-65	73	85	83	83	55	0	2	47	39	44	32	18	25	34	
	65-120	27	15	17	17	45	69	95	0	4	5	30	66	68	24	
День	0-10	59	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
	10-25	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	
	25-45	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
	45-65	30	73	0	0	0	0	0	73	35	0	0	0	0	0	
	65-120	11	27	100	100	100	100	88	14	65	100	100	100	100	100	

Самцы в вечернее время находились в слое 0–10 м. Ночью и в утренние часы 80–90% их гемипопуляции относительно равномерно распределялась в слое 0–25 м и только небольшая часть опустилась до 45 м. Днём самцы в основном находились в слое 25–65 м. Половозрелые самки *A. clausi* присутствовали единично в пробах, взятых вечером. В полночь основная их часть была обнаружена в слое 0–25 м, с максимумом в слое 0–10 м. В полдень самки исчезли из двух верхних слоев, их основная часть (69%) находилась в слое 45–65 м.

Таким образом, *A. clausi* в тёмное время суток находилась выше термоклина, а днём рачки старших копеподитных стадий погружались в слой термоклина (самки опускались и под термоклин).

Paracalanus parvus. Среднесуточная численность *P. parvus* во всем облавливаемом слое составляла 7382 экз.·м⁻³. Общая численность *P. parvus* вечером, ночью и утром была максимальной в верхнем десятиметровом слое (до 4675 экз.·м⁻³), с глубиной резко уменьшаясь. В полдень основная часть популяции (более 3.5 тыс. экз.·м⁻³) находилась в слое 10–25 м. Численность самцов была на один – два порядка меньше, чем самок.

Основная часть младших (I – III) копеподитов *P. parvus* вечером, ночью и утром обитала в верхнем десятиметровом слое (табл. 4). Днём максимальное количество зарегистрировано в слое 10–25 м. Рачки, с четвёртой по шестую копеподитную стадию, ночью находились в слое 0–45 м, а днём в слое 0–65 м, основная часть пятых стадий, половозрелых самцов и самок заглублялась ниже десяти метров.

Таким образом, эвритермный *P. parvus*, как и *A. clausi*, в основном обитал выше термоклина и только днём рачки опускались в слой термоклина. Глубина максимальных концентраций третьих и четвёртых копеподитов изменялась в течение суток от поверхности к слою 10–45 м, то есть рачки находились в пределах ПрЧВМ. Пятые стадии, самцы и самки перемещались в более широком диапазоне глубин – от поверхности до 65 м, то есть проникали в ВЧВМ.

Calanus euxinus. Среднесуточная численность *C. euxinus* в слое 0–120 м составляла 182 экз.·м⁻³. Рачки в основном находились в нижних слоях, в тёмное время суток небольшая часть популяции поднималась в ПрЧВМ (табл. 4). Вечером большинство I – IV копеподитных стадий находилось в слое 25–45 м, максимум численности пятых копеподитов и половозрелых особей – в слое 45–65 м. Ночью основная часть I – III копеподитов и самок находилась выше, в слое 10–45 м, а IV – V и самцов – ниже, в слое 10–65 м. Утром максимальная концентрация I – III копеподитов отмечена в слое 25–65 м, IV – V и половозрелые стадии рассредоточились в слое 25–120 м. В дневное время большая часть популяции (92%) *C. euxinus* опустились ниже 65 м, выше находились только первые и вторые копеподитные стадии.

Pseudocalanus elongatus. Численность *P. elongatus* в течение суток изменялась в пределах 330–470 экз.·м⁻³. У рачков отмечены чётко выраженные вертикальные миграции. В тёмное время суток, вечером и ночью основная часть популяции (38–51%) находилась над термоклином в слое 25–45 м. В светлое время суток рачки не встречались выше 45 м, днём максимум их обилия приходился на глубины ниже 65 м, т. е., они находились, в основном, в ПЧВМ.

Начиная с третьей стадии, днём рачки находились ниже 65 м (в ПЧВМ), все неполовозрелые стадии, кроме первых копеподитов, поднимались в вышележащие слои лишь ночью (табл. 4). Максимум обилия первых стадий находился в верхнем слое 0–10 м, остальных – перемещался из слоя 25–45 м (вечер и ночь) в слой 45–65 м (утром), а днём – в нижележащий слой 65–120 м. Самцы только ночью поднимались к поверхности, в остальное время суток находились в слое 65–120 м. Самки вечером и ночью в основном находились в слоях 25–65 м, утром и днём – ниже глубины 65 м. Суточная динамика вертикального распределения разных стадий *P. elongatus* была в общих чертах сходной с описанной в литературе (Загородняя, 1975; Виноградов и др., 1987), однако величины численности в 2010 г. оказались на порядок ниже.

Oithona davisae. Особое внимание было уделено вертикальному распределению *O. davisae* (Temnykh, Nishida, 2012), поскольку этот вид новый вселенец в регионе и особенности его биологии здесь не изучены. Впервые для Чёрного моря выполнены промеры всех стадий развития *O. davisae* и приведены их средние размеры (табл. 5). Размеры рачков (самки 0.48–0.56, самцы 0.46–0.5) в открытом море оказались значительно меньше, чем были указаны для Севастопольской бухты (Загородняя 2002; Алтухов, Губанова 2006; Temnykh, Nishida, 2012).

Таблица 5

Вертикальное распределение копеподитных (I–V) и половозрелых стадий *O. davisae* (% общей численности гемипопуляции) и его суточная динамика в ноябре 2010 г.

	Размеры, мм Слой, м	I	II	III	IV	V	VI♂	VI♀
		0.23-0.26	0.27-0.30	0.31-0.33	0.34-0.38	0.38-0.44	0.46-0.50	0.48–0.56
Вечер	0-10	83	67	59	52	50	0	37
	10-25	7	19	25	32	35	80	30
	25-45	8	11	13	13	13	20	25
	45-65	2	3	3	3	2	0	8
	65-120	0	0	0	0	0	0	0
Ночь	0-10	61	67	52	43	41	63	47
	10-25	17	11	12	20	26	21	29
	25-45	18	19	31	31	27	16	23
	45-65	4	3	5	6	6	0	1
	65-120	0	0	0	0	0	0	0
Утро	0-10	80	79	71	71	64	63	63
	10-25	11	12	20	22	28	27	24
	25-45	9	9	9	7	8	10	13
	45-65	0	0	0	0	0	0	0
	65-120	0	0	0	0	0	0	0
День	0-10	29	32	28	36	38	39	35
	10-25	59	61	54	50	51	35	49
	25-45	12	7	18	14	11	26	16
	45-65	0	0	0	0	0	0	0
	65-120	0	0	0	0	0	0	0

Осенью 2010 г. среднесуточная численность *O. davisae* достигала 9106 экз.·м⁻³, а их вклад в общую численность мезопланктона и копепод составлял 35% и 49%, соответственно. В

популяции было много самок с яйцевыми мешками, что свидетельствует о том, что рачки в это время интенсивно размножались. Утром и днём вся популяция *O. davisae* была сосредоточена в верхнем слое, до глубины 45 м (табл. 5). В тёмное время суток 4 – 6 % популяции опускалось в слой 45–65 м, глубже рачки отсутствовали. Максимальные величины численности *O. davisae* регистрировали вечером, ночью и утром в слое 0–10 м (до 6525 экз.·м⁻³), днём – ниже, в слое 10–25 м (6367 экз.·м⁻³).

Вертикальное распределение всех стадий развития *O. davisae*, за исключением самцов, было сходным: вечером, ночью и утром максимальные их концентрации регистрировались в слое 0–10 м, в полдень – в слое 10–25 м. Самцы были более многочисленными в слое 0–10 м в ночное, утреннее и дневное время, а вечером в слое 10–25 м. К нижней границе обитания рачков (слой 45–65 м) вечером и ночью опускались все стадии, кроме самцов. Таким образом, новый вид является эпипланктонным и приурочен к верхним слоям до термоклина.

Oithona similis. Рачки встречались ниже 45 м в ВЧВМ и ПЧВМ. Среднесуточная численность *O. similis* в слое 45–120 м была 367 экз.·м⁻³. Основную часть популяции составляли старшие копепоиды (III–V) и самки, самцов было на порядок меньше, чем самок.

Проведенные исследования вертикального распределения двух массовых видов пелагических циклопид в Чёрном море показали, что *O. davisae* обитала в ПрЧВМ и глубже 65 м не опускалась. *O. similis* встречалась ниже, в ПЧВМ, и практически отсутствовала в верхних слоях. Таким образом, диапазон глубин обитания двух близких видов Cyclopoidea различался. В вечернее и ночное время часть популяции *O. davisae* обитала в ВЧВМ (слой 45–65 м), при этом *O. similis* здесь отсутствовала. Утром и днём вся популяция *O. davisae* поднималась в слой 0–45 м, *O. similis* находилась ниже, в слое 45–65 м. Различное распределение по вертикали двух видов *Oithona* на протяжении суток согласуется с принципом конкурентного вытеснения Гаузе: два близких вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу. В случае черноморских оитон, они разобщены слоем температурного скачка.

Суточные вертикальные перемещения в ноябре 2010 г. были обнаружены практически у всех видов копепод, наибольшего размаха они достигали у активных мигрантов (*P. elongatus*, *C. euxinus*), несколько ниже они были у *A. clausi* и *O. similis*, минимальными были у аборигенного *P. parvus* и вселенца *O. davisae* (табл. 6). Степень характера вертикальных перемещений разных видов черноморских копепод наглядно демонстрирует дендрограмма (рис. 26). В течение суток младшие копепоидитные стадии всех присутствующих на данный момент в планктоне копепод перемещались по вертикали, как минимум, в пределах соседних слоёв. Особенность суточных вертикальных перемещений *O. davisae* заключалась в том, что в отличие от остальных видов

веслоногих, в светлое время суток все рачки из нижних слоев поднимались выше. Возможно, это было обусловлено подъемом в данный слой *O. similis*.

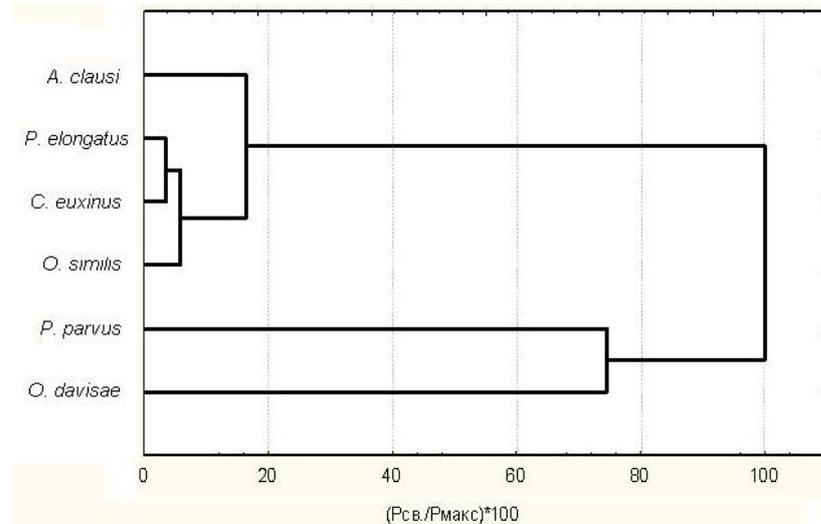


Рисунок 26 – Дендрограмма сходства суточной динамики вертикального распределения пелагических Сорепада в ноябре 2010 г.

Таблица 6

Амплитуда (м) суточных миграций черноморских копепод в ноябре 2010 г, рассчитанная по изменению глубины залегания ядра популяции

Вид	<i>A. clausi</i>	<i>P. parvus</i>	<i>P. elongatus</i>	<i>C. euxinus</i>	<i>O. davisae</i>	<i>O. similis</i>
Амплитуда, м	30	12.5	42.5	42.5	12.5	32.5

По результатам кластерного анализа, сильные мигранты *P. elongatus* и *C. euxinus* объединены в одну группу при высоком уровне сходства (коэффициент корреляции $r = 0.88$, что по шкале Чеддока свидетельствует о тесной корреляционной связи), к ним примыкают *O. similis* и *A. clausi* (рис. 25). *O. davisae* и *P. parvus* выделены в отдельную группу со слабой степенью подобия. У этих двух видов сходный тип перемещений, что подтверждается высоким коэффициентом корреляции между ними $r = 0.80$ (табл. 7).

Как в прибрежных водах Севастополя, так и в открытом море на глубоководной станции выявлена высокая степень обратной связи общей численности всего мезопланктона и отдельно копепод с градиентом солености, величина которой была максимальной в полдень (-0.93 и -0.89 , соответственно, табл. 7).

Таблица 7

Коэффициенты корреляции (R) между вертикальным распределением численности мезопланктона, копепод и градиентами температуры (ΔT , $^{\circ}\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$) и солёности (ΔS , $\text{‰}\cdot\text{м}^{-1}$) в ноябре 2010 г.

	вечер		ночь		утро		день	
	$R_{\Delta T}$	$R_{\Delta S}$						
мезопланктон	0.44	-0.73	0.38	-0.82	0.40	-0.66	0.48	-0.93
копеподы	0.52	-0.78	0.53	-0.84	0.49	-0.73	0.52	-0.89

Коэффициенты корреляции между численностью копепод и суммарного мезопланктона с температурными градиентами в течение суток мало различались и были невысокими, возможно, из-за осреднения всех учитываемых различных экологических групп.

ГЛАВА 5

МЕЖГОДОВАЯ И СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХАРАКТЕРИСТИК МЕЗОПЛАНКТОНА НА ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

5.1. Сезонная и межгодовая динамика количественных характеристик и таксономической структуры мезопланктона в 2002 – 2004 гг.

При исследовании сезонной динамики анализировали данные по открытому району, примыкающему к Севастопольской бухте (ст. 2).

Видовой состав мезопланктона в 2002 – 2004 гг. был представлен: копеподами (*Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus euxinus*, *Centropages ponticus*, *Oithona similis*, *O. davisae*); клadoцерами (*Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris*, *Pseudoevadne tergestina*, *Evadne spinifera*); ночесветкой *Noctiluca scintillans*; аппендикуляриями *Oikopleura dioica*; хетогнатими *Sagitta setosa*; коловратками и планулами медуз; ктенофорами *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*; медузами *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*. В небольших количествах встречались прибрежные виды рода *Cyclopora*, гарпактициды и ланцетник *Amphioxus lanceolatus*. Отсутствовали обычные обитатели черноморского планктона в 60 – 80 годах XX века – копеподы сем. *Pontellidae* и *Oithona nana* (в период 1960–1969 г. это был доминирующий вид мезопланктона, Грезе и др. 1971).

Ход сезонной динамики обилия мезопланктона и отдельных видов в 2002 – 2004 гг. значительно различался по количеству пиков, по времени и величине годовых максимумов. В сезонной динамике численности мезопланктона, построенной на основе метода линейной фильтрации по двум точкам, отмечены два пика в год (рис. 27, пунктирная линия). По реальным измерениям количество пиков численности в эти годы достигало трёх – четырёх.

Первый пик численности мезопланктона в 2002 г., отмеченный весной, определялся развитием *A. clausi*, *P. parvus* и коловраток. Численность неполовозрелых копеподитов и половозрелых особей *A. clausi* составила $1270 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, науплиальных стадий *A. clausi* – $1775 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$. Максимальная численность, которая достигала $6025 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, отмечена у коловраток. Второй осенний пик связан с массовым развитием тепловодных видов, в основном, копеподы *A. tonsa*. Максимальная температура поверхности воды, по данным спутников MODIS и Reynolds, в 2002 г. достигала в июле 26.9°C , а среднемесячная в этот месяц составила 25.6°C (рис. 28). Отмечено, что ежемесячная амплитуда ТПВ (разница между минимальными и максимальными величинами в течение каждого месяца) была минимальной за год в феврале и составляла 0.8°C ,

и максимальной в мае ($4.8\text{ }^{\circ}\text{C}$), высокая амплитуда наблюдалась также в июне и декабре (ТПВ в эти месяцы изменялась на $4.3\text{ }^{\circ}\text{C}$).

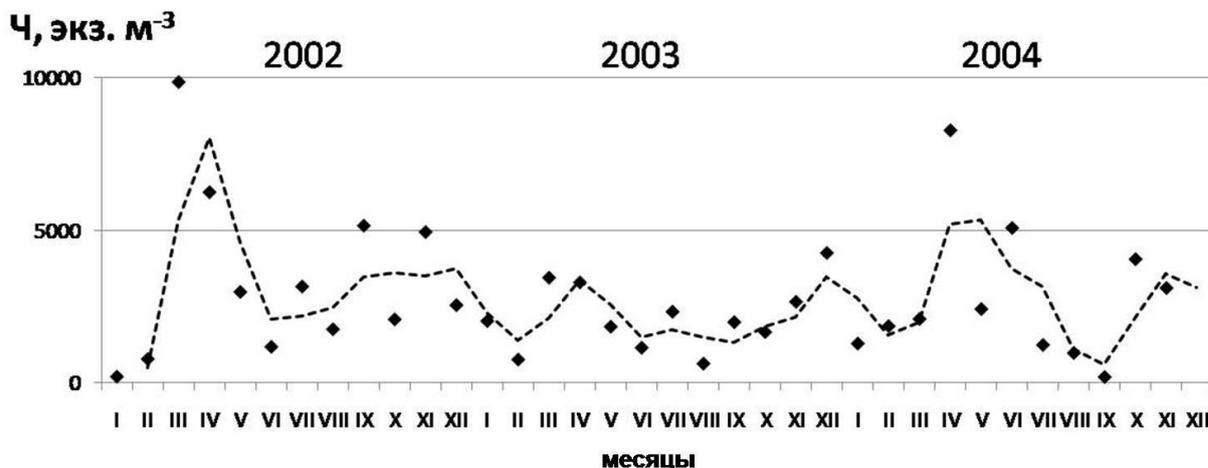


Рисунок 27 – Численность Ч (экз.·м⁻³) мезопланктона в слое 0 – 50 м на ст. №1 в 2002 – 2004 гг. (ромбы) и линия тренда, построенная на основе метода линейной фильтрации по двум точкам (пунктирная линия).

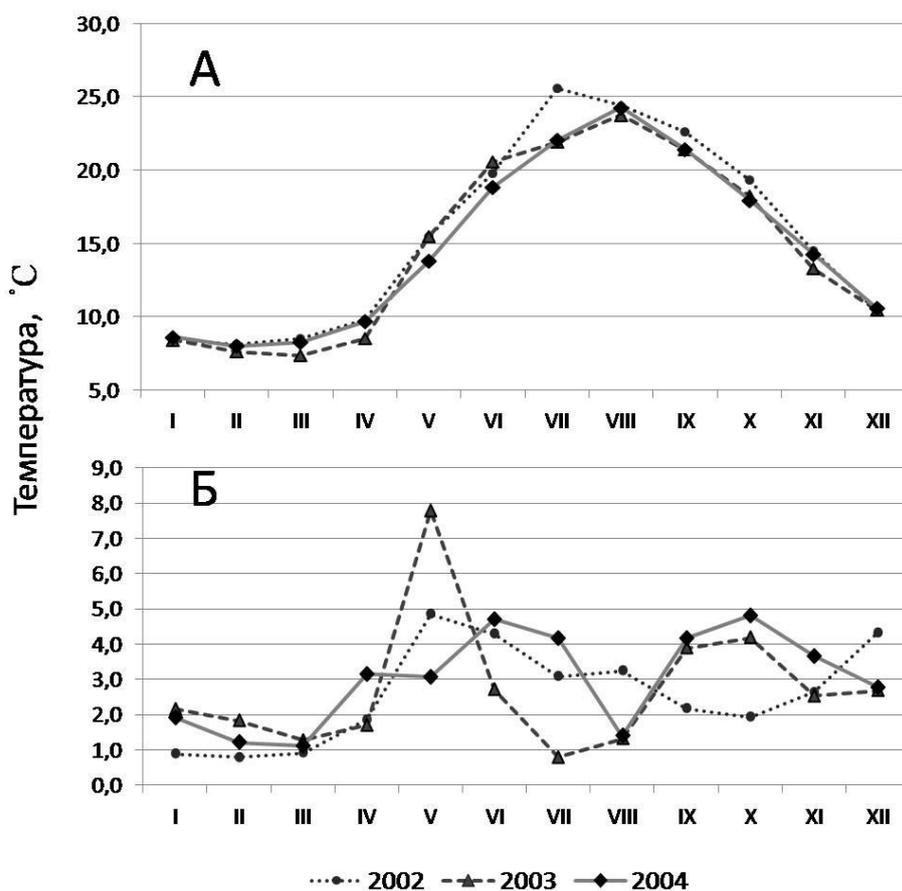


Рисунок 28 – А: средние величины ТПВ в 2002 – 2004 гг.; Б: амплитуда ТПВ (разница между максимумом и минимумом) в течение месяца.

В 2003 г. сезонные колебания численности мезопланктона были менее выраженными, максимум (немногим более 4 тыс. экз.·м⁻³) в декабре обеспечивался вкладом науплиусов копепод. Максимумы численности копепод и кладоцер (табл. 8) были ниже, чем в предыдущий и последующий годы. В марте – апреле доля холодноводных видов была выше, чем в другие годы, за счёт того, что в эти два месяца ТПВ более чем на 1° С была ниже весенних величин ТПВ в другие годы (рис. 28). В мае, сентябре и октябре отмечены значительные колебания ТПВ, так, в мае температура за месяц изменялась почти на 8°С (с 10.09 до 17.88 °С). Численность кладоцер была ниже, чем в 2002 и 2004 гг., возможно, потому что в период их массового развития (с июля по сентябрь) температура была ниже, чем в другие годы. Годовой максимум ТПВ был на 2 °С меньше и отмечен на месяц позже, чем в 2002 г. (рис. 28), и в августе 2003 г. составил 23.7 °С (максимальная величина в этот месяц составила 24.5 °С).

В 2004 г. весенний максимум численности мезопланктона (8277 экз.·м⁻³, рис. 27) обеспечивался за счет массового развития эвритермных и холодноводных копепод *A. clausi*, *P. parvus*, *P. elongatus*, *O. similis* и ноктилюки. В сентябре, в отличие от 2002 и 2003 гг., отмечен минимум численности мезопланктона (194 экз.·м⁻³), объясняемый, возможно, выеданием пелагическими хищниками, так как существенных отличий от других годов в температурном режиме в сентябре не было. В октябре численность мезопланктона вновь увеличилась, в основном за счет копепод, и достигла величины 4054 экз.·м⁻³. Максимальная за год ТПВ отмечена в августе (средняя за месяц 24.26 °С, максимальная – 25.0 °С), температура в мае – июне была на 1 – 1.7 °С ниже, чем в предыдущие два года.

Особенностью сезонной динамики двух копепод рода *Acartia* являлось то, что в месяцы, когда снижалась численность одного вида, возрастала численность другого, ход сезонных изменений их обилия находилась в противофазе (рис. 29). Высокий уровень развития тепловодной *A. tonsa* наблюдался в более теплом 2002 г. и её численность в этот год в несколько раз превышала величины численности в 2003 и 2004 гг.

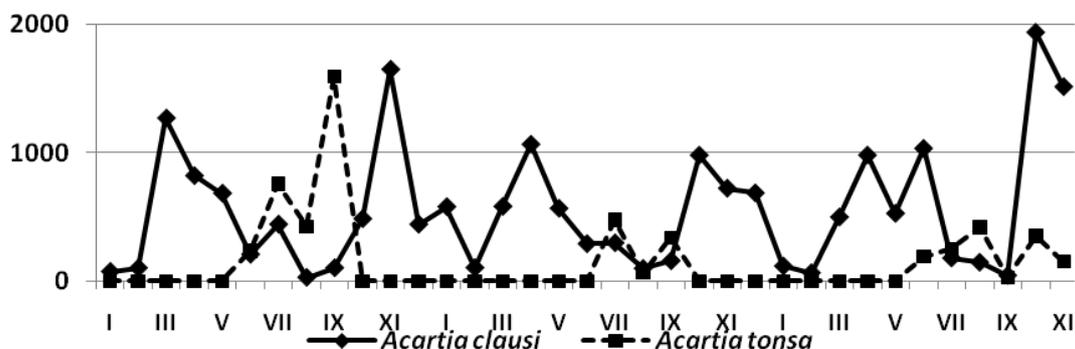


Рисунок 29 – Сезонная динамика численности половозрелых стадий акарций в 2002 – 2004 гг.

При относительно благополучном состоянии черноморской экосистемы в 1960-е годы, различия между месячным минимумом и максимумом численности мезопланктона (амплитуды) на шельфе в разные годы не превышали 10 раз (Грезе и др., 1971). В примыкающей к исследуемому району Севастопольской бухте амплитуда колебаний численности мезопланктона возросла от 4 в 1976 г. до 244 раз в начале 90-х годов, но позже, в 2002 г., снизилась до 14 (Губанова, 2003). По нашим данным, в 2002 г. амплитуда колебаний численности в открытом побережье Севастополя достигала 48 (табл. 8). В 2003 г. амплитуда колебаний численности была ниже и составляла 7, в 2004 г. вновь возросла до 43 (табл. 8). Таким образом, амплитуда сезонных колебаний обилия зоопланктона в побережье Севастополя в 2002 – 2004 гг. была ниже, чем в 90-е гг., что говорит о постепенной стабилизации планктонного сообщества.

Таблица 8

Максимальные, среднегодовые величины численности (Ч, экз. \cdot м⁻³) и амплитуда колебаний (отношение макс/мин) численности копепод, клadoцер и мезопланктона в открытом побережье Севастополя в 2002 – 2004 гг.

	2002			2003			2004		
	макс	ср	А	макс	ср	А	макс	ср	А
копеподы	4620	1950	23	4255	1891	15	6278	2215	65
клатдоцеры	1143	311		656	127		1298	234	
мезопланктон	9858	3409	48	4258	2172	7	8277	2783	43

Средние величины численности мезопланктона в 2002 – 2004 гг. различались незначительно (табл. 8), однако вклад экологических комплексов видов и отдельных видов в суммарную численность зоопланктона был различным (Темных и др., 2006; 2008):

В 2002 г. из-за сильного летнего прогрева верхнего слоя доля тепловодных видов (копепод *A. tonsa*, *C. ponticus* и клadoцер *P. polyphemoides*, *P. avirostris*, *E. spinifera*, *P. tergestina*) в суммарной численности мезопланктона была выше, чем в 2003 и 2004 гг. (рис. 30). Представители тепловодного комплекса составляли 43 % общей численности мезопланктона.

В 2003 г. в результате интенсивного зимнего выхолаживания вод вклад холодноводного комплекса видов, куда входят *C. euxinus*, *O. similis* и *P. elongatus*, был выше и составлял 20 % суммарной численности мезопланктона (рис. 30). Процентное содержание эвритермных видов (*A. clausi*, *P. parvus*) увеличилось, доля тепловодных видов сократилась (рис. 30).

В 2004 г. выросла доля эвритермных видов в суммарной численности мезопланктона (76 %). Доля тепловодных и холодноводных видов по сравнению с величинами 2002 и 2003 гг., наоборот, снизилась (рис. 30). Снижение доли холодноводных планктёров в среднегодовой численности этого года частично может объясняться отсутствием данных за декабрь.

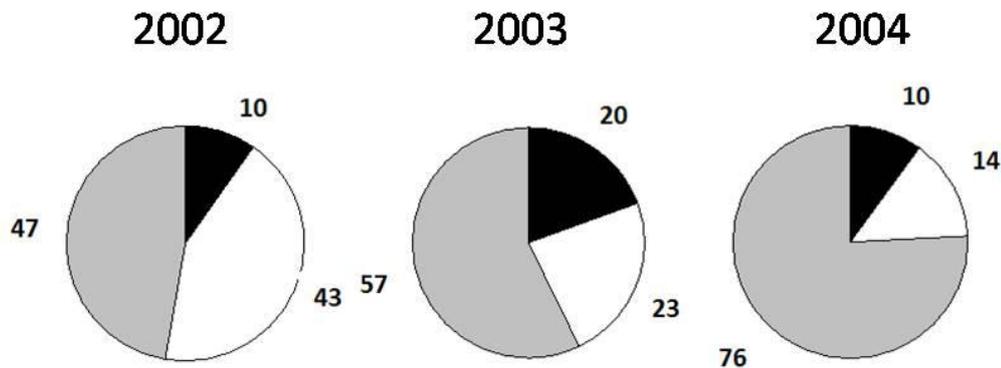


Рисунок 30 – Процентное соотношение эвритермных (серый), тепловодных (белый) и холодноводных (черный цвет) видов в общей численности мезопланктона в 2002-2004 гг.

Влияние климатических факторов на обилие черноморского планктона, в частности, температуры, описано в работах (Грезе, Федорина, 1979, Niemann et al., 1999 и др.). Отмечено влияние температуры на развитие зоопланктона на сезонном и межгодовом масштабах (Грезе и др., 1971; Ковалев и др., 1993, Загородняя и др., 2002; Темных и др., 2008 и др.). В периоды, когда на внешнем рейде Севастополя наблюдались положительные аномалии температуры поверхностной воды, например в 2002 г. при среднегодовой температуре на 1.35° выше среднемноголетней величины для этого района за 40 лет (1960 – 2002 гг.), прослеживался высокий уровень развития видов тепловодного комплекса (соотношение 2:1). Аномально теплые годы (1966, 2002) характеризовались низким уровнем развития холодного комплекса, в том числе, ноктилюки (Загородняя и др., 2002). В годы, когда среднегодовая температура приближается к многолетней норме, как например в 2003 г., в зоопланктоне преобладают представители холодноводного комплекса (Темных и др., 2008).

5.2. Сезонная и межгодовая динамика таксономической структуры мезопланктона в 2009 – 2011 гг.

Исследования в открытом прибрежье Севастополя продолжены в 2009 – 2011 гг. на ст. 1. Зоопланктон был представлен обычными для черноморских прибрежных вод Крыма видами (Темных, 2006; Загородняя и др., 2007; Темных и др., 2008).

В 2010 – 2011 гг. наблюдалось два пика численности, в 2009 г. дополнительный третий пик отмечен в июле (рис. 31).

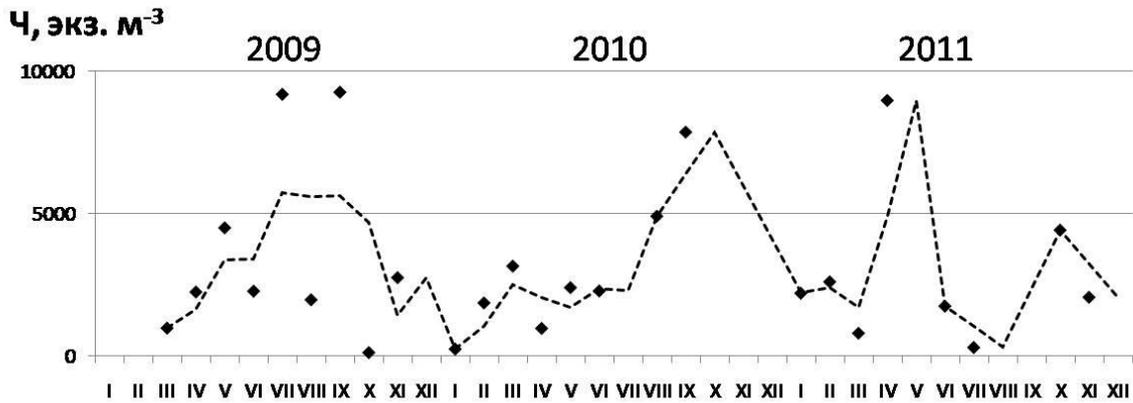


Рисунок 31 – Численность (экз.·м⁻³) мезопланктона в 2009 – 2011 гг. в слое 0 – 50 м на ст. №1 (ромбы) и линия тренда, построенная на основе метода линейной фильтрации по двум точкам (пунктирная линия).

Первый пик численности зоопланктона (4501 экз.·м⁻³) в мае 2009 г. определяли копеподы, численность которых достигала 3421 экз.·м⁻³. В июле численность достигала 9175 экз.·м⁻³, при этом численность копепод находилась на уровне майских величин (3264 экз.·м⁻³), а основной вклад вносила динофлагеллята *Noctiluca scintillans*, достигшая в этот месяц максимума численности за исследуемые годы (5125 экз.·м⁻³). Еще один пик численности зоопланктона (максимальный за исследуемые годы) был отмечен в сентябре 2009 г. при равноценном вкладе копепод и кладоцер, численность которых достигала 3952 и 3800 экз.·м⁻³, соответственно. При анализе ТПВ за 2009 – 2011 гг. использовали данные, полученные со спутников MODIS и Reynolds, а также полученные гидрофизическим комплексом «Сальпа-М». Надо отметить, что данные, полученные разными методами, в основном совпадали (рис 32 А и Б), только для 2011 г. по спутниковым данным, ТПВ в летнее время была ниже и максимум наступил позже. В 2009 г. максимальная ТПВ (24.8 °С) отмечена в июле, минимальная – в январе (7.94 °С), средние величины в эти месяцы составляли соответственно 24.3 и 8.8 °С. Амплитуда (разброс между максимальными и минимальными за месяц величинами) ТПВ в течение года была невысокой – от 0.4 до 3 °С, достигая значительных величин только в мае (максимум, 6.2 °С) и июне (4.6 °С).

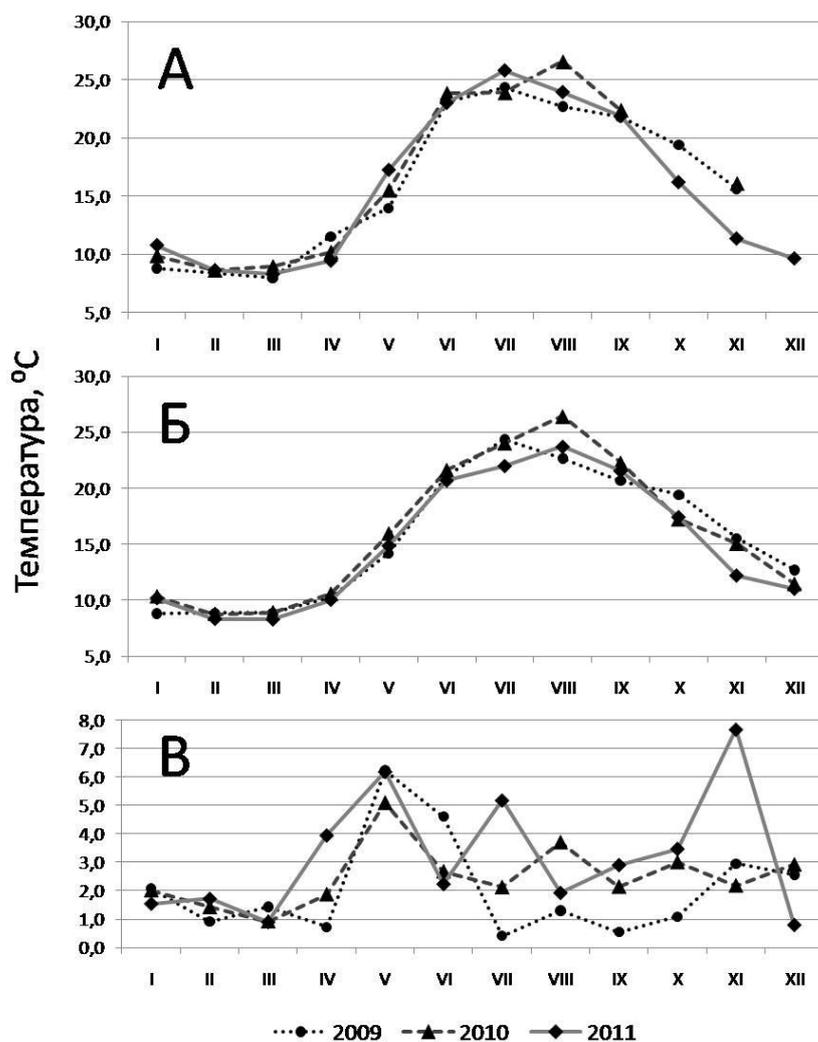


Рисунок 32 – А: средние величины ТПВ в 2009 – 2011 гг. по данным «Сальпы-М»; Б: средние величины ТПВ в 2009 – 2011 гг. по данным спутников MODIS и Reynolds (<https://modis.gsfc.nasa.gov/data/>; <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst/>); В: амплитуда ТПВ по месяцам.

В 2010 г. уровень развития зоопланктона был ниже, чем в 2009 г., небольшое увеличение численности отмечено в марте ($3159 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$), максимальные величины – в сентябре ($7852 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$). Весной в планктоне доминировали личинки двусторчатых моллюсков (их численность достигала $1690 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$), осенью – копеподы. Так, в сентябре зарегистрированы максимумы численности *A. clausi* ($2104 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) и *O. davisae* ($1406 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) за исследуемые годы. В этот год зарегистрирован максимум ТПВ за исследуемые годы (в середине августа температура поверхности достигала $27.95 \text{ }^\circ\text{C}$, а средняя величина за август составила $26.43 \text{ }^\circ\text{C}$). Минимум ТПВ отмечен в конце февраля ($7.76 \text{ }^\circ\text{C}$), в среднем ТПВ в феврале составила $8.7 \text{ }^\circ\text{C}$. Амплитуда колебаний ТПВ была максимальной в мае ($5.1 \text{ }^\circ\text{C}$), также была высокой в августе ($3.7 \text{ }^\circ\text{C}$), в остальные месяцы составляя от 0.9 до $3 \text{ }^\circ\text{C}$.

В 2011 г. максимум численности в апреле ($8961 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$) обеспечивали копеподы ($5043 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$), вклад других групп был ниже, так, численность *N. scintillans* составила $1282 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$, *O. dioica* – $1106 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$, коловраток – $1259 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$. Пик численности зоопланктона в октябре ($4421 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$) был обеспечен копеподами *A. clausi*, *P. parvus*, *P. elongatus* и динофлагеллятой *N. scintillans*. По спутниковым данным, максимум ТПВ отмечен в августе ($24.8 \text{ }^\circ\text{C}$), минимум – в феврале ($7.4 \text{ }^\circ\text{C}$), в среднем ТПВ в августе составила $23.7 \text{ }^\circ\text{C}$, в феврале – $8.3 \text{ }^\circ\text{C}$. По данным «Сальпы-М», максимум ТПВ пришелся на июнь ($25.8 \text{ }^\circ\text{C}$), минимум – на март ($8.3 \text{ }^\circ\text{C}$). Стоит отметить, что по данным «Сальпы-М» величины ТПВ в мае – июле значительно превышали (примерно на $3 \text{ }^\circ\text{C}$) величины, полученные со спутников. В данной работе не ставится задача интерпретировать эти различия или провести интеркалибрацию, поэтому приводятся графики, построенные по данным, полученным обоими методами. Амплитуда ТПВ в 2011 г. достигала значительных величин – $7.7 \text{ }^\circ\text{C}$ в ноябре, $6.2 \text{ }^\circ\text{C}$ в мае и $5.2 \text{ }^\circ\text{C}$ в июле, в остальные месяцы она варьировала от 0.8 до $3.9 \text{ }^\circ\text{C}$.

Отмечено, что в 2009 – 2011 гг. летнее уменьшение численности не было уже таким фатальным, как на протяжении 90-х (Загородняя и др., 2007; Темных, Силаков, 2014). В 2000-е годы пресс со стороны потребляющего зоопланктон гребневика *M. leydyi* был менее существенным и практически нивелировался его кратковременным пребыванием в планктоне: в 2009 – 2010 гг. размножение *M. leydyi* началось в начале июня, в то время как в предыдущие годы оно начиналось в начале – середине августа (Аболмасова и др., 2012). *B. ovata* также появился рано: в начале – середине июля, хотя раньше появлялся в конце августа – начале сентября (Аболмасова и др., 2012).

По сравнению с 60-ми гг. прошлого столетия (Грезе и др., 1971), максимум численности клadoцер в сезонной динамике 2009 – 2011 гг. сместился на месяц позже.

Амплитуда колебаний численности зоопланктона в 2009 г. составляла 71, а в 2010 и 2011 гг. была более чем в два раза ниже – 31 и 29, соответственно (табл. 9).

В 2009 – 2011 гг. максимумы численности суммарного зоопланктона, а также отдельных групп, достигали больших величин, чем в этом районе в 2002 – 2004 гг. (табл. 9, Темных и др., 2008).

Среднегодовая численность мезопланктона в 2009 – 2011 гг. различалась не существенно и составляла $2893 - 3702 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$ (табл. 9). Ход и особенности сезонной динамики мезопланктона и копепод в прибрежье у Севастополя в 2009 – 2011 гг. был сходным с 2002 – 2004 гг.

Таблица 9

Среднегодовые, максимальные величины численности (Ч, экз. \cdot м⁻³) и амплитуда колебаний (отношение макс/мин) численности копепод, клadoцeр и мезопланктона в открытом прибрежье Севастополя в 2009 – 2011 гг.

	2009			2010			2011		
	макс	ср	А	макс	ср	А	макс	ср	А
копeпoды	3952	2019	380	5352	1526	24	5043	1835	28
клaдoцeры	3800	501		1230	278		74	21	
мeзoплaнктoн	9250	3702	71	7852	2965	31	8961	2893	29

За исследуемые годы вклад отдельных видов и экологических комплексов в общую численность планктона изменился (Темных, Силаков, 2014). Так, в 2009 г. доминировали эвритермные виды (57 % общей численности), а среди них *P. parvus*, его среднегодовая численность составляла 1044 экз. \cdot м⁻³, численность другого эвритермного вида *A. clausi* была ниже и составила 294 экз. \cdot м⁻³. Холодноводные копеподы *O. similis* и *P. elongatus* также вносили весомый вклад в общую численность зоопланктона (их средние за год величины составляли 259 и 210 экз. \cdot м⁻³, соответственно). Недавний вселенец в Чёрное море *O. davisae* встречался единично. Из Cladocera массовой была *P. avirostris* (средняя численность за год составила 372 экз. \cdot м⁻³). Численность *N. scintillans* составила 596 экз. \cdot м⁻³. Доля холодноводных и тепловодных видов в планктоне составляла по 21 – 22 % общей численности.

В 2010 г. среднегодовая численность *P. parvus*, *O. similis* и *P. elongatus* снизилась (668, 88 и 50 экз. \cdot м⁻³, соответственно), а *A. clausi* – возросла до 530 экз. \cdot м⁻³. Увеличилась, по сравнению с предыдущим годом, численность тепловодной *O. davisae* и в среднем за год составила 177 экз. \cdot м⁻³. Уменьшилась доля тепловодных видов за счёт снижения численности Cladocera, их общая среднегодовая численность снизилась с 501 экз. \cdot м⁻³ в 2009 г. до 278 экз. \cdot м⁻³ в 2010 г. Численность *N. scintillans* составила 490 экз. \cdot м⁻³, обилие личинок двухстворчатых моллюсков в этом году было максимальным за исследуемый период (535 экз. \cdot м⁻³).

В 2011 г. в планктоне по-прежнему доминировал *P. parvus*, хотя его численность была значительно ниже величины 2009 г. и составила 588 экз. \cdot м⁻³, массовыми были холодноводный *P. elongatus* (479 экз. \cdot м⁻³) и эвритермная *A. clausi* (378 экз. \cdot м⁻³). Численность *O. davisae* увеличилась до 211 экз. \cdot м⁻³. Численность *N. scintillans* составила 430 экз. \cdot м⁻³, выросла

численность коловраток ($175 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) и *O. dioica* ($305 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$). Тепловодных *C. ponticus* и *Cladocera* было крайне мало.

Таким образом, проведенные исследования показали, что на протяжении 2009 – 2011 гг. летнее уменьшение численности зоопланктона было не таким катастрофическим, как в конце 1990-х – начале 2000-х (Загородняя и др., 2007; Темных, Силаков, 2014). Это связано с тем, что влияние потребляющего зоопланктон гребневика *M. leydii* снизилось и практически нивелировалось его кратковременным пребыванием в планктоне (Аболмасова и др., 2012). Одновременно было установлено, что максимум численности кладоцер в сезонной динамике 2009 – 2011 гг. сместился на месяц позже по сравнению с 1960-ми годами (Грезе и др., 1971),

Внутригодовая амплитуда колебаний численности зоопланктона в 2009 г. составляла 71, а в 2010 и 2011 гг. она была ниже, соответственно, 31 и 29 (таблица 9). Это может быть связано как с общим улучшением состояния черноморского зоопланктона после вселения в регион гребневика *B. ovata*, так и отсутствием в отдельные месяцы данных. Максимумы численности зоопланктона, а также отдельных его групп, в частности копепод и кладоцер были существенно выше, чем в этом районе в 2003 г. (таблица 8). Не смотря на существенные колебания численности мезопланктона в течение года, её среднегодовые величины в 2009 – 2011 гг. различались не существенно, составляли $2893\text{--}3702 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$ (таблица 9) и были близки к величинам 2002 – 2004 гг. Ход и особенности сезонной динамики, как всего мезопланктона, так и отдельных его групп, в частности, копепод в прибрежье Севастополя в 2002 – 2004 и 2009 – 2011 годах был сходным. Эти данные свидетельствуют об определенной стабилизации уровня развития зоопланктона в прибрежье Севастополя после 2000-х годов, что по времени совпало с вселением в регион гребневика *B. ovata*.

5.3. Сравнительный анализ сезонной динамики мезопланктона в разные годы в прибрежных водах Крыма

Изменения в сезонной динамике обилия мезопланктона и его основных составляющих в открытом прибрежье Крыма проанализированы по материалам, полученным в 1960 – 1969 гг. (Грезе и др., 1971), и собственным данным за 2003 – 2011 гг., полученным в том же районе.

Ход сезонной динамики развития мезопланктона и копепод с 1960-х по 2011 г. претерпел существенные изменения. При значительно снизившейся по сравнению с 1960-ми гг. среднегодовой численности, в начале 2000-х гг. в летние месяцы наблюдался резкий спад, вплоть до полного исчезновения многих видов из планктона, с последующим увеличением численности в сентябре. В 2009 – 2011 г. численность многих видов летом не снижалась, и летний спад численности суммарного мезопланктона уже не был таким фатальным.

При сравнении сезонной динамики доминирующих таксонов в различные годы отмечены следующие соответствия и различия:

Stenophora. В настоящее время основным теплолюбивым доминантом в мезо- и макропланктоне Чёрного моря стал вселенец *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 (Заика и др. 1994; Камакин, 2005). Этот гребневик существенно изменил структуру, функционирование и сезонную динамику мезопланктона Чёрного моря. Основу рациона *M. leidyi* составляют кладоцеры и копеподы (Nelson, 1925; Сергеева и др., 1990; Цихон-Луканина и др., 1991, 1992, 1993; Финенко и др., 1995). Пик его численности обычно приходится на август. В 2003 г. на ст. №1 с единицы – десятки личинок *M. leidyi* регистрировали в планктоне с конца июня до конца августа. В другое время года он практически отсутствовал в планктоне. В июле 2002 и 2003 гг. (Губарева Е. С. и др., 2004) регистрировали увеличение биомассы взрослых особей *M. leidyi* до величин, составивших 99 и 253 г·м⁻², соответственно, что привело к резкому, но кратковременному падению биомассы кормового зоопланктона (рис. 33).

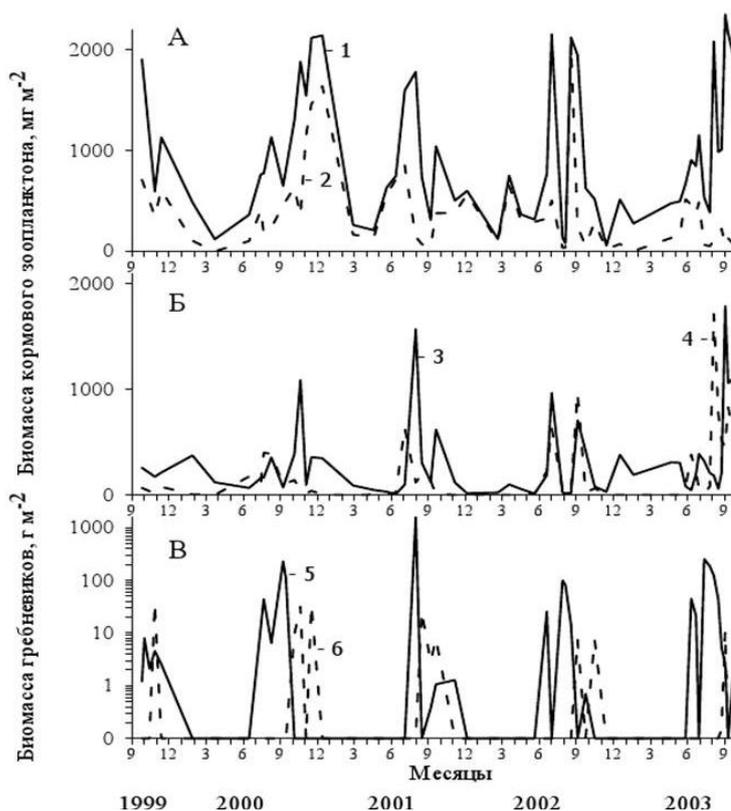


Рисунок 33 – Биомасса кормового зоопланктона (А, Б) и гребневиков (В) (Губарева и др., 2004)
1 - суммарный кормовой зоопланктон; 2 – меропланктон; 3 – Copepoda; 4 – Cladocera; 5 – *M. leidyi*; 6 – *B. ovata*.

В 1999 г. в Чёрное море вселился второй гребневик *Beroe ovata* (Chamisso and Eysenhardt, 1821), питающийся исключительно другими видами гребневиков (Shiganova et al., 2001; Финенко и др., 2000; Виноградов и др., 2002). Под его влиянием массовое развитие *M. leidyi* в

Чёрном море сдвинулось на более поздний срок, середину – конец августа, (рис. 33). В результате этого, начиная с 2000 г., пресс на планктонное сообщество стал менее интенсивным.

Cladocera. *Penilia avirostris* Dana, 1852 регистрируется в планктоне в теплый период года. В 1960-х годах её численность возрастала с июля и достигала максимума в августе и убывала с сентября по декабрь (Грезе и др., 1971). В 2003 г. *P. avirostris* в планктоне находили с июля по октябрь с пиком обилия 700 – 760 экз. \cdot м⁻³ в сентябре – октябре (рис. 34А), т.е. пик сместился на месяц – два к концу года.

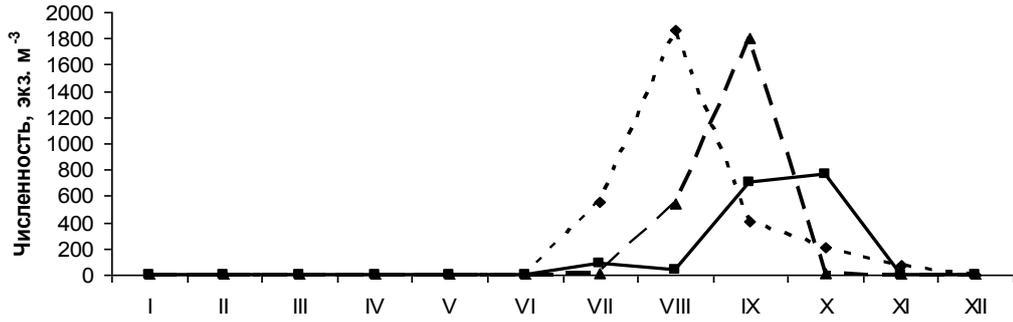
Среднегодовая численность *P. avirostris* в 2003 г. была 144 экз. \cdot м⁻³, что в 3.1 раза ниже, чем в 1960-е годы (444 экз. \cdot м⁻³). В 2009 – 2011 гг. она вновь достигла величин 1960-х гг.

Начиная с середины 1970-х годов на фоне уменьшения численности *P. avirostris*, возросла численность другого вида кладоцер *Pleopis polyphemoides* (Leuckart). Численность *P. polyphemoides* в 1975 – 1980 гг. составляла 362 экз. \cdot м⁻³, и существенно снизилась после вселения *M. leidy*: в 1981 – 1992 гг. она составляла 172 экз. \cdot м⁻³, в 1994 – 2000 гг. – 22 экз. \cdot м⁻³ (Воробьева и др., 2004). В 2003 г. *P. polyphemoides* встречался с июня по октябрь, в 2009 – 2011 гг. более продолжительное время, вплоть до декабря (рис. 34Б). Сезонная динамика этого вида характеризовалась максимумом в июне, который составил 116 экз. \cdot м⁻³ в 2003 г. и 146 экз. \cdot м⁻³ в 2009 – 2011 гг. В эти годы наблюдался второй пик осенью (до 55 экз. \cdot м⁻³), после массового развития гребневика *M. leidy*.

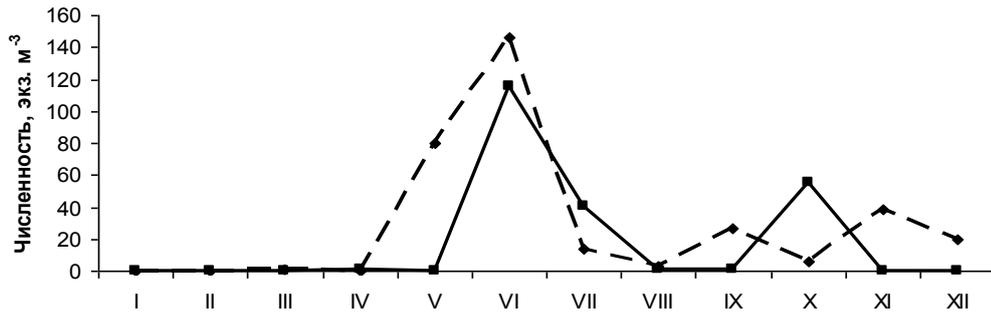
Отмечена следующая особенность в сезонной динамике численности массовых видов кладоцер – *P. polyphemoides* и *P. avirostris*. В мае – июне наблюдался максимум численности *P. polyphemoides*, после чего она снижалась на порядок, в то время как в планктоне в большом количестве появлялась *P. avirostris*. Осенью наблюдалась вторая вспышка численности *P. polyphemoides*, однако величины были на порядок ниже максимума.

Кладоцера *Evadne spinifera* P.E. Müller, 1868 в 1960-е годы встречалась с июня по октябрь (Грезе и др., 1971) с максимумом в июле, а иногда в августе. В 2003 г. (рис. 34В) максимум её обилия (30 экз. \cdot м⁻³) пришелся на сентябрь. Среднегодовая численность *E. spinifera* в 2003 г. (3 экз. \cdot м⁻³) была в 22.6 раза ниже, чем в 1960 – 1969 гг. (80 экз. \cdot м⁻³), а в 2009 – 2011 гг. возросла и приблизилась к величинам 1960-х гг.

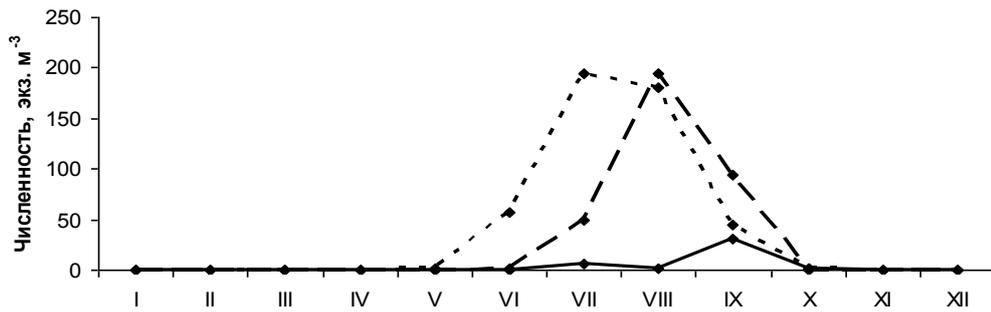
А



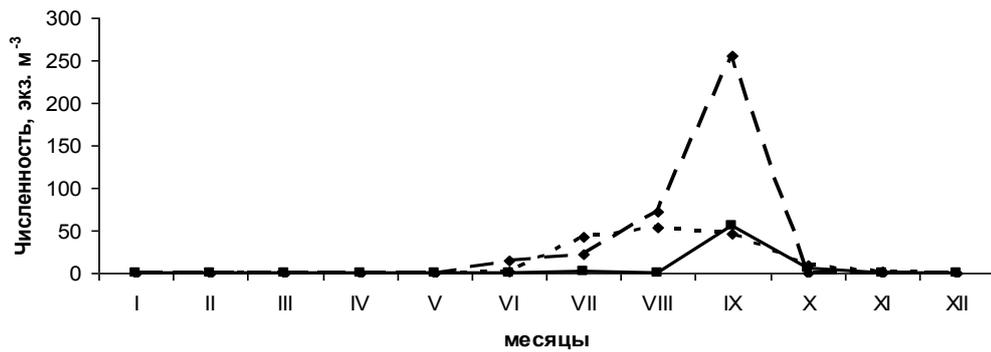
Б



В



Г



---◆--- 1960-1969 гг. —■— 2003 г. —◆— 2009-2011 гг.

Рисунок 34 – Сезонная динамика численности клadoцер *P. avirostris* (А), *P. polyphemoides* (Б), *E. spinifera* (В) и *P. tergestina* (Г) в 1960 – 69гг. (Гресе и др., 1971), в 2003г. и 2009 – 2011 гг. (по нашим данным).

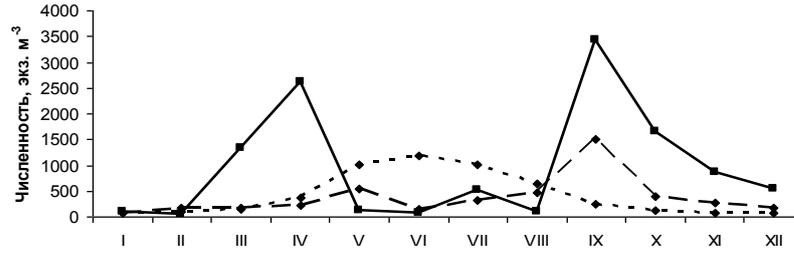
Еще один вид кладоцер, *Pseudoevadne tergestina* Claus, 1877, в 1960-е годы имел сходную сезонную динамику развития с *E. spinifera*: с максимумом в июле – сентябре (42 – 54 экз.·м⁻³) (Грезе и др., 1971). В 2003 г. (рис. 34Г) максимум его обилия (55 экз.·м⁻³) пришелся на сентябрь. Среднегодовая численность *P. tergestina* в 2003 г. было в 4.5 раза ниже, чем в 1960 – 1969 гг. за счёт менее продолжительного нахождения в планктоне. В холодном 1965 г. динамика сезонных изменений численности этого вида походила на 2003 г., но численность рачков была в 3 раза выше (Грезе и др., 1971). В 2009 – 2011 гг. численность и время пребывания в планктоне данного вида существенно возросла, максимум в сентябре 2009 г. достигал 500 экз.·м⁻³, средний за три года максимум составил 250 экз.·м⁻³.

Сравнительный анализ показал, что среднегодовая численность кладоцер в 2003 г. была значительно ниже, чем в 1960-е гг. К 2009 – 2011 гг. ход сезонной динамики развития и средние величины численности кладоцер в Чёрном море восстановились до величин 1960-х гг. Максимум численности кладоцер в сезонной динамике 2009 – 2011 гг. сместился, по сравнению с 1960-ми гг., на месяц позже.

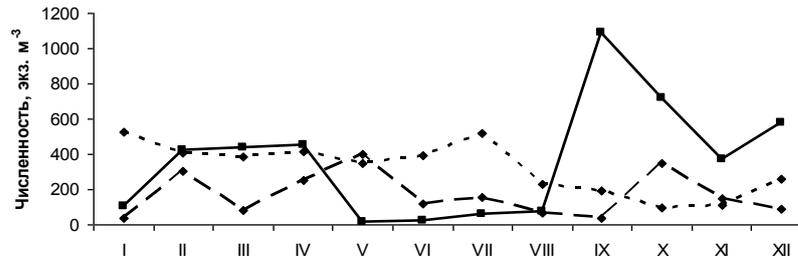
Сорепода. *Acartia clausi*, массовый в неритической зоне Чёрного моря вид, встречается в планктоне на протяжении всего года (рис. 35А). В 1960-е гг. ход сезонной динамики акарций был однопиковым, с максимумом в июне (1193 экз.·м⁻³) и минимумом в декабре – январе (Грезе и др., 1971). В 2003 г. отмечали два существенных пика численности (рис. 5.9А) – в апреле (2625 экз.·м⁻³) и сентябре (3443 экз.·м⁻³). В начале июля, до появления *M. leidyi*, регистрировали небольшое увеличение численности акарции. В конце июля, когда в пробах стали регистрировать в небольшом количестве *M. leidyi*, численность *A. clausi* снизилась почти на порядок (Темныкх et al. 2011с). Пики среднемесячной численности *A. clausi*, отмеченные в 2003 г., в два – три раза выше максимума, отмеченного в 60-е годы прошлого века, возможно благодаря более высоким величинам температуры воды в летнее время (в июне – июле 2003 г. температура воды была на 1.5 – 2 °С выше, чем в 1962 г.). В 2009 – 2011 гг. средняя численность *A. clausi* была невысокой в течение года, максимум зарегистрирован в сентябре (1510 экз.·м⁻³).

A. tonsa. Этот тепловодный вселенец появился в Чёрном море с 1976 г. и, очевидно, занял экологическую нишу прежде обильного неритического вида *A. latisetosa* (Belmonte et al., 1994; Губанова, 2003). В 2003 и 2009 – 2011 гг. этот вид в открытом прибрежье встречался единично, численность половозрелых особей в июле – октябре не превышала 10 – 20 экз.·м⁻³. При этом на станциях в Севастопольской бухте их численность достигала нескольких сотен и даже 6220 экз.·м⁻³.

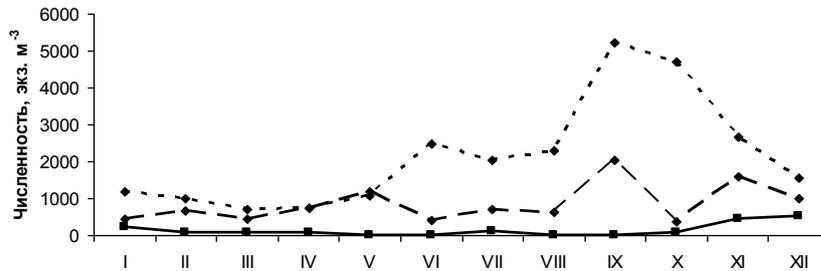
А



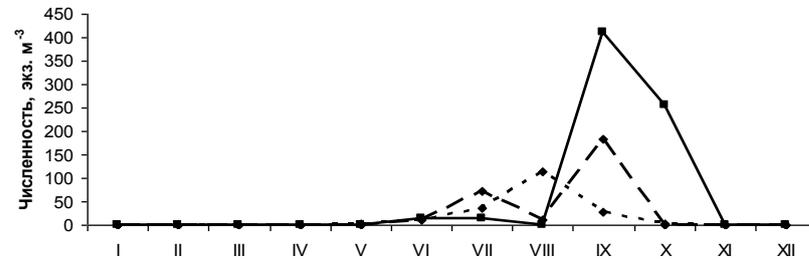
Б



В



Г



Д

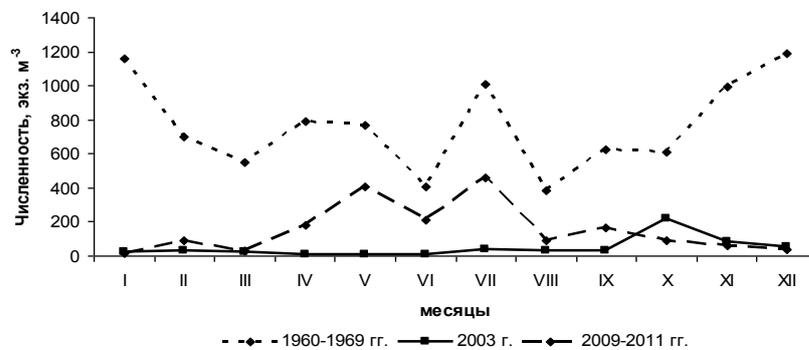


Рисунок 35 – Сезонная динамика численности *A. clausi* (А), *P. elongatus* (Б), *P. parvus* (В), *S. ponticus* (Г) и *O. similis* (Д) в 1960-69гг. (Грезе и др., 1971), в 2003г. и 2009 – 2011 гг. (по нашим данным).

Pseudocalanus elongatus. Среднегодовая численность этого рачка в 60-е годы прошлого века составляла 1021 экз. \cdot м⁻³, средняя за месяц численность колебалась от минимума в октябре (384 экз. \cdot м⁻³) до максимума в январе (1712 экз. \cdot м⁻³). В 2003 году среднегодовая величина численности *P. elongatus* составила 355 экз. \cdot м⁻³. Сезонные колебания численности в 2003 г. (рис. 35Б) характеризовались двухвершинной кривой с пиками обилия в апреле (450 экз. \cdot м⁻³) и в сентябре (1090 экз. \cdot м⁻³). В 2009 – 2011 гг. средняя за год численность *P. elongatus* составила 210 экз. \cdot м⁻³, максимум отмечен в мае (833 экз. \cdot м⁻³).

Paracalanus parvus. Оптимум температур для эвритермного паракалянуса – от 10 до 20° (Грезе и др., 1971). В 1960 – 1969 гг. *P. parvus* присутствовал в планктоне весь год, подъем общей численности наблюдался обычно в мае, снижение – в ноябре и декабре (рис. 35В). Наибольшее обилие *P. parvus* было отмечено в годовых циклах с мая по май 1961 – 1962 и 1962 – 1963 гг. (в конце августа количество копеподитных стадий достигало почти 10 тыс. экз. \cdot м⁻³, а в ноябре – почти 7 тыс. экз. \cdot м⁻³), которые отличались повышенными температурами воды. Напротив, в отличавшиеся низкими температурами 1964 – 1966 годы паракалянуса было значительно меньше (2670–3630 экз. \cdot м⁻³). В следующий период, отличающийся высокими температурами, с мая 1966 года по май 1967 года, численность популяции *P. parvus* снова увеличилась и достигала 3130 экз. \cdot м⁻³, а в 1968 г. составила почти 4 тыс. экз. \cdot м⁻³. В 2003 г. численность *P. parvus* в течение года была крайне низкой. Даже максимум, отмеченный в декабре 2003 года (505 экз. \cdot м⁻³), был меньше минимальных в 60-х гг. величин. В мае – июне и августе – сентябре 2003 года *P. parvus* полностью отсутствовал в планктоне либо попадался в пробах единично. Среднегодовая численность паракалянуса составила 140 экз. \cdot м⁻³. В 2009 – 2011 гг. среднегодовая численность *P. parvus* увеличилась относительно 2003 г., и составляла 848 экз. \cdot м⁻³, пики обилия наблюдались в мае, сентябре (максимальный, 2031 экз. \cdot м⁻³) и ноябре.

Calanus ponticus является теплолюбивым видом и появляется в планктоне из зимующих яиц (Сажина, 1968). Максимум его численности (до 400 экз. \cdot м⁻³) в 60-е годы приходился на наиболее теплый месяц – август. В 2003 г. и 2009 – 2011 гг. максимум его обилия (рис. 35Г) сместился на сентябрь (410 и 184 экз. \cdot м⁻³, соответственно).

Oithona similis. По данным 1960 – 1969 гг. (Грезе и др., 1971), численность *O. similis* колебалась от 920 до 2250 экз. \cdot м⁻³. В отдельные годы наблюдалось значительное перераспределение максимумов по месяцам, в итоге осреднение многолетних данных привело к сравнительно равномерному распределению численности по сезонам (рис. 35Д). В 2003 г. среднегодовая численность составила 48 экз. \cdot м⁻³ (что в 16 раз меньше, чем в 60-е годы прошлого столетия), максимум (220 экз. \cdot м⁻³) отмечен в октябре. В 2009 – 2011 гг. отмечено

увеличение обилия *O. similis*, средняя численность за эти годы составила 153 экз.·м⁻³, пики регистрировали в мае и июле (максимальный, 461 экз.·м⁻³).

O. nana (Giesbrecht, 1892) в настоящее время отсутствует в планктоне Чёрного моря (Загородняя, Скрябин, 1995), однако в 1960 – 1969 гг. была массовым видом в зоопланктоне (Грезе и др., 1971) и составляла до 48% от общей биомассы мезопланктона (Kovalev et al., 1997). Её сезонная динамика в 1960-е гг. характеризовалась максимальным обилием в сентябре – ноябре и минимумом в марте – июне (Грезе и др., 1971). Последняя регистрация этого вида в разных районах Чёрного моря относится к 1989 – 1990 гг. (Загородняя и др. 2003 «Совр. Сост. Биоразн.»).

Таким образом, за исследуемый период планктонное сообщество претерпело значительные изменения, отразившиеся на сезонной динамике и среднегодовых величинах обилия (Temnykh et al., 2011a, 2011b; Temnykh et al., 2012; Temnykh, Silakov, 2015b). По сравнению с данными, полученными в этом районе в 1960 – 1969 гг. (Грезе и др., 1971), в начале 2000-х отмечено снижение среднегодовых величин численности. В сезонном ходе отмечено снижение обилия в летний сезон почти всех представителей мезопланктона. В 2009 – 2011 гг. ситуация начала стабилизироваться, после появления *B. ovata* среднегодовые величины численности основных представителей зоопланктона, копепод и кладоцер, увеличились и по отдельным видам достигали уровня 60-х гг., снижение численности в летний период было менее существенным, после чего обилие быстро восстанавливалось и наблюдались её максимальные величины у многих видов.

ГЛАВА 6

ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОПЛАНКТОНА ЧЁРНОГО МОРЯ

6.1. Пространственная и сезонная изменчивость параметров мезопланктонного сообщества на Севастопольском взморье

Как уже отмечалось, в последние десятилетия произошли существенные изменения экологических условий в мелководной зоне Чёрного моря. Для понимания процессов, ведущих к изменениям в сообществе планктона, необходимо рассмотреть особенности сезонных изменений гидрологических параметров применительно к нашему району.

Региональные особенности сезонной динамики мезопланктона анализировали по материалам, собранным в 2003 г. на пяти станциях: в открытом море (ст. 1, рис. 5), на мелководном шельфе (ст. 2), у входа в Севастопольскую бухту (ст. 3), в устье Севастопольской бухты (ст. 4) и в конце Севастопольской бухты (ст. 5).

Пространственное распределение гидрологических параметров в 2003 г. характеризовалось пониженными градиентами ТПВ и солёности, с широкой вариабельностью у входа в Севастопольскую бухту (Троценко и др., 2007). Максимальная вариабельность пространственных изменений температуры и солёности наблюдалась в зимнее время (рис. 36), минимальная в весенне-летнее время.

Весной максимум температуры воды наблюдался в наиболее глубокой части региона, минимум – в прибрежье. Абсолютный минимум температуры (5.1 °С) отмечен в феврале 2003 г, а максимум температуры воды (до 27.6 °С) – в июле 2003 г. (Троценко и др., 2007).

В 2003 г. в сезонном ходе численности зоопланктона отмечены синхронные для всех станций изменения, а также выявлены различия (рис. 37): в кутовой части Севастопольской бухты при значительной сезонной вариабельности численности и биомассы в 2003 г. можно выделить три пика обилия мезопланктона, тогда как на других станциях первый, февральский пик, не прослеживался. Второй пик в апреле лучше выражен на станции, расположенной у входа в бухту. Здесь, в отличие от кутовой части, наблюдалась двухвершинная кривая сезонной динамики.

Численность мезопланктона, копепод и кладоцер была выше на расположенных в бухте станциях на протяжении всего года.

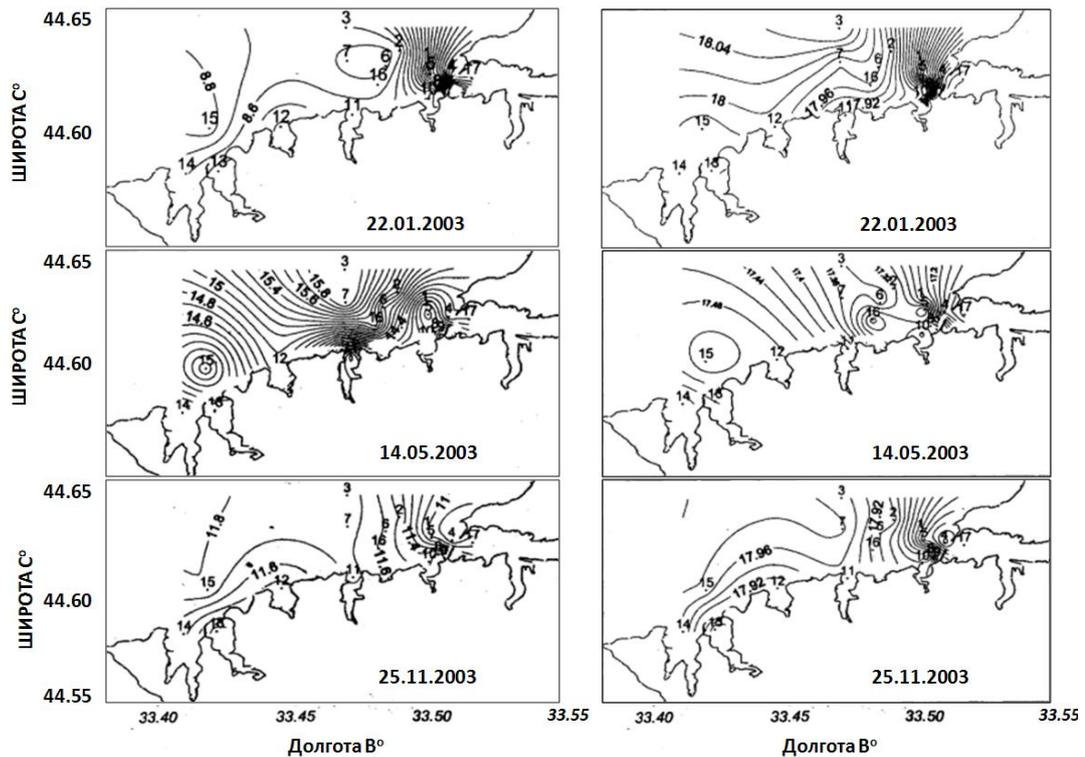


Рисунок 36 – Пространственное распределение температуры (слева) и солёности (справа) в январе, мае и декабре 2003 г. на Севастопольском взморье (Трошенко и др., 2007).

В изменениях показателей мезопланктона преобладала полугодовая компонента. Зарегистрированная нами синхронность сезонных изменений мезопланктона в открытом побережье и в бухте в 2003 г. подтверждается относительно высоким коэффициентом корреляции ($r = 0.62$), рассчитанным между среднемесячными величинами численности голопланктона на двух станциях внутри бухты (ст. 4 и 5) и трех станциях в открытом побережье (ст. 1 – 3).

Внутригодовое изменение СКО, рассчитанное для каждого месяца по величинам численности на всех пяти станциях, показало увеличение разброса величин в конце зимы и осенью, т.е. в периоды прогрева и охлаждения поверхностного слоя воды (рис. 38 А). К этим периодам приурочена перестройка зоопланктонного сообщества от зимнего состояния к весеннему, либо от летнего к зимнему.

Уровень сезонной изменчивости на каждой станции характеризовали величиной СКО, рассчитанной по всем наблюдаемым на данной станции в течение года величинам численности мезопланктона (рис. 38 Б). Максимальная величина СКО отмечена в кутовой части бухты (ст. 5), в направлении открытого моря она уменьшалась. При существенном различии количественных характеристик мезопланктона на взморье уровень их изменчивости был приблизительно одинаковым.

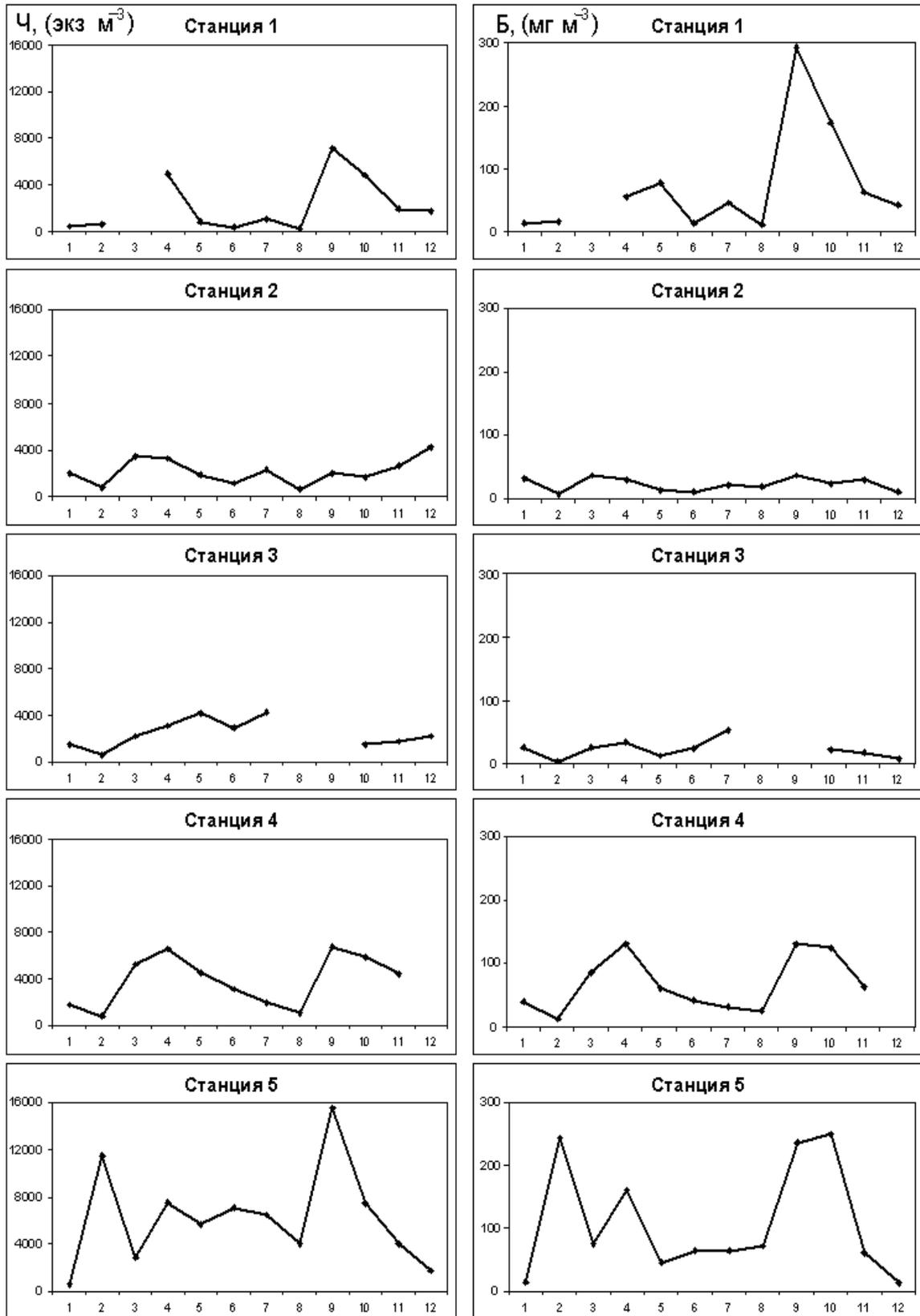


Рисунок 37 – Сезонная динамика мезопланктона в 2003 г. на пяти станциях (от открытой части моря вглубь бухты) по численности – слева (экз·м⁻³), по биомассе – справа (мг·м⁻³).

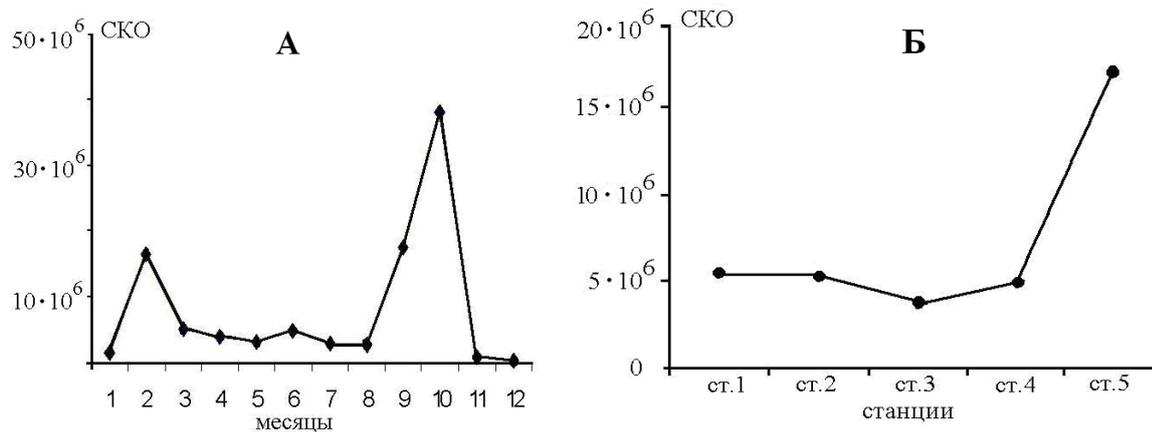


Рисунок 38 – Сезонная (А) и пространственная (Б) изменчивость численности мезопланктона в акватории Севастополя в 2003 г.

В январе 2003 г. на всех станциях численность мезопланктона была невысокой, наименьшие значения наблюдались на самой мористой ст. 1 (489 экз. \cdot м $^{-3}$) и в глубине бухты на ст. 5 (614 экз. \cdot м $^{-3}$). Максимальная численность (на ст. 2) составила 2030 экз. \cdot м $^{-3}$. Максимум биомассы, обеспечиваемый копеподами *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus*, *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus*, отмечен на ст. 4 (40.4 мг \cdot м $^{-3}$). При этом температура воды на станциях в открытом море (7.9° С) была выше, чем в бухте (7.0° С).

В феврале отмечено снижение численности и биомассы мезопланктона (величины на станциях составляли 600 – 800 экз. \cdot м $^{-3}$, 3.7 – 17.0 мг \cdot м $^{-3}$, соответственно), за исключением ст. 5, где после низких январских величин было отмечено существенное увеличение численности мезопланктона до 11470 экз. \cdot м $^{-3}$ и биомассы до 243.5 мг \cdot м $^{-3}$ за счет *A. clausi* и *P. elongatus*, а также массового развития на этой станции коловраток. Температура воды по-прежнему была выше на более мористых станциях (5.5 – 5.7°С в верхнем слое глубоководной части моря и 4.5° С в бухте).

В марте на всех станциях численность мезопланктона увеличилась, в то время как на ст. 5 после февральского пика она снизилась до уровня значений остальных станций. Численность мезопланктона на станциях изменялась от 2244 до 5281 экз. \cdot м $^{-3}$, биомасса – от 26.4 до 85.8 мг \cdot м $^{-3}$. В этот месяц на всех станциях уже появилась ноктилюка.

В апреле на всех станциях численность продолжала возрастать и составляла от 3095 экз. \cdot м $^{-3}$ на ст. 3 до 7528 экз. \cdot м $^{-3}$ на ст. 5. Только на ст. 2 она немного снизилась (до 3292 экз. \cdot м $^{-3}$). Биомасса мезопланктона была минимальной на ст. 2 (30.13 мг \cdot м $^{-3}$), а максимальной – на ст. 5 (161.4 мг \cdot м $^{-3}$). Основу планктона на всех станциях составляли *A. clausi* и *P. elongatus*. На ст. 1 отмечен максимум численности коловраток (1700 экз. \cdot м $^{-3}$). В марте – апреле на станциях произошло перераспределение максимумов температуры воды и в течение последующих

месяцев температура была выше на станциях, расположенных в бухте (температура в апреле составила 8.5°C в открытой части моря и 9.0°C в бухте).

В мае отмечен первый пик численности мезопланктона на ст. 3 ($4196 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$), в то время как на остальных станциях по сравнению с апрелем численность мезопланктона уменьшилась. Максимальная биомасса с учетом ноктилюки зарегистрирована на ст. 1 ($77.6 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, в то время как без ноктилюки она составила всего лишь $2.33 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Максимум биомассы без учета ноктилюки отмечен на ст. 5 ($29.5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Величины температуры воды в мае значительно различались на станциях и изменялись от 16°C на ст.1 до 18°C на ст.5.

В июне численность мезопланктона снизилась на всех станциях, кроме ст. 5, где она несколько увеличилась относительно мая. Минимальная численность наблюдалась на ст. 1 ($314 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$), по мере продвижения к берегу и вглубь бухты она увеличивалась, и на ст. 5 составила $7093 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$. На всех станциях отмечены максимумы обилия *Pleopsis polyphemoides*. Температура воды на самой мористой станции составила 19.9°C , тогда как в глубине бухты вода прогрелась до 22.0°C .

В июле на ст. 1, 2 и 3 произошло увеличение численности мезопланктона в два – три раза, и ее значения на этих станциях составили 1098, 2332 и $4266 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, соответственно. На ст. 4 и 5 численность относительно июня несколько снизилась и составляла 1920 и $6446 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$ соответственно. Самая высокая биомасса наблюдалась в этом месяце на ст. 5 ($64.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и была обусловлена акарциями и кладоцерами. Тенденция изменения температуры воды на станциях осталась прежней – от 22.5 на ст. 1 до 24°C на ст. 5.

В августе численность мезопланктона уменьшилась на всех станциях, на ст. 1 и 2 до минимальных за год значений (соответственно, 272 и $630 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$). Копеподы резко снизили свою численность или почти полностью исчезли из планктона. На расположенных в бухте станциях численность была выше ($1108 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$ на ст. 4 и $4059 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$ на ст. 5). Биомасса мезопланктона увеличивалась по мере продвижения к берегу и в бухту, и изменялась от $11.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ на ст.1 до $71.6 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ на ст. 5. В этом месяце отмечен максимальный прогрев верхнего слоя воды на всех станциях. В глубине бухты зарегистрирована температура 26°C , а в открытом море – 24°C .

В сентябре зарегистрировано существенное увеличение численности и биомассы мезопланктона. Наибольшие значения отмечены на ст. 1 (численность $7154 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса $293.4 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и ст. 5 (численность составила $15444 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса – $235.9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Температура воды на всех станциях была практически одинаковой: $20.5 - 21.0^{\circ}\text{C}$.

С октября на станциях численность снизилась, наиболее заметно на ст. 1 (с 4791 до 1741 экз. \cdot м⁻³) и на ст. 5 (с 7423 до 1724 экз. \cdot м⁻³).

В ноябре и декабре 2003 г. наблюдалось некоторое увеличение численности за счет массового появления науплиев акарции. Биомасса на всех станциях уменьшилась, наибольшие величины наблюдались в кутовой части бухты и на самой мористой станции: биомасса снижалась с 181.5 мг \cdot м⁻³ в октябре до 43.04 мг \cdot м⁻³ в декабре на ст. 1, с 249.8 мг \cdot м⁻³ до 13.7 мг \cdot м⁻³ на ст. 5. Температура воды в октябре различалась на станциях и изменялась от 17.0 $^{\circ}$ С на ст.1 до 20.0 $^{\circ}$ С на ст. 5. В ноябре и декабре, при сильном охлаждении верхнего слоя, значения температуры воды были выше в открытой части моря (в ноябре и декабре соответственно 12 – 10 $^{\circ}$ С на ст. 1 и 11.0 – 8.8 $^{\circ}$ С на ст. 5).

Среднегодовая численность мезопланктона в 2003 г. уменьшалась в направлении из бухты в открытое море, и изменялась от максимальной 6196 экз. \cdot м⁻³ на ст. 5 до минимальной 2205 экз. \cdot м⁻³ на ст. 1 (табл. 10). Амплитуда сезонных колебаний численности мезопланктона была наибольшей в кутовой части бухты и на станции, расположенной в двух милях от берега (25 – 26). На остальных станциях наблюдались меньшие колебания численности: 7 – 8 (табл. 10). Биомасса копепод (57.3 мг \cdot м⁻³), в которой на акарцию приходилось 56.06 мг \cdot м⁻³, а на кладоцер 17.7 мг \cdot м⁻³, была максимальной в кутовой части бухты, затем эти показатели снижались по мере удаления от берега, и вновь возрастали в открытом море (36.19 мг \cdot м⁻³) (рис. 39). Максимальная среднегодовая биомасса суммарного мезопланктона отмечена на ст. 5, где она достигала 108.3 мг \cdot м⁻³.

Влияние расстояния от берега особенно отчетливо проявлялось в динамике среднегодовой численности *A. tonsa*: численность этого вида увеличивалась по мере продвижения вглубь бухты, в то время как в открытом море она была немногочисленна (рис. 40).

Таблица 10

Среднегодовая численность (Ч, экз. \cdot м⁻³) мезопланктона и его основных компонентов, амплитуда колебаний численности (А, Ч_{макс}/Ч_{мин})

	ст. 1		ст. 2		ст. 3		ст. 4		ст. 5	
	Ч	А	Ч	А	Ч	А	Ч	А	Ч	А
мезопланктон	2205	26	2172	7	2434	7	3840	8	6196	25
копеподы	1564	46	1891	15	1946	7	3037	9	4469	38
кладоцеры	271		216		488		775		2266	

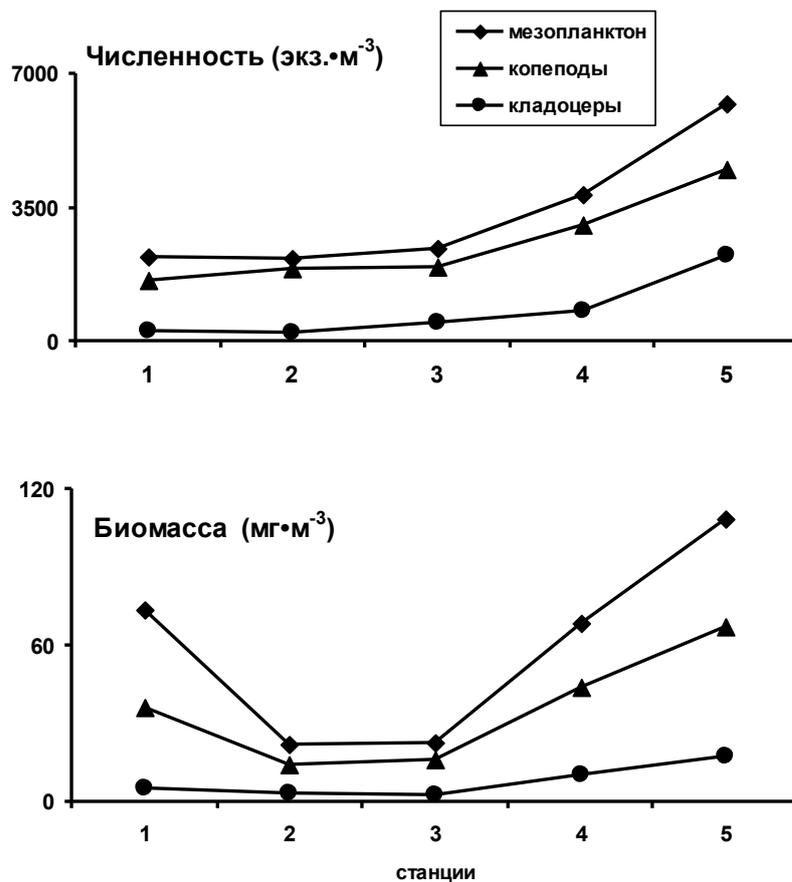


Рисунок 39 – Изменения среднегодовых величин численности и биомассы мезопланктона, копепод и клadoцера от открытой части моря вглубь бухты.

Среднегодовые величины численности и биомассы тепловодных клadoцера, которые определялись обилием *P. polyphemoides* и *Penilia avirostris*, были выше на мелководных станциях. Показатели в глубоководных районах были на порядок ниже (рис. 40).

Таким образом, четкая пространственная зависимость величин обилия наблюдалась только у тепловодных копеподы *A. tonsa* и клadoцера *P. polyphemoides* и *P. avirostris*, а также у эвритермной *A. clausi* (рис. 40).

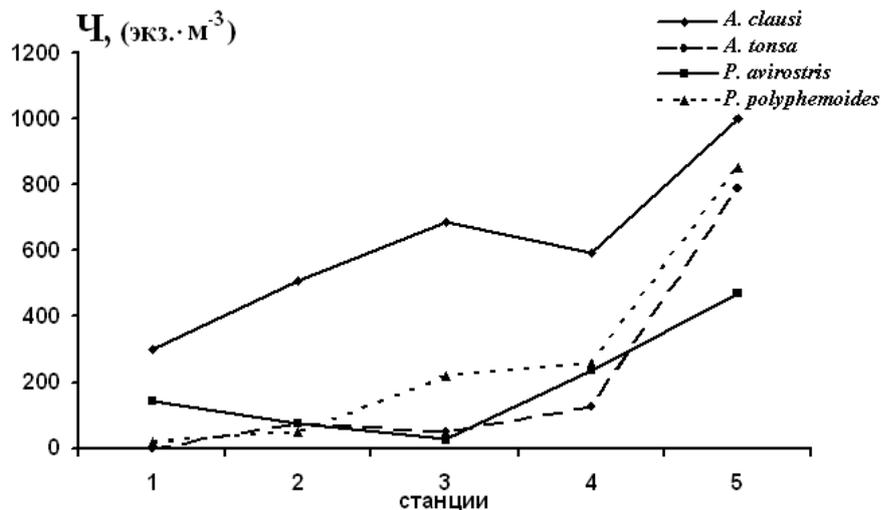


Рисунок 40 – Изменение численности (Ч , экз.·м⁻³) двух видов рода *Acartia*, и клadoцер *P. polyphemoides* и *P. avirostris* от открытой части моря вглубь бухты в 2003 г.

Анализ пространственных изменений видового разнообразия мезопланктона проводили при помощи сравнения формы кривых доминирования – разнообразия и основных индексов разнообразия.

По форме кривой значимости видов оценивали видовую выравненность. Полученные на станциях кривые (рис. 41), в основном, были однотипны, за исключением ст. 5, где сильнее выражено доминирование.

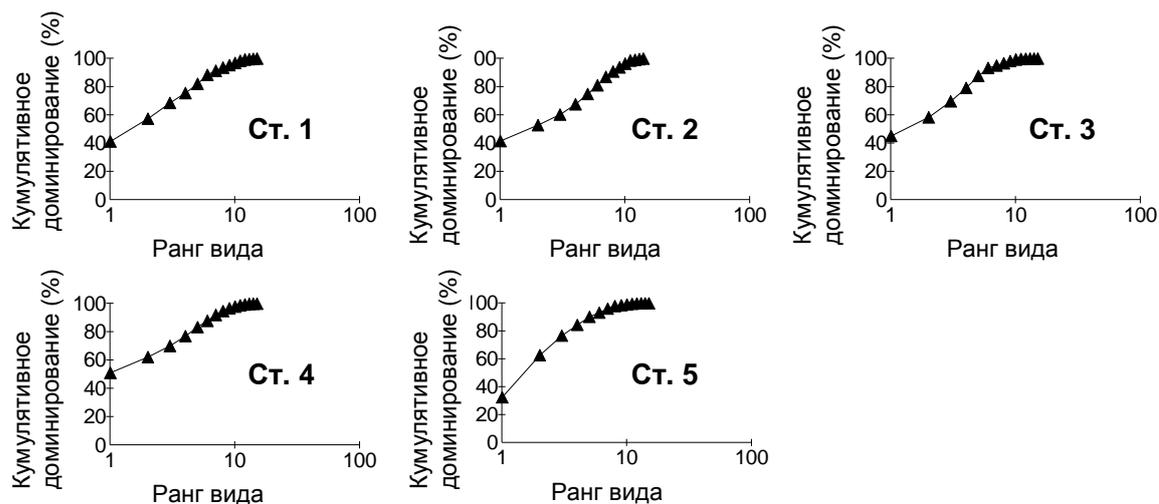


Рисунок 41 – Кривые доминирования – разнообразия для пяти станций от открытой части моря вглубь бухты в 2003 г.

Для более полного анализа пространственных изменений биоразнообразия зоопланктона использовали информационный индекс разнообразия Шеннона H' (бит/экз.), выравненность Пиелу J' , индекс доминирования Симпсона λ' (табл. 11) (Баканов, 2000).

Для расчётов использовались 15 преобладающих видов, составляющих почти 90% общей численности зоопланктона, так как именно они в конечном итоге определяют структуру сообщества. В связи с этим, значения полученных в данной работе индексов могут быть ниже величин, получаемых другими исследователями, использующими общее количество видов, включая редкие. Среднегодовые величины индекса Шеннона увеличивались с минимального 1.05 на ст. 5 до максимального 1.43 на ст. 1. В сезонном ходе развития зоопланктона в прибрежье максимум индекса разнообразия отмечен в октябре на ст. 1 (1.9), минимум – на ст. 5 в июне (0.31).

Таблица 11

Индексы видового разнообразия: информационный индекс разнообразия Шеннона H' (бит/экз.), выравненность Пиелу J' , индекс доминирования Симпсона λ' , на разных станциях в акватории Севастополя в 2003 г.

Станции №№№	индексы	среднее за год	min	max
1	H'	1.43	0,65	1,90
	J'	0,64	0,36	0,75
	λ'	0,33	0,19	0,68
2	H'	1.36	0,96	1,73
	J'	0,63	0,46	0,79
	λ'	0,36	0,22	0,59
3	H'	1.18	0,65	1,66
	J'	0,56	0,29	0,80
	λ'	0,41	0,23	0,66
4	H'	1.25	0,59	1,74
	J'	0,54	0,29	0,70
	λ'	0,42	0,23	0,74
5	H'	1.05	0,31	1,86
	J'	0,49	0,15	0,76
	λ'	0,49	0,19	0,88

Индекс выравненности экологических сообществ Пиелу – это мера равномерного распределения организмов по таксонам. Изменения индекса в пределах от 0 до 1 отражают также степень эвтрофности водоема (максимальные величины регистрируются в олиготрофных участках, наименьшие – в эвтрофированных). По И. О. Алимову (2000), “Значения этого индекса тесно связаны со многими другими показателями экосистем: а) соотношениями стено-

и эврибионтных видов, пищевых потребностей хищных и нехищных животных в сообществах, б) содержанием органических веществ в воде и некоторыми другими абиотическими факторами, с) значениями биотического индекса Вудивисса, отражающего степень загрязнения вод, д) биомассой организмов и через нее с продуктивностью популяций”.

Сезонная изменчивость эквитабельности сообщества на станциях характеризовалась четырьмя пиками (январь, март, июнь – август и октябрь либо ноябрь). Упрощения структуры сообщества регистрировались в апреле – мае (на ст. 5 – в июне), а также в сентябре на ст. 4 – 5 и октябре на ст. 2. Минимальный показатель эквитабельности сообщества отмечен на ст. 5 в июне (0.15), максимальный – на ст. 3 (0.8) в марте. Размах сезонных колебаний сложности структуры сообщества на станциях 1 – 4 варьировал от 1.7 до 2.7, на ст. 5 он был наибольшим (5.2).

Усиление доли доминирующих таксонов в сообществе определяли, рассчитывая индекс Симпсона, который тем выше, чем сильнее доминирование одного либо нескольких видов. На всех станциях увеличение степени доминирования наблюдалось в феврале и существенное – в весенне-летний период (апрель – июнь на разных станциях). На станциях 1 – 4 низкие значения отмечены в марте (0.22 – 0.32) и низкие, без значительных флуктуаций, в июне – сентябре (на ст. 1 – вплоть до декабря), на ст. 5 низкие значения (0.24 и 0.19) отмечены в марте и октябре. Максимальные величины отмечены в мае на станциях 1 и 4 (0.68 и 0.74, соответственно), в июне на ст. 5 (0.88), июле на ст. 3 (0.66) и в октябре на ст. 2 (0.59).

Наиболее равномерно по сезонам доминирование наблюдалось на ст. 1, где во все сезоны преобладали два вида – *A. clausi* и *P. elongatus*. На ст. 5 доминанты менялись по сезонам (зимой – весной доминировали *A. clausi* и *P. elongatus*, летом – *A. tonsa* и *P. polyphemoides*, затем *P. avirostris* на пару с *A. tonsa*, а позже с *A. clausi*). Во все месяцы, кроме марта и октября величина доминирования была значительно выше на ст. 5, по сравнению с другими станциями. На ст. 5 отмечены резкие сезонные флуктуации индекса Симпсона (от 0.88 в июне до 0.19 в октябре); тогда как на других станциях размах сезонных колебаний индекса доминирования был небольшим. Среднегодовые величины индекса доминирования изменялись от максимальной на ст. 5 (0.49) до минимальной на ст. 1 (0.33).

Таким образом, наиболее сбалансированное состояние планктонного сообщества (максимальное разнообразие таксонов и эквитабельность при минимальном показателе доминирования) наблюдали на самой мористой ст. 1, в кутовой части Севастопольской бухты отмечена обратная ситуация.

6.2. Крупномасштабная хронологическая структура мезопланктона в современных условиях

Пространственное распределение массовых видов зоопланктона в зависимости от распределения гидрофизических и гидрохимических факторов исследовалось в августе 2011 г. в северной части Чёрного моря (Темных и др., 2011, Темных, Силаков, 2013).

Исследуемая акватория географически представляет собой три района: акватория вдоль южного берега Крыма до Керченского пролива (ст. 1 – 12, с глубинами от 22 до 553 м); глубоководный район, включающий западную халистазу (ст. 13 – 14, с глубинами 756 – 2120 м); и район СЗЧ, включающий Каркинитский залив, акватории напротив дельт Днестра и Днепра, а также станции на свале глубин (ст. 16 – 45, с глубинами 11 – 756 м). ВеличиныТПВ в глубоководном районе и у ЮБК составляли 25.3 °С, в СЗЧ были почти на 3°С ниже (табл. 12). Наибольший разброс по температуре наблюдался в СЗЧ (~5°С), в глубоководной части показатели температуры были более стабильными (разброс менее 0.5°С).

Таблица 12

Температура (°С) и соленость (‰) поверхностного слоя воды в разных районах

район	Температура, °С среднее± SE	Температура, °С min – max	Соленость, ‰ среднее± SE	Соленость, ‰ min – max
Вдоль ЮБК	25.32±0.176	21.954 – 26.35	17.557±0.008	17.465 – 17.69
Глубоководный	25.302±0.014	25.09 – 25.52	18.108±0.014	17.68 – 18.223
СЗЧ	22.71±0.118	19.087 – 24.58	17.11±0.073	15.66 – 18.63

Вдоль южного берега Крыма наименьшая ТПВ (22°С) зарегистрирована на ст. 9 и 10, на других станциях температура была выше 25°С. В СЗЧ минимальная ТПВ зарегистрирована на ст. 25 (19.2°С), наивысшие показатели (24.1 – 24.4°С) – на ст. 16, 20 и 34. На глубоководных станциях ТПВ составляла 25.2 – 25.5°С.

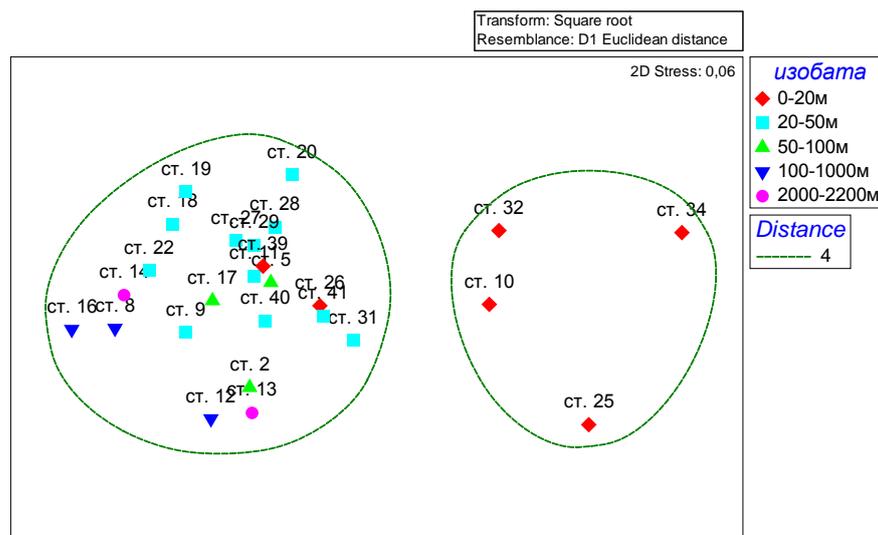
Соленость верхнего слоя у ЮБК варьировала от 17.46 ‰ на ст. 11 до 17.7 ‰ на ст. 9. Диапазон солености на станциях СЗЧ был намного выше за счёт влияния речного стока: минимальная соленость зарегистрирована на ст. 20 и 22 (15.7 – 15.9 ‰), максимум – на ст. 34 (18.4 ‰). В глубоководной части соленость составляла 17.7 – 18.2 ‰ (табл. 12).

Было предположено, что станции, взятые в пределах этих трёх географически разных районов, соответственно группируются и по гидрологическим и гидрохимическим характеристикам, и, в свою очередь, распределение зоопланктона в основном определяется географическим положением станции (принято за нулевую гипотезу).

После проверки отсутствия взаимокорреляции между введенными переменными (учет попарных коэффициентов линейной корреляции Пирсона только менее 0,95 (программа

Draftsman Plot)), выполнен ординационный анализ (MDS) группирования станций по температуре и солености (рис. 41) и по гидрохимическим характеристикам (O_2 , pH, NO_2 , NO_3 , PO_4 , Si) (рис. 42). Были выделены группы станций для уровня сходства по Эвклидовому расстоянию, достоверность различий между группами была оценена на основе алгоритма сравнения степени вариабельности средних значений ранговых сходств (R-статистика) для комбинаций всех возможных пар станций из разных групп по сравнению с вариабельностью сходств между любой парой станций одной группы (программа ANOSIM).

А



Б

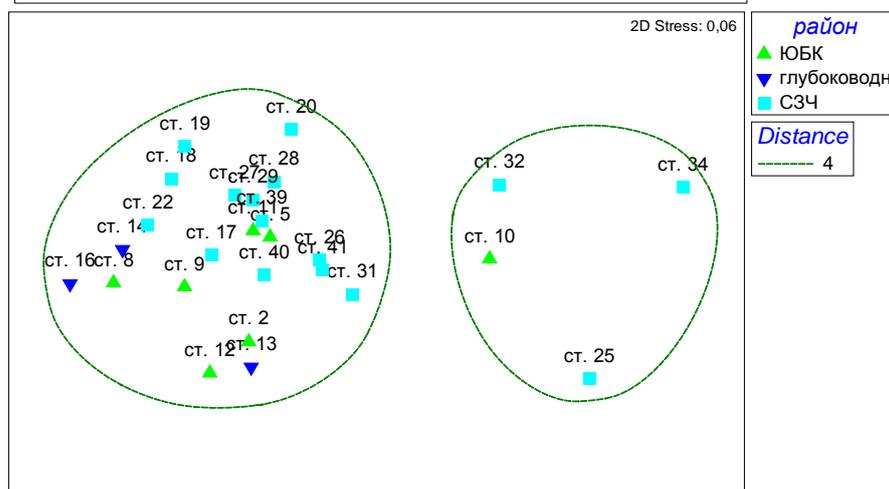
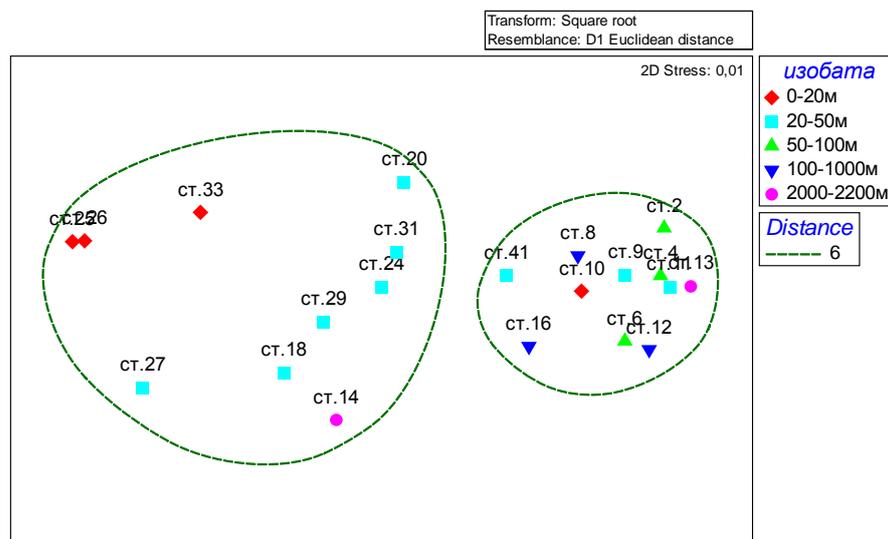


Рисунок 41 – Результаты многомерного шкалирования (MDS): группирование станций по характеристикам температуры и солености на основе коэффициента сходства Эвклидова расстояния. А – за дискриминаторный фактор принята изобата. Б – географический район.

А



Б

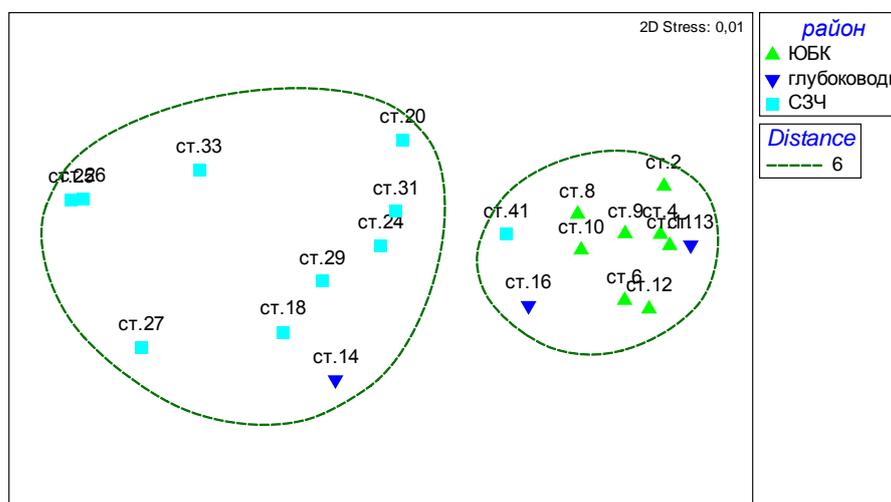


Рисунок 42 – Результаты многомерного шкалирования (MDS): группирование станций по гидрохимическим характеристикам на основе коэффициента сходства Эвклидова расстояния. А – за дискриминаторный фактор принята изобата. Б – географический район.

При сравнении 3-х районов по температуре и солености, R_{global} и R_{pairwis} крайне низки ($R_{\text{global}} = 0,078$, $R_{\text{pairwis}} = -0.012 - 0.243$) т.е. станции, исходно разделенные на 3 группы по фактору «район» не показали ожидаемых межрайонных различий. Анализ по различиям на пяти разных изобатах дал более высокую вероятность различий ($R_{\text{global}} = 0.34$, $R_{\text{pairwis}} = 0.43 - 0.60$).

По гидрохимическим характеристикам наблюдалась обратная картина: станции достоверно различались по трём районам ($R_{\text{global}} = 0.57$, $R_{\text{pairwis}} = 0.331 - 0.735$), по фактору «изобата» различий не выявлено ($R_{\text{global}} = 0.199$, $R_{\text{pairwis}} = 0 - 0.286$).

Гидрохимические характеристики районов исследуемой акватории значительно различались (рис. 42). Максимальное содержание нитратов в поверхностном слое ($\text{NO}_3=1.8$ $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) отмечено на ст. 20 и 24, среднее по слою – на ст. 16 ($\text{NO}_3=11.4$). Содержание нитритов

изменялось от $\text{NO}_2=0$ в поверхностном слое ст. 2 до максимального $\text{NO}_2=3.7$ $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ на ст. 18. Максимальные средние величины фосфатов и кремния обнаружены на ст. 14 за счёт высокого содержания их в глубоководных слоях. Максимум содержания кислорода O_2 в поверхностном слое (6.13 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$ и 111.2 %) зарегистрирован на ст. 10, высокие величины также отмечены на ст. 25 – 27, минимум – в кутовой части Каркинитского залива (5.39 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$ и 102.5 %). Максимальная глубина максимального содержания кислорода отмечена на ст.12 (35 м), также наибольшее заглубление максимума отмечено на ст. 6 и 14 – 18. Максимальная кислотность воды отмечена на ст. 20 (в поверхностном слое $\text{pH} = 8.7$, средняя по слою $\text{pH} = 8.53$), минимальные – на ст. 14 (средняя по слою $\text{pH} = 8.135$) и 25 (в поверхностном слое $\text{pH} = 8.45$).

Распределение суммарной численности мезопланктона в исследованной акватории было неравномерным, наивысшие величины регистрировали в прибрежных районах (на ст. 34 в Каркинитском заливе отмечен максимум обилия мезопланктона – 46 тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$).

В среднем по численности доминировала *Oithona davisae* (22% общей численности зоопланктона), вклад остальных групп была ниже: *Acartia clausi* – 17%, яйца и науплии всех Copepoda составляли 18%, личинки двустворчатых моллюсков *Bivalvia* – 15%, *Noctiluca scintillans* – 9%, *Penilia avirostris* – 4%, *Oikopleura dioica* – 4%, на долю других видов приходилось по 1 – 2% общей численности.

***Oithina davisae* и *O. similis*.** *O. davisae* встречалась на всей исследуемой акватории, кроме расположенной в западной халистазе глубоководной ст. 14 (рис. 43 А). Вид был массовым на станциях с глубинами до 50 м, его численность составляла 6.0 – 7.7 тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ в мелководной СЗЧ, достигала максимальной величины 17500 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ в Каркинитском заливе и существенно снижалась на станциях с глубинами более 100 м. Вдоль южного берега Крыма численность *O. davisae* была низкой – от десятка до двух сотен экз. $\cdot\text{м}^{-3}$.

В зарегистрированных пределах колебаний температуры (19.2 – 25.5°C) и солености (15.7 – 18.2 ‰) в исследованных районах Чёрного моря не выявлено четкой зависимости распределения *O. davisae* от этих параметров (низкие коэф-ты корреляции между численностью *O. davisae* и температурой, а также соленостью верхнего слоя соответственно: $r=-0.13$ и $r=-0.02$, $p<0.050$). На станциях с низкой температурой верхнего слоя воды были отмечены как пики численности *O. davisae* (мелководная ст. 25 в Днепро-Бугском эстуарии: температура поверхности 19.5°C , численность 6076 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$), так и минимальные величины численности (ст. 9 и 10, температура 22.05 – 24.2°C , численность 20 – 30 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$). Численность *O. davisae* была высокой на станциях как с низкой, так и с высокой соленостью (на ст. 20, 22 численность составляла 3500 – 7640 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$, на ст. 34 – 17500 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$).

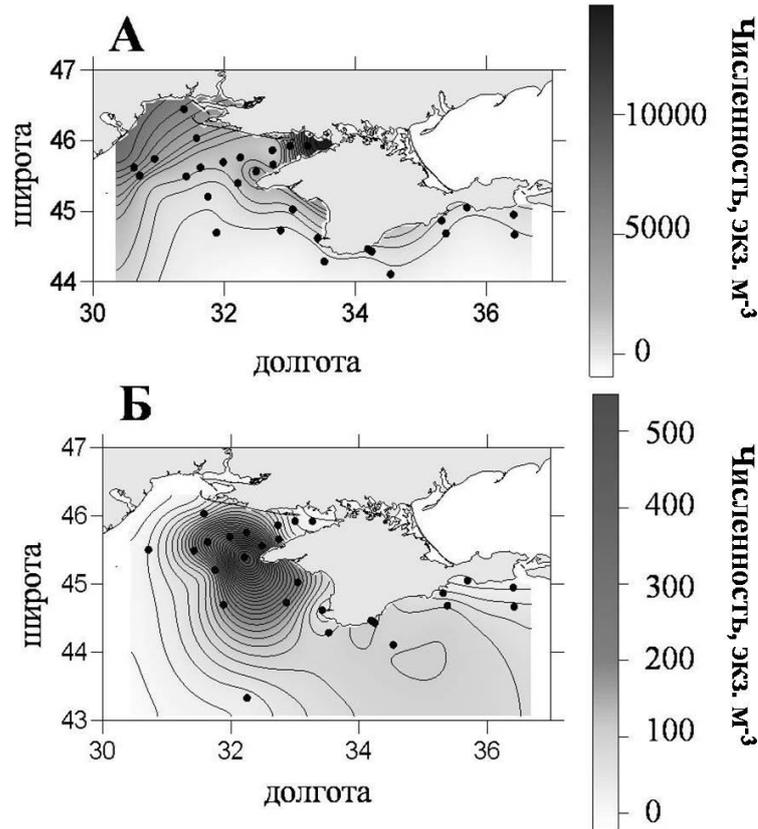


Рисунок 43 – Пространственное распределение двух видов Cyclopoidea (экз. \cdot м⁻³) *O. davisae* (А) и *O. similis* (Б) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Методами многомерного анализа (анализа главных компонент и на основе расчёта коэффициента ранговой корреляции Спирмена – ρ_{max}), из исходного набора переменных выделены комбинации факторов, в большей степени ($\rho_{max}=0.766$) определяющих количественное распределение *O. davisae*: важную роль играли среднее содержание кислорода в слое 10 – 30м ($O_{2\text{ ср.10-30м}}$) и средняя солёность в слое выше галоклина ($S_{\text{ср. выше галокл.}}$).

Два вида *Oithona* в Чёрном море разобщены пространственно – новый вид *O. davisae* массово встречается в районах, где аборигенная *O. similis* отсутствует. В свою очередь, *O. similis* наиболее обильна (рис. 43Б) там, где численность *O. davisae* снижается. Оба вида также разобщены по вертикали (см. гл. 4, Темных и др., 2012).

Основная масса *O. similis* отмечена на тех станциях СЗЧ, где средняя температура верхнего слоя воды была на несколько градусов Цельсия ниже, чем у ЮБК и в глубоководной части (рис. 43, табл. 13). Наивысшая численность (400 – 750 экз. \cdot м⁻³) наблюдалась на станциях с глубинами более 50 м и с самой низкой в исследуемом районе температурой верхнего слоя (21 – 22.6°C). На станциях вдоль ЮБК численность *O. similis* варьировала от нескольких экземпляров до сотни, только на ст. 5 (с наивысшей в районе ТПВ), она достигала 166 экз. \cdot м⁻³ (табл. 13, рис. 43Б).

Численность (N) двух видов *Oithona*, их вклад в суммарную численность и соотношение полов у обоих видов

район	Ср. численность $\bar{N} \pm SE$		Мах числ.		Вклад (%) в общую числ. <i>Oithona</i>		Соотношение ♀:♂	
	<i>O. davisae</i>	<i>O. similis</i>	<i>O. davisae</i>	<i>O. similis</i>	<i>O. davisae</i>	<i>O. similis</i>	<i>O. davisae</i>	<i>O. similis</i>
Вдоль ЮБК	35.5±18.2	62.0±19.5	154	166	40	60	10:1	13:1
Глубоководный	0	62.8±37.75	–	101	0	100	–	36:1
СЗЧ	2492.7±942.4	159.5±44.02	17500	754	70	30	7:1	31:1

Результаты расчета коэффициента ранговой корреляции Спирмана показали, что наиболее высокие значения ($\rho_{\max} = 0,708$) выявлены для комбинации следующих переменных, вносящих основной вклад в распределение *O. similis*: среднее содержание кислорода в слое 10 – 30м $O_{2\text{ ср.10-30м}}$ и градиент температуры в слое термоклина (Приложение Б).

У двух черноморских циклопид наблюдались различия в возрастной структуре популяций: у *O. davisae* доминировали половозрелые особи (до 86 %), и только на нескольких прибрежных станциях (22, 25 и 34) преобладали I - V копеподитные стадии (54 – 64 %). В популяции *O. similis* чаще встречались неполовозрелые особи (возле южного берега Крыма их вклад в общую численность популяции составлял от 54 до 81%, в глубоководном районе – 69 - 77%, в СЗЧ – 64 - 76%, только на паре станций СЗЧ их вклад был 46 – 47%, табл. 13).

У черноморских *Oithona* соотношение полов в популяциях различно, так, у *O. similis* среднее соотношение самок к самцам 26:1, на некоторых станциях оно увеличивалось до 65:1. У *O. davisae* самцы встречались чаще (соотношение составляет 8:1). Вдоль ЮБК соотношение самок к самцам у *O. similis* уменьшается, а у *O. davisae* увеличивается; в СЗЧ – наоборот (табл. 13).

Средний размер самок *O. davisae* в СЗЧ был больше, чем в акватории у ЮБК (рис. 44), с максимумом на ст. 18 и 25 (самые крупные самцы зарегистрированы также на этих станциях). В акватории напротив г. Севастополя размер самок в исследованный период был 0.485 ± 0.01 , возле мыса Айя – 0.498 ± 0.011 мм.

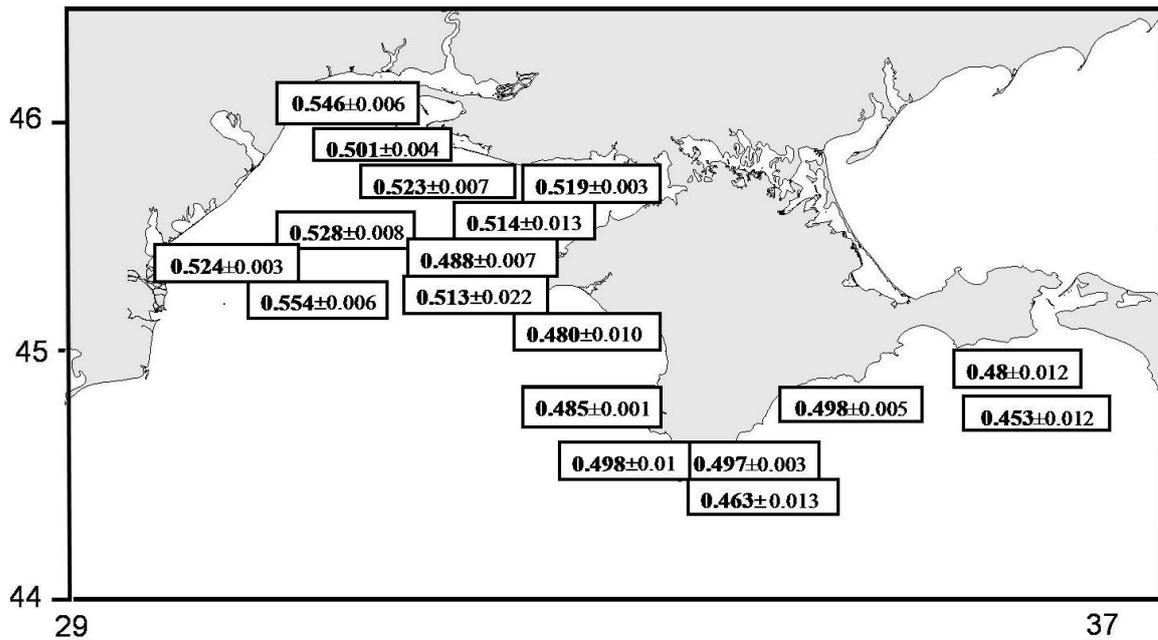


Рисунок 44 – Размерный состав половозрелых самок *O. davisae* в разных районах Чёрного моря в августе 2011 г.

На примере станций возле ЮБК заметно, что даже при малом расстоянии между соседними станциями (например, между ст. 2 и 5, около 5 км), средний размер половозрелых особей с удалением от берега уменьшается. Исключение составила расположенная на северо-западном шельфе ст. 18, на которой встречены максимальные размеры *O. davisae*. Это вызвано тем, что гидрохимические и гидрофизические характеристики на ст.18 были схожими с таковыми для самых прибрежных станций (ст. 20, 25 – 27, методом иерархической кластеризации вошли в одну группу со ст. 18).

Различие в размерах особей в разных районах моря было отмечено автором в других исследованиях (Гл. 3; Temnykh, Nishida, 2012 и Темных и др., 2012): в открытых районах моря средний размер индивидуумов был меньше, чем у особей, встреченных нами и другими авторами в бухтах и портах. Согласно другим исследователям, для Севастопольской бухты приведены следующие размеры *O. davisae*: самки 0.51 – 0.62 мм, самцы 0.47 – 0.54 мм (Алтухов, Губанова, 2006; Gubanova, Altukhov, 2007). В портах северо-восточной части Чёрного моря размер самок достигает 0.48 – 0.65 мм, самцов 0.42 – 0.47 мм (Selifonova, 2011).

Максимальная длина организмов была зарегистрирована на станциях СЗЧ, минимальная – в восточной части моря (ст. 11 и 12). Самцы с наименьшими размерами (0.41 – 0.42 мм) зарегистрированы на станциях вдоль ЮБК, максимальные размеры самцов (0.50 – 0.51 мм) наблюдались в СЗЧ. Размер самок с яйцевыми мешками во всём исследованном районе варьировал от 0.47 до 0.56 мм.

Таким образом, распределение размерного состава половозрелых *O. davisae* по станциям неравномерно, наибольшие размеры самок и самцов находили на северо-западном шельфе на станциях с глубиной менее 50 м, наименьшие – вдоль ЮБК.

Acartia clausi и *A. tonsa*. Вторая по численности массовая копепода *A. clausi* была обильна в открытых районах СЗЧ и у Керчи (рис. 45 А), максимальные величины численности отмечены в придунайском районе (4 тыс. экз. \cdot м⁻³).

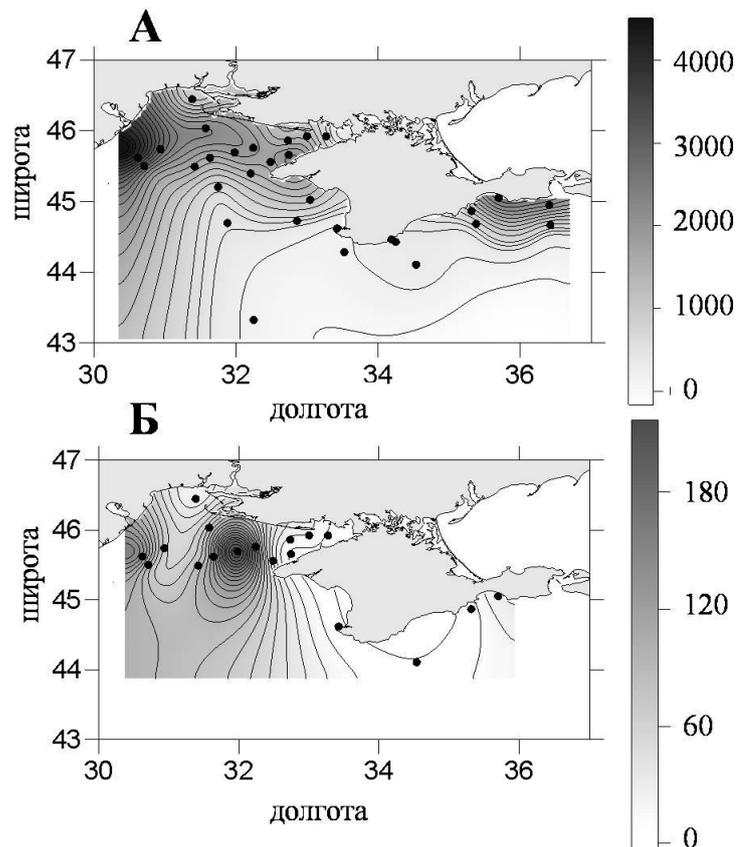


Рисунок 45 – Пространственное распределение *A. clausi* (А) и *A. tonsa* (Б) (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Второй вид акарций, *A. tonsa*, в отличие от распространенной в открытых водах эвритермной *A. clausi*, относится к тепловодным и эвтрофным видам, и встречался на нескольких станциях СЗЧ численностью до 200 – 300 экз. \cdot м⁻³, на остальных станциях зарегистрированы единичные особи (рис. 45 Б).

Результаты расчета коэффициента корреляции Спирмана (программа BioEnv) показали, что для *A. clausi* при умеренной степени соответствия между биотической и абиотической матрицами ($\rho_{\max} = 0.526$), в группу ключевых факторов входят градиент температуры в слое термоклина, средняя в исследуемом слое величина температуры, максимальная величина солености над галоклином и толщина галоклина ($\Delta T_{\text{трмклн}}$, $T_{\text{ср}}$, $S_{\max \text{ над глкл}}$ и $L_{\text{глкл}}$,

Приложение Б). Для *A. tonsa* при ($\rho_{\max} = 0.697$) в комбинацию ведущих факторов входят максимальное содержание кислорода в воде, максимальная температура, градиент температуры в термоклине и средняя для слоя 0-5 м солёность.

Paracalanus parvus. Максимумы обилия *P. parvus* отмечены в Каркинитском заливе (ст. 32) и в акватории мыса Тарханкут (ст. 41) – по 1 тыс. экз. \cdot м⁻³. Пятна высокой концентрации рачка зарегистрированы у Керченского пролива и в районе р. Днестр и Дунай (рис. 48).

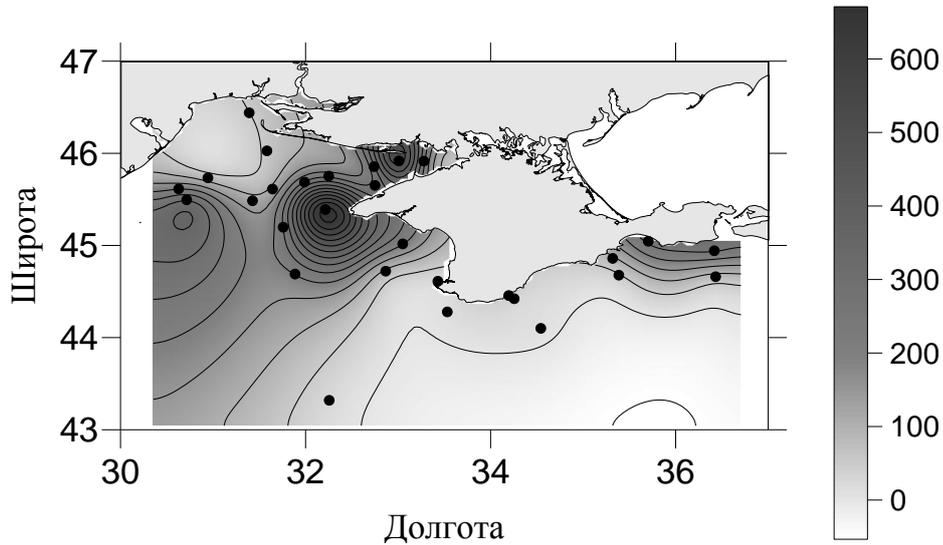


Рисунок 48 – Пространственное распределение *P. parvus* (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Calanus euxinus. Высокая численность *C. euxinus* отмечена на глубоководных станциях у юго-западной части Крыма (рис. 47).

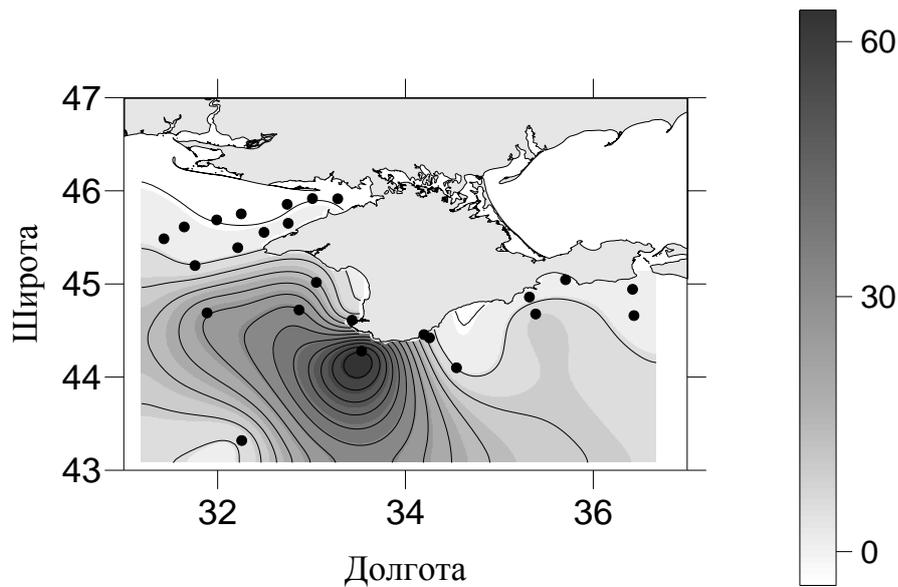


Рисунок 47 – Пространственное распределение *C. euxinus* (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Pseudocalanus elongatus. Высокая численность *P. elongatus* (270 – 307 экз. \cdot м⁻³) отмечена над свалом глубин (100 – 1000 м), а также на относительно мелководной ст. 27 в СЗЧ, где его численность составила 300 экз. \cdot м⁻³ (рис. 46). В прибрежной акватории у г. Евпатория (ст. 17, 41, 43) основу составляли неполовозрелые стадии, на долю самок приходилось от 8 до 28 %, самцов было мало. Половозрелые стадии доминировали в р-не мыса Тарханкут (ст. 16, 22, 44) и на ст. 11. На других станциях мелководной северо-западной части Чёрного моря данный вид не встречался либо присутствовал в единичных экземплярах.

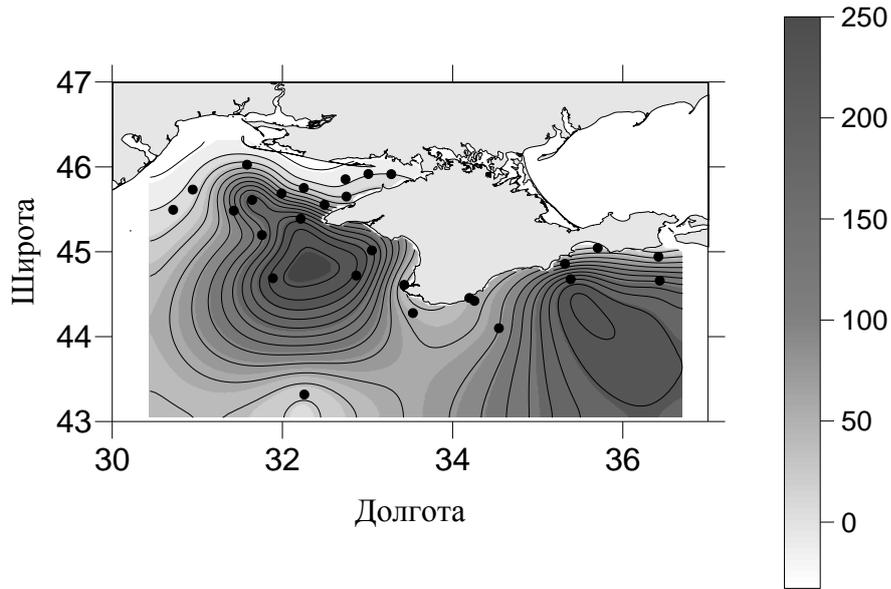


Рисунок 46 – Пространственное распределение *P. elongatus* (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Centropages ponticus. Средняя численность *C. ponticus* по всему исследуемому району составляла 40 экз. \cdot м⁻³. Более обильным он был в СЗЧ, в частности в Каркинитском заливе, у мыса Тарханкут и на разрезе от м. Тарханкут к устью р. Дунай (рис. 49).

Веслоногие раки в исследуемый период активно размножались, о чём свидетельствует обилие науплиальных стадий, чья средняя численность составляла 1363 экз. \cdot м⁻³, с максимумом у Керченского пролива и в мелководной СЗЧ (более 3 тыс. экз. \cdot м⁻³).

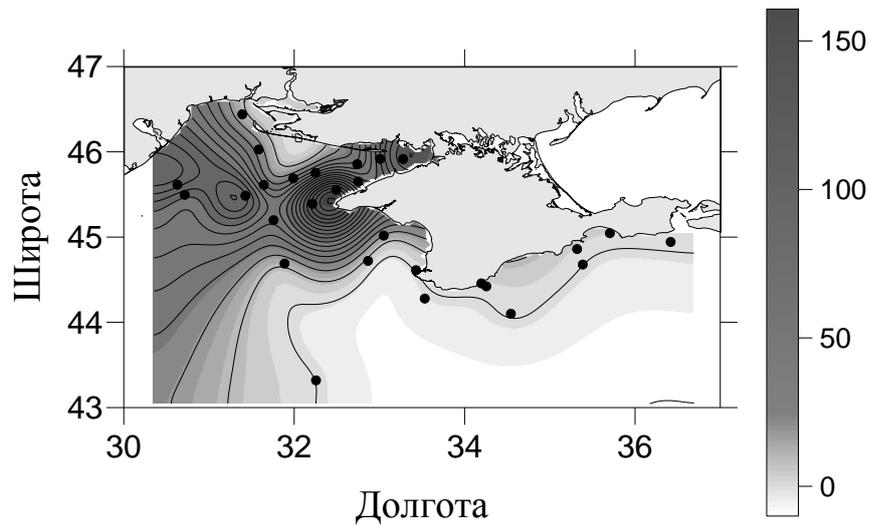


Рисунок 49 – Пространственное распределение *C. ponticus* (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Кладоцеры были представлены всеми четырьмя массовыми видами, доминирующим из которых была *Penilia avirostris*, субдоминирующим – *Pleopis polyphemoides*, а численность *Evadne spinifera* и *Pseudoevadne tergestina* была невысокой (максимум 100 – 120 экз. \cdot м⁻³). Высокая численность *P. avirostris* отмечена в районе р. Днестр и Дунай, у побережья Керчи, а также в районе западной халистазы (рис. 50). *P. polyphemoides* был обилен в акваториях у г. Одесса и г. Керчь (рис. 51). Максимальные величины численности кладоцер отмечены на ст. 10 и 19-20.

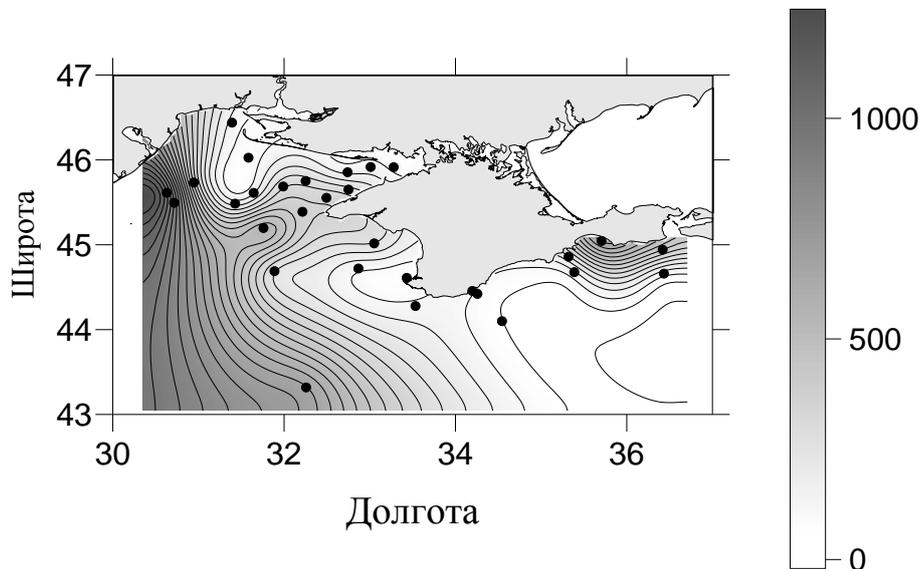


Рисунок 50 – Пространственное распределение *P. avirostris* (экз. \cdot м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

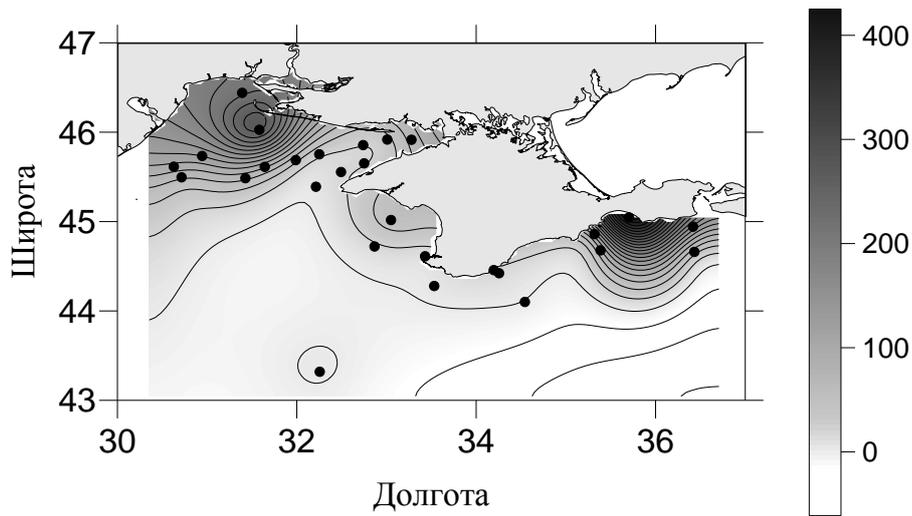


Рисунок 51 – Пространственное распределение *P. polyphemoides* (экз.·м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

***Sagitta setosa*.** Численность *S. setosa* в акватории у г. Керчь была на порядок выше, чем в других исследованных районах (рис. 52), основу популяции здесь составляли мелкие (длиной до 7 – 8 мм) особи. Наибольшее количество крупных (около 20 мм) сагитт регистрировали в открытых районах на Евпаторийском разрезе над глубинами 50 – 200 м.

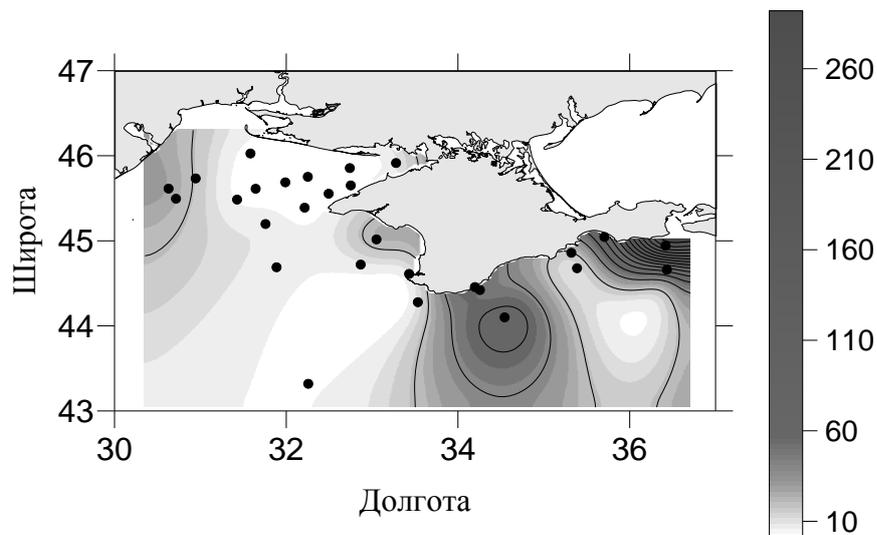


Рисунок 52 – Пространственное распределение *S. setosa* (экз.·м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Личинки *Bivalvia*. В районе малого филлофорного поля, где были отмечены максимальные по биомассе скопления филлофоры, помимо максимума обилия *O. davisae*, был зарегистрирован максимум численности личинок двустворчатых моллюсков. Доля меропланктона на этой станции составила почти 60% всего мезопланктона. Представители меропланктона встречались в большом количестве вдоль ЮБК и в СЗЧ (рис. 53).

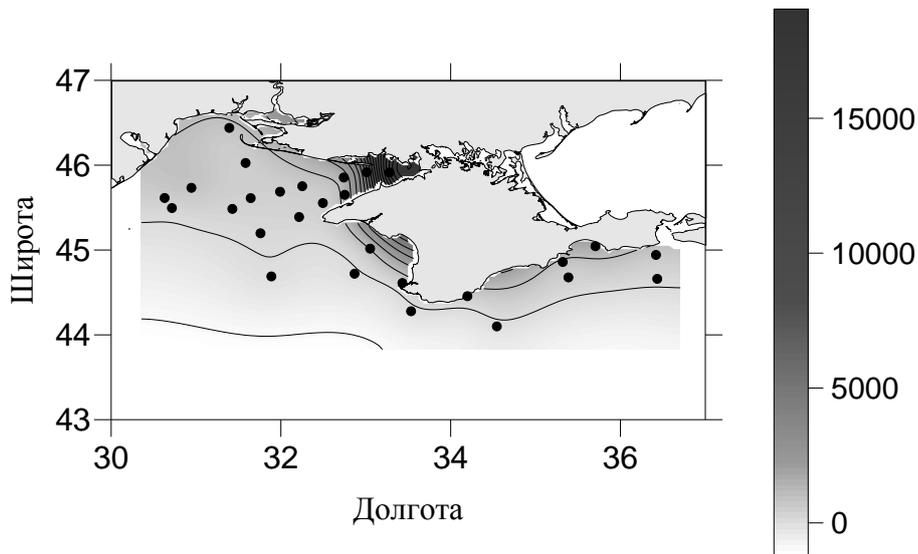


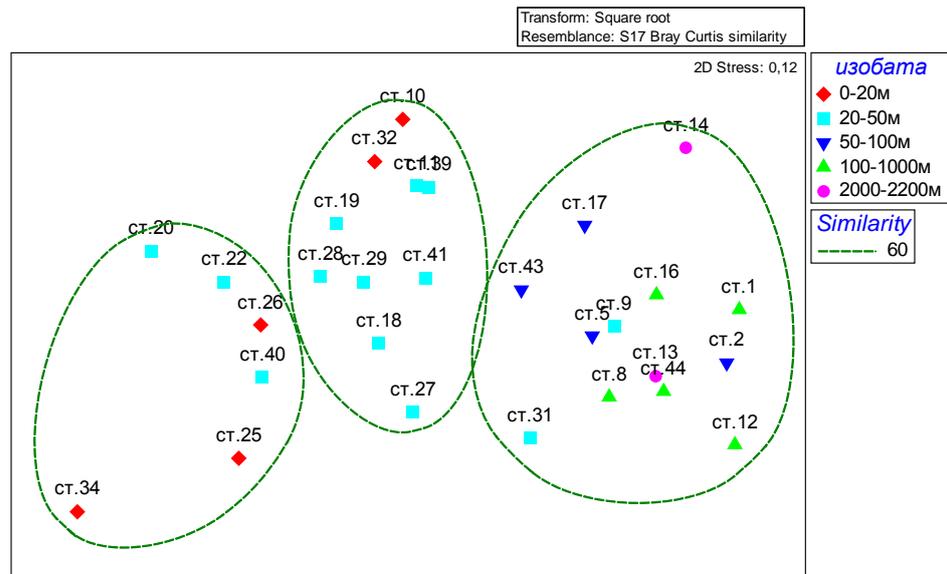
Рисунок 53 – Пространственное распределение личинок двухстворчатых моллюсков (экз.·м⁻³) в исследуемой акватории Чёрного моря в августе 2011 г.

Pleurobrachia pileus в основном встречалась вдоль южного берега Крыма на станциях с глубинами более 100 м, а также в глубоководной (ст. 14) части Чёрного моря. У гребневиков отмечена высокая зараженность нематодами *Hysterothylacium aduncum* (Гаевская и др., 2012).

Для анализа распределения копепод и клadoцер был применен ординационный анализ по методу многомерного шкалирования (MDS), группирование станций проводили по численности копепод и клadoцер на основе коэффициента сходства Брей-Куртиса (рис. 54). Станции распределились (при уровне сходства 60 %) на три группы: в первую и вторую вошли станции с глубинами до 50 м, в третью вошли в основном глубоководные. Станции, исходно разделенные на 3 группы по фактору «район» (рис. 54 Б) не показали ожидаемых межрайонных различий ($R_{\text{global}} = 0,296$, $R_{\text{pairwis}} = -0.105 - 0.455$). Анализ по различиям на пяти разных изобатах (рис. 54 А) дал более высокую вероятность различий ($R_{\text{global}} = 0.445$, $R_{\text{pairwis}} = 0 - 0.808$). Таким образом, группирование станций по распределению численности основного компонента планктона, копепод и клadoцер, соответствовало группированию станций по характеристикам температуры и солености, и определялось в большей степени дискриминаторным фактором изобата.

С использованием метода главных компонент и на основе расчёта коэффициента ранговой корреляции Спирмана (программа BioEnv), выделена комбинация из четырёх физико-химических параметров толщи воды, в наибольшей степени ($\rho=0.823$, высокая теснота связи) определяющих количественное распределение суммарного зоопланктона и структуру сообщества: градиент температур в термоклине ($T_{\text{max}} - T_{\text{min}}$), градиент солености ($S_{\text{max}} - S_{\text{min}}$) в галоклине, среднее в слое 10-30 м содержание кислорода $O_{2\ 10-30\text{м}}$ и величина максимального содержания кислорода $O_{2\ \text{max}}$.

А



Б

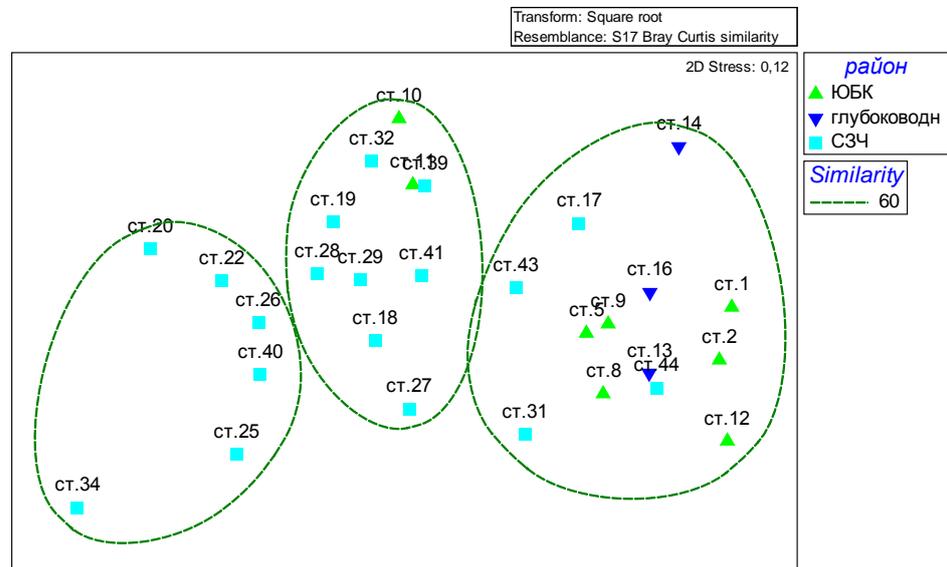


Рисунок 54 – Результаты многомерного шкалирования (MDS): группирование станций по распределению численности копепоид и кладоцер на основе коэффициента сходства Брей-Куртиса. А – за фактор принята изобата. Б – за фактор принято географическое положение.

Проведен сравнительный анализ таксономической и количественной структуры зоопланктонного сообщества в многомерном пространстве градиентов абиотических факторов (методика приведена в соответствующем разделе главы 2).

Было проанализировано биологическое разнообразие на исследуемом полигоне, индексы разнообразия представлены в таблице 14 (максимальные величины выделены жирным шрифтом).

Показатели видового разнообразия сообщества зоопланктона: число таксонов (S), численность в м³ (N), видовое богатство Маргалёфа (d'), выравненность Пиелу (J'), индексы Фишера (a_m) и Шеннона (H'), λ' – индекс доминирования Симпсона в августе 2011 г.

Станция, №	S	N	d'	J'	a _m	H'(loge)	λ'
ст.1	25	3157	2.979	0.6734	3.704	2.168	0.1612
ст.2	23	2755	2.777	0.6514	3.44	2.043	0.176
ст.5	23	5980	2.53	0.6751	3.031	2.117	0.1638
ст.8	22	4167	2.519	0.6893	3.046	2.131	0.1627
ст.9	26	3507	3.063	0.6609	3.809	2.153	0.1536
ст.10	27	19493	2.632	0.6698	3.085	2.208	0.1437
ст.11	25	20525	2.417	0.6339	2.81	2.041	0.1696
ст.12	21	3544	2.447	0.6287	2.963	1.914	0.1911
ст.13	22	6298	2.401	0.5201	2.858	1.608	0.2857
ст.14	21	2610	2.542	0.638	3.12	1.942	0.1881
ст.16	24	6338	2.627	0.6477	3.156	2.059	0.1691
ст.17	24	6871	2.603	0.7364	3.118	2.34	0.1222
ст.18	23	14538	2.295	0.6269	2.674	1.966	0.1996
ст.19	25	24806	2.372	0.6483	2.744	2.087	0.1703
ст.20	24	48158	2.133	0.5769	2.425	1.834	0.2133
ст.22	22	25141	2.073	0.5928	2.374	1.832	0.2088
ст.25	17	25639	1.576	0.6044	1.775	1.712	0.233
ст.26	22	27543	2.054	0.6347	2.348	1.962	0.1932
ст.27	22	13355	2.211	0.6585	2.572	2.036	0.1869
ст.28	25	24342	2.376	0.665	2.751	2.141	0.1634
ст.29	23	16711	2.262	0.6659	2.626	2.088	0.1694
ст.31	24	6115	2.638	0.6554	3.173	2.083	0.1621
ст.32	23	17704	2.249	0.6795	2.607	2.131	0.1609
ст.34	26	83496	2.206	0.5102	2.496	1.662	0.2217
ст.39	26	13586	2.627	0.5443	3.101	1.774	0.2263
ст.40	26	28821	2.435	0.5825	2.816	1.898	0.2073
ст.41	27	15481	2.695	0.6435	3.18	2.121	0.1812
ст.43	28	10679	2.911	0.6304	3.488	2.101	0.173
ст.44	26	4861	2.945	0.6181	3.608	2.014	0.1947

Число зарегистрированных таксонов варьировалась от минимального S = 17 на ст. 25 в районе дельт Днестра и Днепра до максимального S = 28 на ст. 43 у Евпатории. Видовое богатство, (индекс Маргалёфа d'), было самым низким на ст. 25, и высоким (d'= 2,9 – 3,06) на станциях 1, 9, 43 и 44. Выравненность, оцененная по индексу Пиелу, была высокой на станциях над свалом глубин (8, 17, 27) и низкой на глубоководной ст. 13. Высокие величины индекса Фишера отмечены на станциях 1, 2, 9, 39, а также 41 – 44, что означает, что на данных станциях встречено большое число видов с небольшой численностью по сравнению с часто встречающимися видами с большой численностью популяций (Preston, 1948), минимум зарегистрирован на ст. 25, число часто встречающихся видов тут было больше числа малочисленных видов, т.е., биоценоз характеризуется низкой степенью видового разнообразия, что подтверждалось низкими величинами индексов Шеннона и Маргалёфа. Наивысшие величины индекса доминирования Симпсона λ' отмечены на станциях 13, 34 и 39.

Отмечено, что на станциях с высокой численностью планктёров видовое богатство обычно снижено относительно других станций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе выполнен анализ многолетней изменчивости качественного и количественного состава мезопланктона Крымского побережья в связи с изменениями метеорологических и гидрологических условий по собственным и литературным данным.

Автором впервые дано полное описание и выполнена таксономическая идентификация нового для Чёрного моря вида пелагических циклопид *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 (Cyclopoida: Copepoda). Впервые для Черноморского бассейна описано вертикальное и горизонтальное распределение этого вида, суточная и сезонная динамика, половая и возрастная структура, приведены размеры всех копепоидитных стадий. Автором зарегистрировано первое появление вселенца в открытых водах Чёрного моря (в ноябре 2010 г). Численность *O. davisae* при этом составляла более 9 тыс. экз. м⁻³, обилие самок с яйцевыми мешками свидетельствовало об активном размножении рачков в открытом море. До этого вид считался исключительно прибрежной формой планктона. Выявлено, что по вертикали вид разобщён с аборигенным представителем *Oithona* – *O. similis*. Предложено несколько гипотез интродукции *O. davisae* в Чёрное море: (1) прямое внесение с балластными водами судов, приходящих из Восточной Азии; (2) вторичная интродукция средиземноморских популяций, которая могла идти двумя путями: через систему турецких проливов или с балластными водами судов.

Разработан и создан принципиально новый пробосборник для сбора по тонким слоям для изучения пространственной структуры распределения зоо- и ихтиопланктона – кассетный планктометр Мельникова – Темных (Патент РФ от 10.02.2015, Патент Украины от 26.05.2010 и Патент Украины от 25.05.2012). С помощью кассетного планктометра впервые для побережья Севастополя проведены вертикальные сборы материала с задаваемой по глубине дискретностью. Сочетание стандартных и новых методов сбора планктонных проб обеспечило репрезентативный материал и, вследствие этого, более качественный анализ данных.

Анализ суточной динамики вертикального распределения мезопланктона, выполненный на основе новой авторской методики количественного учета планктона, показал, что характер распределения мезопланктона значительно зависит от динамики вертикальных профилей температуры и солености. Показано, что скопления мезопланктона днём концентрируются в тонких слоях, приуроченных к слоям градиентов температуры и солености, ниже и выше которых численность рачков отличается на 1 – 3 порядка. Днём выявлена высокая степень связи распределения как всего мезопланктона, так и копепод, с вертикальными градиентами

солёности (-0.75 и -0.74, соответственно), зависимость от градиентов температуры была ниже, ночью зависимость от изменений параметров среды снижалась.

В открытом районе Чёрного моря в осенний период небольшие вертикальные перемещения выявлены у *P. parvus* и *O. davisae* (положение ядра их максимальной концентрации за сутки смещалось по вертикали на 12.5 м), средние – у *A. clausi* и *O. similis* (30 – 32.5 м), максимальные – у активных мигрантов *P. elongatus* и *C. euxinus* (42.5 м).

Показано, что для детального анализа вертикального распределения мезопланктона, его суточных изменений и связи с фоновыми характеристиками среды необходимо совместное использование традиционных и новых методов сбора мезопланктона.

Сезонная динамика мезопланктона в прибрежье у Севастополя в 2002 – 2004 и 2009 – 2011 гг. характеризовалась двумя – тремя пиками, включая сентябрьский, который отсутствовал в середине 1990-х годов, при массовом развитии мнемнопсиса. Отмечено значительное различие в сезонной динамике численности планктона в 1960-х и 2000-х гг. – для большинства представителей мезопланктона одновершинная кривая сезонных изменений с летними максимумами, наблюдающаяся в 60-е гг. прошлого века, сменилась на двухвершинную кривую с понижением численности в летнее время. У кладоцер по сравнению с 1960-ми гг. пик обилия сместился на один – два месяца позже.

Среднегодовые величины численности мезопланктона в 2002 – 2011 гг. в открытом прибрежье у Севастополя колебались от 2172 до 3702 экз.·м⁻³, максимальные величины превосходили минимальные в основном в 30 – 50 раз. В сезонном ходе численности мезопланктона максимальные величины достигали почти 8 – 10 тыс. экз.·м⁻³. В исследуемые годы сезонные показатели обилия многих видов достигали величин, отмечаемых в 1960-е годы. Показано, что началось восстановление численности многих планктонных видов, что вкупе со снижением амплитуды сезонных колебаний обилия планктона свидетельствует о наступившей стабилизации экосистемы прибрежья Севастополя.

В 2003 г. в акватории Севастопольского прибрежья уровень сезонной изменчивости был выше уровня пространственных изменений обилия зоопланктона. Пространственная зависимость изменения обилия в масштабах нескольких км в исследуемые годы отмечена у копепод *A. clausi*, *A. tonsa*, *O. davisae*, а также кладоцер *P. polyphemoides* и *P. avirostris*. Среднегодовые величины численности мезопланктона в 2003 г. уменьшались в направлении открытого моря, величины биомассы были выше в прибрежье, а также на самой глубоководной станции за счёт холодноводных видов. Показатели видового разнообразия и выравненности сообщества, выраженные в коэффициентах Шеннона и Пиелу, были максимальными на самой

мористой станции, минимальными – в кутовой части Севастопольской бухты. Индекс доминирования, напротив, был выше в бухте, минимальным – в открытом море.

В 2011 г. распределение численности суммарного мезопланктона в северной половине Чёрного моря (от СЗЧ и Керченского пролива до западной халистазы) было неравномерным с максимумами в прибрежных районах (10 – 12 тыс. экз. м⁻³) и в Каркинитском заливе (почти 46 тыс. экз. м⁻³ за счет большого обилия личинок моллюсков и циклопоиды *O. davisae*). Максимум численности копепод отмечен в СЗЧ, копеподитные стадии более обильны на прибрежных мелководных станциях (ст. 20 и 34), науплиальные стадии – в СЗЧ и у Керченского пролива на ст. с глубинами от 20 до 50 м и самой высокой температурой ВКС (ст. 11, 19, 26, 28). *O. davisae*, прежде считающийся исключительно прибрежным видом, встречался по всей исследуемой акватории, кроме находящейся в западной халистазе глубоководной станции. По численности доминировала *O. davisae*, с максимумом в Каркинитском заливе (17.5 тыс. экз. м⁻³), в основном популяция представлена половозрелыми особями, размер которых уменьшался по мере удаления от берега. Средний размер половозрелых самок *O. davisae* колебался от 0.45 до 0.57 мм, самцов – от 0.41 до 0.51 мм. Показано, что на хорологическое распределение мезопланктона и его массовых представителей влияние имеют как абсолютные величины гидрохимических и гидрофизических характеристик (содержание кислорода, соленость и температура), так и их вертикальные градиенты.

Как видно из ретроспективного анализа литературных и собственных данных, сокращение обилия мезопланктона и таксономического разнообразия в последние десятилетия в Чёрном море вызвано совокупностью причин. Оптимальный режим для развития мезопланктона в Чёрном море соответствует небольшим среднегодовым колебаниям основных гидрологических параметров, при хорошем перемешивании поверхностного слоя во время штормов. В этих условиях активно размножаются аборигенные виды мезопланктона, представленные в основном, крупными эпипланктонными или холодноводными видами, что в итоге приводит к высокой общей биомассе планктона (как видно на примере благополучных 60-х гг.). Повышение летней температуры воды после 1988 г. и уменьшение амплитуды зимних колебаний ТПВ, вероятно, обеспечило комфортные условия в Чёрном море для интродукции и натурализации здесь тепловодных вселенцев (Temnykh et al., 2007a, Temnykh et al., 2010). Тепловодные вселенцы – это, в основном, хищники, подрывающие кормовую базу рыб, либо кормовые виды с низкой биомассой, что в итоге ведёт к снижению общей биомассы мезопланктона, и, как результат, к снижению запаса промысловых рыб в Чёрном море.

Антропогенное воздействие считается еще одной причиной уменьшения обилия мезопланктона в период до конца 90-х (Ковалев и др., 1993; Загородняя, 2003), однако

метеорологический фактор увеличил степень его воздействия: во много раз уменьшилась ветровая активность и, соответственно, сократился вертикальный водообмен, в результате увеличилось влияние распреснения и эвтрофикации.

Таким образом, усиление влияния эвтрофикации и интродукция вселенцев являются производными от более существенных изменений метеорологических и гидрологических условий (Грузов 1994, Temnykh et al., 2007b; Temnykh, Silakov, 2015a). С наступлением нового периода активизации ветровой деятельности и снижением разброса сезонных значений температуры воздуха и воды в районе Чёрного моря, влияние этих процессов может быть снижено.

ВЫВОДЫ

1. Уточнён видовой состав мезопланктона Чёрного моря, основным компонентом которого в 2002 – 2011 гг. являлись восемь видов Copepoda (*Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus euxinus*, *Centropages ponticus*, *Oithona similis*, *O. davisae*) и четыре вида Cladocera (*Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris*, *Pseudoevadne tergestina*, *Evadne spinifera*), также существенный вклад вносили *Noctiluca scintillans*, *Oikopleura dioica*, *Sagitta setosa*, младшие стадии сцифоидных медуз (два вида) и гребневиков (три вида), гидромедузы, в прибрежных районах Naupacticoidea, личинки Decapoda, полихет, усоногих, двухстворчатых моллюсков и гастропод.
2. Показано, что недавний вселенец в Чёрное море, до 2012 г. ошибочно определяемый как *Oithona brevicornis*, является *Oithona davisae* Ferrari и Орси, 1984 (Cyclopoida: Copepoda). Впервые для Черноморского бассейна указаны размеры всех стадий развития рачка и показано, что с удалением от берега средние размеры половозрелых особей уменьшаются. Впервые описано вертикальное и горизонтальное распределение этого вида в Чёрном море, суточная динамика, половая и возрастная структура, приведены размеры всех копеподитных стадий.
3. Разработан и создан принципиально новый пробосборник для изучения микрораспределения зоо- и ихтиопланктона – кассетный планктометр Мельникова – Темных. С его помощью проведены сборы материала в прибрежье с задаваемой по глубине дискретностью горизонтов. Сочетание стандартных и новых методик сбора планктонных проб позволило получить репрезентативный материал и провести более подробный анализ данных.
4. Показано, что обильные скопления мезопланктона концентрируются в тонких по вертикали слоях, приуроченных к максимальным гидрофизическим градиентам, ниже и выше которых численность планктонтов изменяется на 1 – 3 порядка. Вселенец *O. davisae* в Чёрном море характеризуется максимальным обилием днём в слое 10–25 м, в остальное время суток – в слое 0–10 м. По вертикали вид разобщён с аборигенным представителем *Oithona* – *O. similis*. Максимальные суточные перемещения выявлены у активных мигрантов *Pseudocalanus elongatus* и *Calanus euxinus*, минимальные – у *Oithona davisae* и *Paracalanus parvus*.
5. Сезонный ход изменений обилия мезопланктона в прибрежье Крыма в 2002 – 2011 гг. характеризовался наличием двух – трех сезонных пиков, включая сентябрьский, который отсутствовал в середине 90-х годов, когда наблюдалось массовое развитие *M. leidyi*. Кладоцеры практически полностью восстановили свою численность после вселения *M. leidyi*, но сезонный максимум обилия каждого вида в 2009 – 2011 гг. сместился на месяц позже по сравнению с 1960-ми гг. Восстановление численности некоторых видов, по сравнению с катастрофически

низкими величинами 1990-х годов, наряду с постепенным уменьшением амплитуды сезонных колебаний обилия планктона, уменьшением пресса со стороны хищного гребневика *M. leidy* свидетельствует о стабилизации состояния планктонного сообщества в прибрежной акватории у Севастополя

б. Пространственное распределение мезопланктона характеризовалось уменьшением количественных показателей в направлении открытого моря. В сезонной динамике мезопланктона в бухте и на взморье различия проявились в большей изменчивости количественных характеристик в бухте. На распределение мезопланктона оказывают влияние как абсолютные величины гидрохимических и гидрофизических характеристик, так и градиент температур в термоклине, градиент солености в галоклине, среднее содержание кислорода в слое 10-30 м и его максимальная величина в кислородном слое. В Каркинитском заливе летом 2011 г. обнаружена высокая концентрация личинок двустворчатых моллюсков ($9125 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$), что свидетельствует о хорошем экологическом состоянии района, а также максимум обилия вида-вселенца *O. davisae* ($17500 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$). Вдоль Крымского побережья максимум численности мезопланктона зарегистрирован в прибрежье Керчи, что может свидетельствовать о восстановлении экосистемы данного района.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аболмасова Г. И., Финенко Г. А., Романова З. А., Дацк Н. А., Аннинский Б. Е. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Чёрного моря в 2009 – 2010 гг. // Морск. экол. журн. – 2012. – Т. 11, № 3. – С. 17 – 24.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования экосистем. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. – 147 с.
3. Алтухов Д. А., Губанова А. Д. *Oithona brevicornis* Giesbrecht в Севастопольской бухте в октябре 2005 – марте 2006 гг. // Морск. экол. журн. – 2006. – Т. 5, № 2. – С. 32.
4. Ациховская Ж.М., Иванов В.Н., Ломакин П.Д., Немировский М.С. Структура вод и течения у побережья Севастополя // Гідрометеорологія і охорона навколишнього середовища. – Одесса, 2002. – С. 238 – 239.
5. Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биол. внутр. вод. – 2000. – № 2 – С. 5 – 18.
6. Белокопытов В.Н. Термохалинная и гидролого-акустическая структура вод Чёрного моря // Диссерт. на соискание науч. степени кандид. географ. наук: 11.00.08. – МГИ НАНУ, Севастополь, 2004. – 160 с.
7. Белокопытов В.Н., Ломакин П.Д., Субботин А.А., Щуров С.В. Фоновая характеристика и сезонная изменчивость вертикальной стратификации термохалинного поля у побережья Севастополя // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа – 2002. – Вып. 1 (6). – С. 22 – 28.
8. Беляева Н. В., Загородняя Ю. А. Зоопланктон Севастопольской бухты в 1981 – 1983гг. // Экология моря. – 1988. – Вып. 29. – С. 77 – 84.
9. Бенько К. П. Сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона Черного моря в районе Карадага в 1957 – 1959 гг. // тр. Карадаг. Биол. ст. АН УССР – 1962. – Вып. 18. – С. 44 – 59.
10. Беческу М., Василенко С. В., Грезе И. И. и др. Определитель фауны Черного и Азовского морей. В 3-х т. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. / Ред. В. А. Водяницкий. – К.: Наук. думка, 1969. – 536 с.
11. Битюков Э. П. Распределение и экология ночесветки в Чёрном море // Биология моря. – 1969. – Вып. 17. – С. 76 – 96.
12. Богоров В. Г. Суточное вертикальное распределение зоопланктона в полярных условиях (в Белом море) // Труды ПИНРО – 1941. – Т. 7 – С. 287–305.

13. Богоров В. Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). М., Л., Главсевморпуть, 1947. – 127 с.
14. Богоров В. Г. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана // Труды Института океанологии АН СССР – 1948. – Т.2 – С. 43–59.
15. Брайко В. Д., Горомосова С. А., Пицык Г. К., Федорина А. И. Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956 – 1958 гг. // Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. Рыб хоз-ва и океанографии. – 1960. – вып. 18. – С. 29 – 49.
16. Брайко, В.Д. Класс Мшанки – Bryozoa // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наукова думка, 1968. – Т.1.
17. Брянцев В.А., Брянцева Ю.В. Многолетние изменения в фитопланктоне в глубоководной части Чёрного моря в связи с естественным и антропогенным факторами // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 24 – 28.
18. Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. Издательство “Наука”, Москва, 320 с.
19. Виноградов М. Е. Вертикальное распределение жизни в океане. Зоопланктон // Биология океана. М.: Наука, 1977. Т. 1 : Биологическая структура океана / под ред. М.Е. Виноградова. – С. 132–151.
20. Виноградов М. Е., Николаева Г. Н., Мусаева Э. И. Вертикальное распределение планктона в глубоководных районах Черного моря // Виноградов М. Е. Изменчивость экосистемы Черного моря. – М.: Наука, 1991. – С. 211 – 224.
21. Виноградов М. Е., Сапожникова В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря. – М.: Наука, 1992. – 110 с.
22. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Востоков С. В. и др. Взаимодействие популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у Кавказкого побережья Черного моря // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 5. – С. 693 – 701.
23. Виноградов М. Е., Флинт М. В., Николаева Г. Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон // Виноградов М. Е. Современное состояние экосистемы Черного моря. – М.: Наука, 1987. – С. 144 – 162.
24. Водяницкий В. А. Биологические исследования в южных морях // Гидробиол. журн. – 1968. – Т. 4, №1.
25. Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря // Тр. ЗИН АН СССР. – 1941. – Т. 7, вып. 2. – С. 3 – 43.
26. Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и, в частности, Черного моря // Тр. СБС АН СССР. – 1954. – 8. – С. 347 – 433.

27. Воробьева Л. В., Виноградов А. К., Нестерова Д. А., Синегуб И. А., Настенко Е. В., Гарлицкая Л. А. Условия формирования кормовой базы рыб в северо-западной части Черного моря в 1980 – 2000 гг. // Экология моря. – 2004. – вып. 65. – С. 5 –14.
28. Воскресенская Е. Н., Кукушкин А. С., Бурлакова З. П., Еремеева Л. В. Влияние крупномасштабных атмосферных процессов на формирование гидрофизических и гидробиологических полей в северо-западной части Черного моря в зимний период // Морск. экол. журн. – Т. 3, № 3. – 2004. – С. 29 – 36.
29. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Темных А. В., Пронькина Н. В. Черноморские гребневики и сагитты в жизненном цикле нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) // Морск. экол. журн. – Т. 11, № 1.– 2012. – С. 25 – 28.
30. Галаджиев М. А. Материалы по фауне Черного моря. // Тр. Севастоп. Биол. Ст. – 1948. – С. 224 – 235.
31. Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе Южного берега Крыма. // Тр. Севаст. биол ст. – 1948. – Т. 6, № 6. – С. 175 – 223.
32. Гребницкий Н. А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря с другими морями // Зап. Новоросс. Об-ва естествоисп. – Т. 2 – 1873.
33. Грезе В. Н. Опыт применения планктометра при исследованиях морского планктона // Океанология – 1962. – Т. 2, вып. 2. – С. 305 – 310.
34. Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К. Продукция планктонных копепод в неритической зоне черного моря // Океанология – 1968. – 8, вып. 6. – С. 1066 – 1070.
35. Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря // Биология моря. – К.: Наук. Думка, 1971. – Вып. 24. – С. 12 – 49.
36. Грезе В. Н., Федорина А. И. Численность и биомасса зоопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря (под общ. ред. В. Н. Грезе). – Киев: Наук. думка, 1979. – 392 с.
37. Грузов Л.Н. Развитие гребневика-мнемиопсиса в связи с состоянием планктонных сообществ Чёрного моря. // Тез. І з'їзд гідроекологічного товариства України. Київ, 16 - 19 листопада 1993 р. – Київ. – 1994. – С. 17.
38. Губанова А. Д. *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте: появление, размерная структура, сезонная динамика // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 55 – 58.
39. Губанова А. Д. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия

прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 94 – 103.

40. Губанова А. Д. Изменения в сообществе мезозoopланктона в 2002 г., по сравнению с 1990-ми годами // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. Еремеева В.Н., Гаевской А. В.; Институт Биологии Южных Морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 90 – 94.

41. Губанова А. Д. Многолетние изменения в сообществе zoопланктона Севастопольской бухты // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 83 – 93.

42. Губанова А. Д., Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Прусова И. Ю. Многолетняя динамика мезозoopланктона (на примере *Soropoda*) в Севастопольской бухте с 1976 по 1996 гг. // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 4. – С. 537 – 545.

43. Губанова А. Д. *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте: появление, размерная структура, сезонная динамика // Экология моря. – 2002. – Вып. 51. – С. 55 – 58.

44. Губарева Е. С., Светличный Л. С., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Бат Л., Кидейс, А. Состояние zoопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Vevea ovata* в Чёрное море (1999 – 2003 гг.) // Морск. экол. журн. – 2004 – Т. 3, № 1 – С. 39 – 46.

45. Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1940. – Т. 6. – С. 57–111.

46. Еремеев, В. Н., Зуев, Г. В. Рыбные ресурсы черного моря: многолетняя динамика, режим эксплуатации и перспективы управления // Морск. экол. журн. – Т. 4, № 2. – 2005. – С. 5 – 21.

47. Еремеев В. Н., А. Р. Болтачѳв, А. В. Гаевская, А. Н. Гришин, Ю. А. Загородняя, Г. В. Зуев, Н. А. Мильчакова, О. Г. Миронов, Н. Г. Сергеева, З. З. Финенко, Г. Е. Шульман Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морск. экол. журн. – Т. 8, № 4. – 2009. – С. 5 – 23.

48. Ефимова М. Р., Петрова Е. В., Румянцев В. Н. Общая теория статистики: Учебник. – М.: ИНФРА-М, 1996 – 416 с.

49. Загоровский Н. А., Очерки по черноморскому планктону // Труды 1 гидрол. съезда, 1925.

50. Загоровский Н. А., Гидробиологическое исследование лиманов северо-западного побережья Черного моря // Труды V Всес. науч.- орг. съезда по курорт. делу, 1925.

51. Загородняя Ю. А. Вертикальные миграции и суточные рационы веслоногого рачка *Pseudocalanus elongatus* (Воеск) в Чёрном море // Биология моря, Киев. – 1975. – Вып. 33. – С. 11– 18.

52. Загородняя Ю. А. Структурная и продукционная характеристика зоопланктона в районе размещения мидиевой плантации в бухте Ласпи // Экология моря. – 1990. – Вып.36. – С. 21 – 33.
53. Загородняя Ю. А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте - случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 43.
54. Загородняя Ю. А., Ковалев А. В. Современное состояние зоопланктона прибрежных вод Черного моря у берегов Крыма // Наук. записки Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біологія. – 2001. – № 3(14). Спец. вип.: Гідроекологія. – С. 131 – 132.
55. Загородняя Ю. А., Ковалев А. В., Островская Н. А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994 – 1995 гг. // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 17 – 22.
56. Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. Еремеев В. Н., Гаевская А. В., Шульман Г. Е., Загородняя Ю. А.; Институт биологии южных морей. – Севастополь, 2011. – Гл. 8. – С. 257 – 269.
57. Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Ред. Еремеев В. Н., Гаевская А. В. - Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2003. – С. 49 – 83.
58. Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Видовое разнообразие и сезонная динамика зоопланктона в прибрежной акватории Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования. (Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАНУ). – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 104 – 120.
59. Загородняя Ю. А., Мурина В. В. Зоопланктон Карадагского заповедника // Карадаг. История биология и археология. Сб. науч. тр., посвящ. 80-летию Карадаг. биол. станц. Симферополь: Сонат, 2001. – С. 143. – 153.
60. Загородняя Ю. А., Скрябин В. А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: МГИ НАН Украины, Севастополь, 1995. – С. 87 – 95.
61. Загородняя Ю. А., Темных А. В., Морякова В. К. Сезонные изменения голопланктона в прибрежной зоне Чёрного моря в 2002 г. // Морск. экол. журн. – 2007. – Т. 6, № 1 – С. 31 – 43.
62. Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма. Гл. 2. Разнообразие зоопланктона у Крымского побережья Черного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 49 – 80.

63. Заика В. Е., Ковалев А. В., Островская Н. А., Сергеева Н. Г., Мельников В. В. Тамойкин И. Ю. Иванова Н. И., Светличный Л. С. *Mnemiopsis mccradyi* Maer, 1900 – новый обитатель Черного моря // Гидробиол. Журн. – 1994. – Т. 30, №3 – С. 104 – 107.
64. Заика В. Е., Экология ноктилюки *Noctiluca Scintillans* (Macartney) в Чёрном Море // Морск. экол. журн. – Т. 4, № 4. – 2005. – С. 42 – 48.
65. Зернов С. А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя – Спб.: тип. Имп. АН. – 20, № 4 – 1904. – 16 с.
66. Зернов С. А. Отчет о командировке в северо-западную часть Чёрного моря для изучения фауны и для собирания коллекций для Зоологического музея Академии Наук, т. 13, 1908.
67. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Имп. АН. – 1913. – 32. №1. – С. 148 – 157.
68. Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н., Романов А. С., Игнатъева О. Г. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. – Севастополь: МГИ НАН Украины, 2006. – 90 с.
69. Камакин Андрей Михайлович. Особенности формирования популяции вселенца *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) (Ctenophora: lobata) в Каспийском море // Дис. ... канд. биол. наук, 03.00.32 : Астрахань, 2005, 218 с.
70. Караваев В.А. Материалы по фуне пелагических ракообразных черного моря // Зап. Киев. О-ва. Естествоиспытателей. – 1984. – Т.13, №1 – 2. – С. 35 – 62.
71. Ключарёв К. В. Материалы для количественной характеристики зоопланктона Черного моря у Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – Вып. 12. – С. 78 – 95.
72. Ковалев А. В. Сезонные изменения зоопланктона в Севастопольской бухте // Гидробиологический журнал – Т. 16, № 6. – 1980. – С. 9 – 13.
73. Ковалев А. В., Губанова А. Д. Многолетняя динамика планктона Севастопольской бухты // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. – Севастополь: МГИ НАНУ, 1995. – С. 96 – 99.
74. Ковалев А. В., Мельников В.В., Островская Н. А., Прусова И.Ю. Зоопланктон // Планктон Черного моря. – К.: Наук. Думка, 1993. – С. 157 – 159.
75. Ковалев А. В., Островская Н. А., Скрябин В. А., Загородняя Ю. А. Состояние зоопланктона как кормовой базы рыб в Черном море // Современное состояние ихтиофауны Черного моря. /Ред. Коновалов С. М. – Сб. науч. тр. – Севастополь: НАН Украины, 1996. – С. 131 – 152.
76. Ковалев А.В., Загородняя Ю.А., Островская Н.А. Исследования зоопланктона Чёрного моря в 1995 г. // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Чёрного моря. – Севастополь. – 1996. – С. 254 – 265.

77. Ковалева Т. М. Питание массовых веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *Pseudocalanus elongatus* Воеск. в Чёрном море // Экология моря – 1988. – Вып. 28. – С. 52 – 57.
78. Коваль Л. Г. Зоопланктон північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одес. Біол. Ст., АН УРСР – 1961. – вип. 3. – С. 27 – 44.
79. Коваль Л. Г. Зоо- и некрозоопланктон Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1984. – 127 с.
80. Кондратьев С. И. Особенности пространственного распределения растворенного кислорода в Севастопольской бухте в различные сезоны 2006 – 2007 гг. // Морск. гидрофиз. журн. – 2010. – №2. – С. 63 – 76.
81. Коноплёв Г. И. Зоопланктон Одеської затоки // Тр. Одеск. Держж. Унив., Биология, т. III, 1938.
82. Коноплёв Г. И. Сезоні зміни зоопланктону Одесської затоки // Тр. Одеск. Держж. Унив., Биология, т. II, 1937.
83. Косякина Е. Г. Количественное изучение зоопланктона Новороссийской бухты // Тр. Новороссийской биол. ст., Т. 2, вып. 3, 1940.
84. Косякина Е. Г. О фауне Copepoda Naupacticoida Новороссийской бухты // Тр. Новороссийской биол. ст., Т. 2, вып. 1, 1936.
85. Косякина Е. Г. Сезонная смена зоопланктона Новороссийской бухты // Тр. Новороссийской биол. ст., Т. 1, вып. 6, 1937.
86. Кричагин Н. Отчет о фаунистических исследованиях, произведенных летом 1873 г. по поручению Кмевского общества естествоиспытателей на восточных берегах Черного моря // Зап. Киев. О-ва естествоиспытателей, 1873. – Вып. 3, № 3. – С. 10 – 15.
87. Кусморская А. П. О зоопланктоне Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 177 – 214.
88. Кусморская А. П. Зоопланктон Черного моря и его выедание промысловыми рыбами // Труды Всес. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии – 1954. – 28. – С. 203 – 216.
89. Кусморская А. П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря // Тр. ВГБО АН СССР. – 1955. – 6. – С. 158 – 192.
90. Куфтаркова Е. А., Губанов В. И., Ковригина Н. П., Еремин И. Ю., Сеничева М. И. Экологическая оценка современного состояния вод в районе взаимодействия Севастопольской бухты с прилегающей частью моря // Морск. экол. журн. – Т. 5, № 1 – 2006. – С. 72 – 91.
91. Лазарева Л. П. К вопросу о сезонной динамике биомассы зоопланктона Черного моря в районе Карадага (по материалам 1953 – 1954 гг.) // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1957. – Вып. 14. – С. 127 – 134.
92. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

93. Лях А.М., Царин С.А., Лелеков С.Г., Темных А.В., Силаков М.И. Создание адаптивной экспертной системы для распространения таксономических знаний и таксономической идентификации на базе коллекционных материалов ИнБЮМ // Тез. докл. Международ. науч.-практ. конф. «Проблемы изучения и сохранения морского наследия» 2015 г., Министерство культуры Российской Федерации, ФГБУК «Музей Мирового океана» - 1-е изд. – Калининград: Издательский дом «РОС-ДОАФК», 2016. – С. 253 – 257.
94. Малятский С. М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря // Тр. Новоросс. биостанции им. Арнольди, т. II, вып. 3. – 1940.
95. Мельников В.В., Темных А.В. Кассетный планктометр // Тез. докл. XI Международ. научно-технической конф. МСОИ 2009, 26-27 ноября 2009, Москва. – Ч. 3. – С. 27 – 31.
96. Мечников И. И. Заметки о пелагической фауне Черного моря // Тр. I съезда русских естествоиспытателей и врачей. – Спб., 1868. – С. 268 – 270.
97. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. 1. Питание ноктилюки // Тр. Севаст. Биол. Ст. АН СССР. – 1954. – 8. – С. 320 – 340.
98. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. 2. Питание сагитты. // Тр. Севаст. Биол. Ст. АН СССР. – 1960. – 13. – С. 78 – 88.
99. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. 3. Пищевая потребность и суточные рационы *Aurelia aurita* // Биология и распределение планктона южных морей. – М. Наука. – 1967. – С. 124 – 137.
100. Никитин Н. Н. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море // Тр. Особ. зоол. лаб. и СБС. Сер. 2. – 1926. – № 9. – С. 93 – 140.
101. Никитин В. Н. Основные закономерности распределения жизни в Черном море // Тр. ИОАН СССР. – 1949. – №3. – С. 173 – 190.
102. Овсяный Е. И., Кемп Р. Б., Репетин Л. Н., Романов, А. С. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты в условиях антропогенного воздействия (по наблюдениям 1998-1999 гг.) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2000. – С. 79 – 103.
103. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: Свободноживущие беспозвоночные. Т. 2. Ракообразные / ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовский – Академия наук УССР; Институт биологии южных морей, 1969. – 270 с.
104. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: Свободноживущие беспозвоночные. Т. 1. Простейшие, губки, кишечнополостные, черви, щупальцевые / ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовский – Академия наук УССР; Институт биологии южных морей, 1968. – 228 с.
105. Основы биологической продуктивности Черного моря // Под общ. Ред. В.Н. Грезе. – Киев: Наук. Думка, 1979. – №1. – 392 с.

106. Остроумов А. А. Предварительный отчет об участии в Черноморской экспедиции 1891 г. // зап. Новоросс. О-ва естествоиспытателей. – 1891. – Т. 16. – С. 135 – 138.
107. Остроумов А. А. Поездка на Босфор, совершенная по пручению Академии Наук // Зап. Академии Наук, т. LXXII, прилож, № 8, 1893.
108. Остроумов А. А. Отчет о драгировках и планктонных уловах экспедиции «Селянина» // Изв. Академии Наук, т. V, № 1, 1896.
109. Павлова Е. В. Поглощение кислорода некоторыми планктонными рачками Севастопольской бухты // Тр. Севаст. Биол. Ст. АН СССР, 1961. – 14. – С. 70 – 91.
110. Павлова Е. В. Поглощение пищи и превращение энергии популяциями кладоцер в Черном море // Структура и динамика водных сообществ и популяций. – Киев, 1967. – С. 66 – 85.
111. Патент RU 2541453 C1 Устройство для сбора количественных проб зоо- и ихтиопланктона / Мельников В.В. (RU), Темных А.В. (RU) заявл.: 2014149882/93, 29.10.2014 опубл. 10.02.2015 Бюл. № 4.
112. Патент 91144 UA, МПК A01K 71/10 Пристрій для сбирання кількісних проб зоо- та іхтіопланктону / Мелніков В.В. (UA), Темних А.В. (UA), заявник Мелніков В.В. (UA), Темних А.В. (UA). – заявл. 23.12.2008; опубл. 25.06.2010, Бюл. № 12.
113. Патент 70081 U UA, МПК A61K 61/00 Способ оперативного комплексного исследования морских планктонных сообществ/ Токарев Ю.Н. (UA), Мельников В.В. (UA), Василенко В.И. (UA), Жук В.Ф. (UA), Темных А.В. (UA); заявитель Институт биологии южных морей НАН Украины им А.О. Ковалевского НАН Украины (UA). – заявл. 18.11.2011; опубл. 25.05.2012; Бюлл. №10.
114. Переяславцева С. М. Дополнение к фауне Черного моря // Тр. Харьк. Об-ва естествоисп. Т. 25. – 1890/1891. – С. 235 – 274.
115. Петипа Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. // ДАН СССР. – 1958. – Т. 120, №. 4. – С. 896 – 899.
116. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Труды Севастопольской биологической станции. – 9. – 1957. – С. 39 – 58.
117. Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. // Тр. Севаст. Биол. Ст. АН СССР, 1959. – 11. – С. 72 – 100.
118. Петипа Т. С. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz в Черном море // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР. – 1959. – Т. 12. – С. 130 – 152.
119. Петипа Т. С. Суточное выедание фитопланктона в Черном море веслоногим рачком *Calanus helgolandicus* (Claus) // Зоол. журн. – 1965. – 44, вып. 6. – С. 844 – 854.

- 120.Петипа Т. С. Суточный ритм из расхода и накопления жира у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море // ДАН СССР, 1964. – 156, № 6. – С. 440 – 443.
- 121.Петипа Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море // Тр. Севаст. биол. ст. – 1963. – 16. – С. 119 – 137.
- 122.Пионтковский С. А. Многомасштабная изменчивость мезопланктонных полей океана. – Севастополь: ЭКОСИ- Гидрофизика, 2005. – 194 с.
- 123.Пионтковский С. А., Серегин С. А. Поведение копепод. – Севастополь: ЭКОСИ - Гидрофизика, 2006. – 148 с.
- 124.Полищук Л. Н. Вертикальное микрораспределение массовых форм зоопланктона у поверхности южных морей СССР // автореф. дис. канд. биол. наук : 03.00.17 / Севастополь: ИНБЮМ НАНУ. – 1972. – 27 с.
- 125.Полищук Л. Н. "Красный прилив" в Черном море, вызванный *Noctiluca miliaris* Suriray / Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского АН УССР. Одес. отд. – Одесса, 1988. – 30с.
- 126.Полонский А. Б., Торбинский А. В., Башарин Д. В. Влияние Северо-Атлантического колебания, Эль-Ниньо-Южного колебания и Индоокеанского диполя на пространственно-временную изменчивость приземной температуры воздуха и атмосферного давления Средиземноморско-Черноморского региона // Вісник Одеського державного екологічного університету. – 2008. – № 6. – С. 181 – 197.
- 127.Полонский А. Б., Ловенкова Е. А. О климатических характеристиках полей температуры и солености в глубоководных слоях Черного моря // Морск. экол. журн. – 2003. – № 4. – С. 47 – 57.
- 128.Радкевич В. А. Экология. – Минск, 1977. – 292 с.
- 129.Репетин Л. Н., Белокопытов В. Н., Липченко М. М. Ветры и волнение в прибрежной зоне юго-западной части Крыма // Безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексные исследования ресурсов шельфа. Севастополь. – 2003. – 9. – С. 13 – 28.
- 130.Репетин Л. Н., Гордина А. Д., Павлова Е. В., Романов А. С., Овсяный Е. И. Влияние океанографических факторов на экологическое состояние Севастопольской бухты (Черное море) // Морской гидрофизический журнал. – 2003. – 2. – С. 66 – 80.
- 131.Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Минск: Белгосуниверситет, 1973. – 320 с.
- 132.Рубинштейн Д. А. Непериодические миграции планктонных организмов в Одесском заливе // Русск. зоол. Журн., т. 6, кн. 1, 1926.
- 133.Сажина Л. И. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических Copepoda Черного моря // Гидробиол. журн. – 1968 – т.4, № 3. – С. 69–72.

- 134.Сажина Л. И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. – Киев, Наук. думка, 1987. – 156 с.
- 135.Сажина Л. И., Делало Е. П. Распределение и количественное развитие зоопланктона в Черном море // Грезе В. Н. Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. – М.: Наука, 1968. – С. 55 – 60.
- 136.Селифонова Ж. П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida) в зоопланктоне портов северо-восточного шельфа Черного моря // Биол. внутренних вод. – 2009. – 1. – С. 33 – 35.
- 137.Сергеева Н. Г., Заика В. Е., Михайлова Т. В. Питание гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в условиях Черного моря // Экология моря, 35. – 1990. – С. 18–22.
- 138.Силаков М. И., Темных А. В. Банк знаний «Биоразнообразие южных морей» // Тез. докл. 5ой Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем (25 - 27 сент. 2007 г) «Понт Эвксинский V»: – Севастополь, 2007. – С. 80 – 81.
- 139.Силаков М. И., Темных А. В. Пространственное распределение *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid and Swezy, 1921 в шельфовой зоне юго-западной части Крыма (Черное море) в 2014 г. // Тез. докл. II научно-практ. Молодежн. конференции «Экобиологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление биологическими ресурсами». Севастополь: ООО «НЦП ЭКОСИ-Гидрофизика», 2015. – С. 157 – 160.
- 140.Совинский В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоо-географической провинции // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. – 1904. – Т. 18. С. 1 – 497.
- 141.Темных А. В. Результаты мониторинга Севастопольской бухты по материалам 2003 и 2005 гг. // Тез. докл. Ecological Studies, Hazards, Solution, 2006, Vol. 11. – Р. 100 – 101.
- 142.Темных А. В., Губанова А. Д., Хворов С. А. Таксономический состав и сезонная динамика сообщества мезозоопланктона Севастопольской бухты в 2003 году. Современные технологии мониторинга и освоение природных ресурсов южных морей России // // Тез. докл. Межд. семинара Ростов-на-Дону: изд-во ООО «ЦВВР», 2005. – С. 146 – 147.
- 143.Темных А. В., Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Пространственная изменчивость сезонной динамики зоопланктона в прибрежных водах юго-западного Крыма (по материалам 2002 - 2003 гг.) // Экология моря – 2008. – Вып. 75. – С. 23 – 30.
- 144.Темных А. В., Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Сравнительный анализ сезонной динамики голопланктона на шельфе Крыма в 2002 и 2003 гг. Проблемы биологической океанографии XXI века // Междунар. Научн. конференция, посвященная 135-летию ИнБЮМ (19 – 21 сентября 2006 г.). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С. 42.

145. Темных А., Силаков М., Мельников В. Экспресс-анализ планктонного сообщества в районе филофорного поля Зернова по результатам 68 рейса НИС «Профессор Водяницкий» // Тез. докл. 7-ой междунар. Науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем, «Pontus Euxinus 2011» – Севастополь, 2011. – С. 234 – 235.

146. Темных А. В., Мельников В. В. Некоторые аспекты долгопериодной изменчивости условий существования зоопланктона Черного моря. // Тез. докл. междунар. конф. «Современные проблемы рационального природопользования в прибрежных морских акваториях Украины», Севастополь – 2007. – С. 118 – 199.

147. Темных А. В., Токарев Ю. Н., Мельников В. В., Загородняя Ю. А. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических *Sopropoda* в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // Морск. экол. журн. – Т. 11, № 2 – 2012. – С. 75 – 84.

148. Темных А., Силаков М. Пространственное распределение *Noctiluca scintillans* в Чёрном море в летнее время // Тез. докл. VIII Междунар. научно-практ. конф. молодых учёных «ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ – 2013» по проблемам водных экосистем – Севастополь. – 2013. – С. 143 – 144.

149. Темных А. В., Силаков М. И. Состояние зоопланктона в открытом побережье Севастополя (Черное море) в 2009 – 2011 гг. // Тез. докл. «Экологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление прибрежной зоной» Под ред. С. И. Рубцовой – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – С. 194 – 196.

150. Темных А. В., Силаков М. И., Серикова И. М., Жук В. Ф., Белогунова Ю. Б. Применение биолюминесценции в океанографических исследованиях // Материалы молодежной научной конференции «Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования» – Севастополь, 2016. – С. 501 – 505.

151. Титов В. Б. Влияние многолетней изменчивости климатических условий на гидрологическую структуру и межгодовые обновления холодного промежуточного слоя в Черном море. // Океанология. – 2003. – №2. – С. 176 – 184.

152. Токарев Ю. Н., Мельников В. В., Белокопытов В. Н., Темных А. В., Бурмистрова Н. В. Некоторые аспекты формирования синоптической изменчивости биолюминесцентных полей и скоплений планктона в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 69 – 79.

153. Троценко О. А., Еремин И. Ю., Субботин А. А. и др. Термохалинная структура вод на взморье Севастополя и ее влияние на основные параметры мидийной фермы // Экологическая безопасность шельфовой зоны и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – Вып. 15. – С. 110-119.

154. Ухтомский С. М. Візначник Calanoida і Cіclopoіda Чорного моря // Тр. Карадагск. биол. ст. – Вып. 6. – 1940.

- 155.Федорина А. И. К вопросу прогнозирования кормовой базы планктоноядных рыб Черного моря // Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. Рыб. Хоз-ва и океанографии, 1968, вып. 27 – С. 85 – 90.
- 156.Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. – 1995. Т.21, №5 – С. 315 – 320.
- 157.Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Новый вселенец в Черное море - гребневик *Beroe ovata* Brunguiere // Экология моря – 2000. – Вып. 50. – С. 21 – 25.
- 158.Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е., Губарева Е. С., Бат Л., Кидейс А. Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidy* // Морск. экол. журн. – 2005. – 4 (1).– С. 75 – 83.
- 159.Флинт М. В. Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны в связи со структурой поля кислорода // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука. – 1989. – С 187– 213.
- 160.Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О. Г. Особенности питания разноразмерных особей мнемииопсиса в Черном море // Океанология. – 1991. – 31(3). – С.442-446.
- 161.Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О. Г., Лукашева Т.А. Чем питается гребневик мнемииопсис в прибрежных водах Черного моря ? // Океанология. – 1992. – 32(4). – С.724-729.
- 162.Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О. Г., Лукашева Т.А. Уровень потребления личинок рыб гребневиком мнемииопсисом в прибрежье Черного моря // Океанология – 1993. – 33(6) – С.895-899.
- 163.Чернявский В. Л. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта // Тр. 1 – го съезда естествоиспытателей и врачей. – Спб, 1867 – 1868. – С. 271 – 273.
- 164.Шадрин Н. В., Павлова Е. В. Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу – Севастополь: Аквавита. – 1999. – С. 159 – 167.
- 165.Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В. и др. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 18 – 30.
- 166.Яшнов В.А. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО. 1934. 40 с.
- 167.Яшнов В.А. Инструкция по сбору планктона и обработке его в полевых условиях. М.: ВНИРО. 1939. С. 1–22.
- 168.Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F. etal. Reorganisation of the North Atlantic marine copepod biodiversity and climate // Science – 2002. – 296. – P. 1192 – 1194.
- 169.Belmonte G., Mazzocchi M.G., Prusova I.Yu., Shadrin N.V. *Acartia tonsa* a species new for the Black Sea fauna// Hydrobiologia – 1994. – 292/293. – P. 9 – 15.

170. Belokopytov V. On hydrometeorological conditions of Cold Intermediate Water renewal in northern part of the Black Sea. // Abst. of symposium on scientific results of NATO TU-Black Sea project – 1997 – P. 15 – 16.

171. Belokopytov V. Long-Term Variability of Cold Intermediate Layer Renewal Conditions in the Black Sea. // Ivanov L and Oguz T (eds) NATO TU-Black Sea Project Ecosystem Modelling as a Management Tool. NATO ASI ser. Kluwer Acad Publ, Dordrecht. – 1998. – P. 47 – 52.

172. Bethoux J. P., Gentili B., Raunet J., Tailliez D. Warming trend in the Western Mediterranean deep water // Nature – 1990. – 347. – P. 660 – 662.

173. Carlton JT (1987) Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean // Bulletin of Marine Science – 41. – P. 452 – 465.

174. Chavez F. P., Ryan J., Lluch-Cota E., Niquen M.. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean // Science. – 2003. – 299. – P. 217 – 221.

175. Chiba S., Tadokoro K., Sugikasi H. Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific // Global Change Biol. – 2006. – 12. – P. 907 – 920.

176. Clarke K. R., Warwick R. M. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 1st edition: Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK, 144pp. 2nd edition: PRIMER-E, Plymouth, UK. – 2001. – 172 p.

177. Cordell J. R., Bollens S.M., Draheim R., Systema M. Asian copepods on the move: recent invasions in the Columbia–Snake River system, USA // ICES Journal of Marine Science – 2008. – 65. – P. 753 – 758.

178. Cordell J. R., Lawrence D. J., Ferm N. C., Tear L. M., Smith S. S., Herwig R. P. Factors influencing densities of non-indigenous species in the ballast water of ships arriving at ports in Puget Sound, Washington, United States // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems – 2009. – 19. – P. 322 – 343.

179. Daskalov G. M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. – 225. – 53 – 63.

180. Dippner J. W., Ottersen G. Cod and climate variability in the Barents Sea // Climate Res. – 2001. – 17. – P. 73–82.

181. Dippner J., Kroncke I. Forecast of climate-induced change in macrozoobenthos in the southern North Sea in spring // Climate Res. – 2003. – 25. – P. 179 – 182.

182. Durant J., Anker-Nielsen T., Hjermann D., Stenseth N. C. Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population // Ecol Lett. – 2004. – 7. – P. 388 – 394.

183. Edwards M., Beaugrand G., Reid C., Rowden A., Jones M. Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea // Marine Ecology Progress Series. – 2002. – 239. – P. 1 – 10.

184. Edwards M., Richardson A. J. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // *Nature*. – 2004. – 430. – P. 881 – 884.
185. Erkan F., Gucu A. C., Zagorodnyaya J. The Diel Vertical Distribution of Zooplankton in the Southeast Black Sea // *Turk. J. Zool.* – 2000. – Vol. 24. – P. 417 – 427.
186. Ferrari F. D. *Oithona wellershausi*, new species, and *O. spinulosa* Lindberg, 1950 (Copepoda: Cyclopoida: Oithonidae) from the mouth of the Pearl River, China // *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 94 – 1981. – P. 1244 – 1257.
187. Ferrari F. D., Orsi J. *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda, Oithonidae) from the Sacramento San-Joaquin Estuary, California // *Journal of Crustacean Biology* – 1984. – 4. – P. 106 – 126.
188. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // *J. Plankton Res.* – 2003. – 25, № 5. – P. 539 – 549.
189. Foxon, G. E. H. Notes on the natural history of certain sand-dwelling Cumacea // *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10 (17). – 1936. – P. 377 – 393.
190. Fraser F. C. 1936. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*) // *Discovery Report* – 14. – P. 1–192.
191. Fromentin J. M., Planque B. *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus* // *Marine Ecology Progress Series*. – 1996. – 134. – P. 111 – 118.
192. Gamble J. C. Copepod grazing a declining spring phytoplankton bloom in the Northern north sea // *Mar. Biol.* – 1978. – 49. – P. 303 – 315.
193. Grindley I. R. Effect of low salinity water on the vertical migration of estuarine plankton // *Nature* – 1964. – 203. – P. 781–782.
194. Grishin A., Daskalov G., Shlyakhov V., Mihneva V. Influence of gelatinous zooplankton on fish stocks In the black sea: analysis of biological time-series // *Marine Ecology Journal* – 2007. – № 2, T. VI. – P. 5 – 24.
195. Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // *Aquatic Invasions* – 2007. – 2. – P. 407 – 410.
196. Gucu A. C. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? // *Estuar Coast Shelf Sci.* – 2002. – 54. – P. 439 – 451.
197. Hallet T. B., Coulson T., Pilkington J. G., Clutton-Brock T. H., Pemberton J. M., Grenfell B. T. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather // *Nature*. – 2004. – 430. – P. 71 – 75.

198. Hardy A. C. Some problems of pelagic life // S.M. Marshall (Ed.). *Essays in Marine Biology. Being the Richard Elmhirst Memorial Lectures.* Oliver and Boyd, Edinburgh and London. –1953. – P. 101–121.
199. Hays G. C., Richardson A. J., Robinson C. Climate change and marine plankton // *Trends Ecol Evol.* – 2005. – 20. – P. 337 – 344.
200. Hill A. E. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents // *Marine Biology* – 1991. – III. – P. 485–492.
201. Hill A. E. The kinematical principles governing horizontal transport induced by vertical migration in tidal flows // *Journal of Marine Biology Association UK* – 1995. – 75. – P. 3 – 13.
202. Hill A. E. Diel vertical migration in stratified tidal flows: Implications for plankton dispersal // *Journal of Marine Research* – 1998. – 56. – P. 1069 –1096.
203. Hirakawa K. New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithonidae) from southern Chile // *Bulletin of Marine Science* – 1988. – 42. – P. 337 – 339.
204. Hooff R. C., Bollens S. M. Functional response and potential predatory impact of *Tortanus dextrilobatus*, a carnivorous copepod recently introduced to the San Francisco Estuary // *Marine Ecology Progress Series* – 2004 – 277. – P. 167 – 179.
205. Humes A.G., Gooding R.U. A method for studying the external anatomy of copepods // *Crustaceana* – 1964. – 6. – P. 238 – 240.
206. Huntley M. Nonselective? Non saturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea // *Limnol. Oceanogr.* – 1981. – 26. – P. 813 – 842.
207. Hurrell J. W. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperature and precipitation // *Science.* – 1995. – 269. – P. 676 – 679.
208. Hurrell J., van Loon H. Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation // *Clim Change.* – 1997. – 36. – P. 301 – 326.
209. Hurrell J.W., Kushnir G., Ottersen G., Visbeck M. An overview of the North Atlantic Oscillation // *The North Atlantic Oscillation: Climate Significance and Environmental Impact*, Hurrell J.W., Kushnir G., Ottersen G., Visbeck M. eds. *Geophysical Monograph 134*, American Geophysical Union, Washington D.C. – 2003. – 345 p.
210. Jansson, B. O. and Källander C. On the diurnal activity of some littoral peracaride crustaceans in the Baltic Sea. // *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1968. – 2. – P. 24 – 36.
211. Kasyan V.V. Holoplankton of ship ballast waters in the port of Vladivostok // *Russian Journal of Marine Biology* – 2010. – 36. – P. 167 – 175.
212. Kideys A. E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*, 2002. – 297. – P. 1482 – 1484.
213. Kimmerer W. J. and McKinnon A. D. Zooplankton in a marine bay. II. Vertical migration to a

maintain horizontal distributions // *Marine Ecology Progress Series* – 1987. – 41. – P. 53 – 60.

214. Kimmerer W. J., Burau J. R. and Bennett W. A. Tidally oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary // *Limnology and Oceanography* – 1998. – 43. – P. 1697 – 1709.

215. Kiørboe T. Population regulation and role of mesozooplankton in shaping pelagic food webs // *Hydrobiologia*. – 1998. – 363. – P. 13 – 27.

216. Konsulov A., Kamburska L. Black Sea zooplankton structural dynamic off the Bulgarian Black Sea coast during 1991-1995 // Ivanov L, Oguz T (eds) NATO TU Black Sea Assessment Workshop. Proc Symp on Scientific Results Kluwer Acad Publ. – 1998. – P. 281 – 292.

217. Kovalev A. V., Gubanova A. E., Kideys, Melnikov V. V., Niermann U., Ostrovskaya N. A., Prusova I. Yu., Skryabin V. A., Uysal Z., Zagorodnyaya Ju. A. Long-term changes in the biomass and composition of fodder zooplankton in coastal regions of the Black Sea during the period 1957 – 1996 // Eds L. Ivanov, T. Oguz NATO TU Black Sea Assessment Workshop: NATO TU-Black Sea Project: Symposium on Scientific Results, Vol. 1, Kluwer Academic Publishers. – 1998. – P. 209 – 220.

218. Kovalev A. V., Besiktepe S., Zagorodnyaya Yu. A., Kideys A. E. Mediterraneanization of the Black Sea zooplankton is continuing // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea (Series 2: Environmental Security – Vol. 47)* – Kluwer Acad. Publ., 1998. – Vol. 1. – P. 199 – 208.

219. Kovalev A., Altukhov D., Niermann U., Melnikov V., Uysal Z., Kideys A.E., Senichkina L. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors // NATO-TU Black Sea Assessment Workshop. – 1997, – P. 103 – 106.

220. Kovalev A., Gubanova A., Kideys A., Melnikov V., Niermann U., Ostrovskaya N., Prusova I., Skryabin V., Uysal Z., Zagorodnyaya Ju. Long-term changes in the biomass and composition of fodder zooplankton in coastal regions of the Black Sea during the period 1957 – 1996 // *Proceedings of the Symposium on the Scientific Results of the NATO TU-Black Sea Project, Ukraine, June 15 – 19, 1997.* – P. 106 – 113.

221. Kovalev A.V., Piontkovski S. A. Interannual changes of the Black Sea gelatinous zooplankton // *Journ. Plankton Res.* – 1998. – 20, 7. – P. 1377 – 1385.

222. Kovalev A. V., Niermann U., Melnikov V.V., Belokopytov V., Uysal Z., Kideys A.E., Unsal M., Altukhov D. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors // Ivanov L, Oguz T (eds) NATO TU Black Sea Assessment Workshop. Proc Symp on Scientific Results Kluwer Acad Publ. – 1998. – P. 221 – 234.

223. Kovalev A.V., Skryabin V.A., Zagorodnyaya Yu.A., Bingel F., Kideys A.E., Niermann U., Uysal Z. 1999. The Black Sea Zooplankton: composition Spatial / Temporal distribution and history of investigations // *Turkish Journal of Zoology.* – V. 23, № 2. – P. 195 – 209.

224. Lawrence D. J., Cordell J. R. Relative contributions of domestic and foreign sourced ballast water to propagule pressure in Puget Sound, Washington, USA // *Biological Conservation* – 2010. – 143. – P. 700 – 709.
225. Lee J. H., Chae J., Kim W-R., Jung S. W., Kim J. M. Seasonal variation of phytoplankton and zooplankton communities in the coastal waters of Tongyeong in Korea // *Ocean and Polar Research* – 2001. – 23. – P. 245 – 253.
226. Levitus S., Antonov J., Boyer T., Stephens C. Warming of the World Ocean // *Science* – 2000. – Vol. 287, 5461. – P. 2225 – 2229.
227. Mackenzie B., Schiedek D. Daily Ocean monitoring since the 1860s shows record warming of northern European seas // *Global Change Biol.* – 2007. – 13. – P. 1348 – 1367.
228. Mackintosh N.A. The seasonal circulation of the Antarctic macroplankton // *Discovery Report* – 1937. – 16. – P. 365 – 412.
229. Mankovsky V.I., Vladimirov V.L., Afonin E.I., Mishonov A.V., Solovev M.V., Anninskiy B.E., Georgieva L.V., Yunev O.A. Long-term variability of the Black Sea water transparency and reasons for its strong decrease in the late 1980s and early 1990s. MHI and IBSS Sevastopol, 1990. – 32 p.
230. Marshall J., Kushnir Y., Battisti D., Chang P., Hurrell J. McCartney M., Visbeck M. A North Atlantic climate variability: phenomena, impact, and mechanisms // *Int. J. Climatol.* – 1997. – 21, № 15. – P. 1863 – 1898.
231. Mee I. D. The Black Sea in crisis: A need for concerted international action // *Ambio.* – 1992. – 21. – P. 278 – 286.
232. Mikaelyan A. S. Long-term variability of phytoplankton communities in open Black Sea in relation to environmental changes, in: E. Ozsoy and A. Mikaelyan (eds.) // *Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers.* – 1997. – P. 105 – 116.
233. Mills C. Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems // *ICES J. Mar. Sci.* – 1995. – 52. – P. 575–581.
234. Molinero J. C., Ibanez F., Buecher E., Souissi S., Nival P. North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability // *Limnol. Oceanogr.* – 2005. – 50. – P. 1213 – 1220.
235. Molinero J.C., Sommer U., Casini M., Dulcic J., Edwards M., Grbec B., Lehmann A., Licandro P., Melnikov V., Morovic M., Sommer F., Temnykh A. Climate-plankton-fish interactions across semi-enclosed European Shelf Seas. What we can learn from meta-analysis? // *Absrt. of 5th World Fisheries Congress: (Oct. 20 – 24, 2008, Yokogama, Japan).* – Yokogama, 2008.
236. Molinero, J. C. ; Casini, M.; Conversi, A. ; Dulcic, J.; Edwards, M.; Grbec, B.; Licandro, P.; Morovic, M.; Ibanez, F.; Melnikov, V.; Sommer, U.; Temnykh, A. Assessing climate forcing on

pelagic ecosystems across European Shelf Seas: a synthesis through meta-analysis // Absrt. of ASLO Aquatic Sciences Meeting, Nice, France. – 2009.

237. Moron V., Vautard R., and Ghil M. Trends, interdecadal and interannual oscillations in global sea-surface temperature // *Clim. Din.*, 14. – 1998. – P. 545– 569.

238. Mutlu, E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II: *Mnemiopsis leidyi* // *Marine Biology*. – 1999. – 135. – P. 603 – 613.

239. Multu E. Diel vertical migration of *Sagitta setosa* as inferred acoustically in the Black Sea // *Mar. Biol.* – 2006. – 149 (3). – P. 573 – 584.

240. Nelson Th. C. On the occurrence and food habitat of ctenophores in New Jersey Island coastal waters // *Biol. Bull.* – 1925. – V.48. – P. 92 – 111.

241. Niermann U., Kideys A., Kovalev A., Melnikov V., Belokopytov V. Long-term fluctuation of the zooplankton of the open Black Sea in comparison to other regions of the world // *Environmental degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies*. – Netherlands. Kluwer: Acad. Publ. 1998, – P. 40 – 42.

242. Niermann U., Kideys A., Kovalev A., Melnikov V., Belokopytov V. Fluctuations of pelagic species of the open Black Sea during 1980 – 1995 and possible teleconnections // *Environmental degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies*. Kluwer Acad Publ, Netherlands. – 1999. – P. 147 – 173.

243. Nishida S., Tanaka O., Omori M. Cyclopoid copepods of the family Oithonidae in Suruga Bay and adjacent waters // *Bulletin of Plankton Society of Japan* – 1977. – 24. – P. 120 – 157.

244. Nishida S., Ferrari F.D. Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht and *O. aruensis* Früchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg // *Bulletin of the Plankton Society of Japan* – 1983. – 30. – P. 71 – 80.

245. Nishida S. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans // *Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo* – 1985. – No. 20. – P. 1 – 167.

246. Ohtsuka S., Otani M., Soh H.Y., Kim M., Lee W., Huang C., Kimmerer W.J., Shimono T., Hanyuda T., Kawai H., Ueda H., Yamaguchi Y. Relationships between presence or absence of non-indigenous copepods and ballast water at some international ports of Japan // *Bulletin of the Plankton Society of Japan* – 2008. – 55. – P. 115 – 126.

247. Oguz T., Dippner J. W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // *Journal of Marine Systems* – 2006. – 60. – P. 235 – 254.

248. Oguz T. Black Sea Ecosystem Response to Climatic Teleconnections // *Oceanogr.* – 2005. – V, № 18 (2). – P. 24 – 133.

249. Ommaney F. D. *Rhincalanus gigas* (Brady) a Copepod of the southern macroplankton // Discovery Report – 1936. – 13. – P. 277–384.
250. Orui-Sakaguchi S., Ueda H., Ohtsuka S., Soh H. Y., Yoon Y. H. Zoogeography of planktonic brackish-water calanoid copepods in western Japan with comparison with neighboring Korean fauna // Plankton and Benthos Research – 2011 – 6. – P. 18 – 25.
251. Ottersen G., Planque A., Belgrano E., Post C., Reid N., Stenseth P. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation // *Oecologia* – 2001. – 128. – P. 1 – 14.
252. Ottersen G., Stenseth G. Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – 46. – P. 1774 – 1778.
253. Ozsoy E. Sensitivity to global change in temperature Euro-Asian Seas (The Mediterranean, Black Sea and Caspian Sea): a review // Malanotte-Rizzoli, P., Eremeev, V. (Eds). *The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems*. NATO Sci. Partnership. Sub-ser., 2, Vol. 51, Kluwer Academic Publishers. – 1999. – P. 281 – 300.
254. Oguz T., Öztürk B. Mechanisms impeding natural Mediterraneanization process of Black Sea fauna // *Journal of Black Sea/Mediterranean Environment* – 2011. – 17. – P. 234 – 253.
255. Paffenhofer G. A. Calanoid copepod feeding: grazing, on small and large particles // *Trophic interactions within aquatic ecosystems AAAS selected symposium*. – 1984. – 85. – P. 75 – 95.
256. Parsons L., Lear W. Climate variability and marine ecosystem impacts: a North Atlantic perspective // *Progress in Oceanography*, 49. – 2001. – P. 167-188.
257. Peres J.-M., Laborde P., Romano J.-Cl., Souza-Lima Y. Eau rouge a Noctiluca sur la cote de Provence en juin 1984 // *Ann. Inst. Oceanogr.* – 1986. – 62, № 1. – P. 85 – 116.
258. Peterson W. T., Schwing F. B. A new climate regime in northeast Pacific ecosystems // *Geophys. Res. Lett.* – 2003. – 30, № 17. – P. 1896.
259. Planque B., Taylor A. N. Long-term changes in zooplankton and the climate of the North Atlantic // *ICES J. Mar. Sci.* – 1998. – V. 55. – P. 644 – 654.
260. Polyakov, I. V., Bhatt U. S., Simmons H. L., Walsh D., Walsh J. E., Zhang X. Multidecadal variability of North Atlantic temperature and salinity during the Twentieth Century // *Journal of Climate* – 2005. – 18 (21). – P. 4562 – 4581.
261. Preston, F. W. The commonness and rarity of species // *Ecology* – 1948. – 29 – P. 254 – 283.
262. Reid P. C., Borges, M. F., Svendsen E. A regime-shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery // *Fisheries Research* – 2001. – 50. – P. 163 – 171.
263. Robertson A. I. and Howard R. K. Diel trophic interactions between vertically-migrating zooplankton and their fish predators in an eelgrass community // *Marine Biology* – 1978. – Vol. 48, № 3 – P. 207– 213.
264. Selifonova Zh. P., Shmeleva A. A., Kideys A. E. Study of copepod species from the western

Black Sea in the Cruise r/v 'Knorr' during May-June 2001 // Acta Zoologica Bulgarica – 2008. – 60. – P. 305 – 309.

265.Selifonova J. P. Ships' ballast as a primary factor for 'Mediterranization' of pelagic copepod fauna (Copepoda) in the Northeastern Black Sea // Acta Zoologica Bulgarica – 2011. – 63. – P. 77– 83.

266.Shadrin, N. V., Popova E. V., Variability of *Acartia clausi* in the Black Sea // Hydrobiologia – 1994. – 292/293 – P. 179-184.

267.Sainte-Marie B. and Lamarche G. The diets of six species of the carrion-feeding lysianassid amphipod genus *Anonyx* and their relation with morphology and swimming behavior // Sarsia – 1985. – 70. – P. 119 – 126.

268.Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography – 2003. – 48. – P. 1304 – 1311.

269.Send, U., Font J., Krahnemann G., Millot C., Rhein M. Tinyore J.. Recent advances in observing the physical oceanography of the western Mediterranean Sea // Prog. Oceanogr. – 1999. – 44. – P. 37 – 64.

270.Sewell S. The free-swimming planktonic Copepoda. Geographical distribution. John Murray expedition 1933–1934 // Science Report – 1948. – 8. – P. 317 – 592.

271.Shiganova T. A. Invasion of the Black Sea by ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure // Fish. Oceanogr. – 1998. – 7. – P. 305 – 310.

272.Shiganova T. A., Bulgakova Yu. V., Volovik S. P., Mirzoyan Z. A., Dudkin S. I. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeaster Black Sea // Hydrobiologia – 2001. – 451. – P. 187 – 197.

273.Shiganova T. A., Mirzoyan Z. A., Studenikina E. A., Volovik S. P., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E. D., Skirta A. Y. and Dumont. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin // J. Marine Biology – 2001. – 139. – P. 431 – 445.

274.Skolka M, Preda C Alien invasive species at the Romanian Black Sea coast – Present and perspectives // Travaux du Museum National d'Historie Naturelle "Grigore Antipa" – 2010. – 53. – P. 443 – 467.

275.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. – Vol. 7, 3. – P. 425 – 431.

276.Temnykh A., Melnikov V. A New Cassete Planktonometer // Abstr. of ICES CM 2009/I – P. 164.

277. Temnykh A., Silakov M. Synergetic effect of climate change, anthropogenic eutrophication and invaders on plankton community of the Black Sea // Abstr. of 3rd International Symposium Effects of Climate Change on the World's Oceans, March 21–27, 2015a, Santos, Brazil – P. 255.

278. Temnykh A., Silakov M. Seasonal cycles of mesoplankton in different climatic periods in the open coastal waters near Crimea (Black sea) // Abstr. of 3rd International Symposium Effects of Climate Change on the World's Oceans, March 21–27, 2015b, Santos, Brazil – P. 224.

279. Temnykh A. V., Tokarev Y. N., Melnikov V. V., Belokopytov V. N., Burmistrova N. V., Mashukova O. V. Some aspects of climatic variability on the formation of zooplankton accumulations in the Black Sea // Abstr. of 42nd European Marine Biology Symposium – Kiel, Germany, 2007a. – P. 253.

280. Temnykh A., Melnikov V., Zagorodnyaya Yu. The Variability of the Black Sea Zooplankton as a Derivative of Long Term Dynamics in the Water Hydrological Structure // Abstr. of 4th Int Zooplankt Prod Symp. Human and Climate Forcing of Zooplankton Populations, Hiroshima. – 2007b. – P. 212.

281. Temnykh A. V., Melnikov V. V., Belokopytov V. N., Zagorodnyaya Yu. A. Climatic influence on the changes habit for zooplankton in the Black Sea // Journal of Biology BDUU. – 2007c. – V. 2. – ISSN 1646-0111. – P. 271.

282. Temnykh A. V., Tokarev Y. N., Melnikov V. V. The Black Sea zooplankton-climate connection: a multi-scale approach and new methods // Abstr. of Intern. Symp. – Sendai, Japan. – 2010. – P. 91.

283. Temnykh A., Melnikov V. V., Zagorodnyaya Y. A. Long-term changes of zooplankton in the coastal waters of the North-Eastern Black Sea // Abstr. of 43rd Intern. Symp. Climate Change impacts on South-European coastal ecosystems: Estuarine and Coastal Sciences Association – Lisbon, 2008. – P. 34.

284. Temnykh A., Melnikov V.V., Silakov M. Effects of long-term climate variability on the mesoplankton community structure in the Black Sea coastal areas // Abstr. of 5th Intern. Zooplank. Prod. Symp. Population Connections, Community Dynamics, and Climate Variability – Pucon, Chile. – 2011a. – P. 155.

285. Temnykh A., Melnikov V.V., Silakov M. Regional differences in water temperature impact on coastal mesoplankton communities // Abstr. of 5th Intern. Zooplank. Prod. Symp. Population Connections, Community Dynamics, and Climate Variability – Pucon, Chile. – 2011b. – P. 155.

286. Temnykh A., Melnikov V. and Silakov M. One more guilty player in the dramatic changes in the plankton of the Black Sea – *Acartia clausi* // Abstr. of 5th Intern. Zooplank. Prod. Symp. Population Connections, Community Dynamics, and Climate Variability: – Pucon, Chile. – 2011c. – P. 173.

287. Temnykh A., Melnikov V., Tokarev Y. and Silakov M. State of plankton community of the Zernov's Phyllophora Field (Black Sea) in 2010-2011 // Abstr. of 2nd Intern. Symp. Effects of Climate Change on the World's Oceans – Yeosu, Korea. – 2012. – P. 245.

288. Tokarev Y. N., Melnikov V. V., Temnykh A. V. Effect of climate changes on the aquatic ecosystem of the Black Sea: from planktonic communities to fish recruitment // Abstr. of Intern. Symp. Effects of Climate Change on the World's Oceans, Gijon, Spain. – 2008a. – P. 139.

289. Tokarev Yu., Melnikov V. , Burmistrova N. , Belokopytov V., Temnykh A. Climate impact on long-term changeability of the black sea bioluminescence field and plankton community characteristics // Moncheva, S. (Ed.) BS-HOT 2008 Collected Reprints – 2008b. – P. 192 – 200.

290. Tokarev Y. N., Temnykh A.V., Melnikov V. V., Zagorodnyaya Y. A. Reaction of the Black Sea plankton community due to the climatic cycles change // Abstr. of 2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conference Climate Change in the Black Sea – Hypothesis, Observations, Trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem. Commission on the protection on the Black Sea against Pollution. – Sofia, 2008c. – P. 31.

291. Tokarev Y. N., Melnikov V. V., Burmistrova N.V., Temnykh A.V. The Long-Time Trend of the Climate Influence on the Black Sea Bioluminescence and Plankton Community Changeability // Abstr. of 2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conference Climate Change in the Black Sea – Hypothesis, Observations, Trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem. Commission on the protection on the Black Sea against Pollution – Sofia, 2008d. – P. 63.

292. Tokarev, Yu. N., V. V Melnikov, N. V Burmistrova, V. N. Belokopytov, A.V. Temnykh Some aspects of the climate impact on long-term changeability of the Black Sea bioluminescence field and plankton community characteristics. // Journal of environmental protection and Ecology (JEPE). – 2010. – Vol.11, № 3. – P. 1078 – 1088.

293. Trigo I., Davies T., Bigg G. Decline in the Mediterranean rainfall caused by weakening of Mediterranean cyclones // Geophys.Res.Lett. – 2000. – 27. – P. 2913 – 2916.

294. Van Loon H., Rogers J.C. The seasaw in winter temperatures between Greenland and Northern Europe. Part I: general description // Mon. Weather Rev. – 1978. – 106, №B. – P. 296 – 310.

295. Vasilenko V.I., Bityukov E.P., Sokolov B.G., Tokarev Yu.N. Hydrobiophysical device 'SALPA' of Institute of Biology of the Southern Sea used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean // Hastings JW, Kricka LJ, Stanley PE (eds), Bioluminescence and Chemiluminescence: Molecular Reporting with Photons. J. Wiley and Sons, New York, – 1997. – P. 549 – 552.

296. Vinogradov M. Ye., Sapozhnikov V. V., Shushkina E. A. The Black Sea ecosystem – Moskva, Russia, Nauka: – 1992. – 112 p.

297. Vinogradov M.E., Shushkina E.A. Musayeva E.I. Sorokin P.Yu. A newly acclimated species in the Black Sea: The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) // Oceanology. – 1989. – 29, № 2. – P. 220 – 224.

298. Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. Recent man - made changes in the Black Sea ecosystem // Abstr. of NATO Advanc. Res. Workshop on Sensitivity of North Sea, Baltic Sea and Black Sea to Anthropogenic and Climatic Changes (Varna, 14-18 Novem. 1995). – Dordrecht, The Netherlands : Kluwer Academ. Publish., 1997. – P. 25 – 31.

299. Zaitsev Yu., V. Mamaev. Marine Biological Diversity in the Black Sea // A Study of Change and Decline. New York: United Nations Publications. – 1997. – 208 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Координаты комплексных станций, выполненных в 70-м экспедиционном рейсе НИС «Профессор Водяницкий» 19 – 29 августа 2011 г.

Станция, №	широта	долгота	глубина облова	глубина на станции
1	44.17.173	33.31.496	140	144
2	44.25.759	34.14.881	80	90.7
5	44.27.836	34.11.338	65	76.4
8	44.41.106	35.22.716	100	553
9	44.52.010	35.18.730	45	50
10	45.03.180	35.41.820	15	22
11	44.57.009	36.24.638	25	36
12	44.40.079	36.25.521	75	111
13	44.06.466	34.32.136	160	2120
14	43.19.600	32.14.920	120	2038
16	44.41.804	31.52.756	179	756
17	45.12.312	31.45.053	40	54.5
18	45.29.545	31.25.179	44	46
19	45.30.156	30.42.471	30	38
20	45.37.271	30.37.297	20	24
22	45.44.464	30.56.237	26	32
25	46.26.830	31.23.025	10	14.5
26	46.02.045	31.34.535	17	20
27	45.37.170	31.38.159	40	44.6
28	45.41.703	31.58.903	27	32.5
29	45.45.600	32.14.598	30	35
31	45.51.764	32.43.954	20	26
32	45.55.474	33.00.089	8	11.4
34	45.55.344	33.16.246	8	11
39	45.39.520	32.44.610	25	27
40	45.33.694	32.29.160	33	34
41	45.23.817	32.12.371	67	70
43	45.01.458	33.02.578	111	113
44	44.43.698	32.51.548	140	145
45	44.37.127	33.25.383	50	59

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Абиотические переменные, использованные для анализа распределения планктона, экспедиционный рейс №70 НИС «Профессор Водяницкий» 19 – 29 августа 2011 г.

№	обозначение	описание	Единицы измерения
1	T_{1m}	Температура воды на глубине 1 м	°С
2	T_{ср}	Температура средняя по всему слою воды	°С
3	L_{ВКС}	Толщина верхнего квазиоднородного слоя	м
4	T_{ср ВКС}	Средняя температура в ВКС	°С
5	ΔT_{ВКС}	Разница между максимумом и минимумом температуры верхнего квазиоднородного слоя	°С
6	T_{max}_{трмкл}	Максимум температуры в термоклин	°С
7	T_{min}_{трмкл}	Минимум температуры в термоклин	°С
8	H_{maxT}	Глубина максимума температуры в термоклин	м
9	H_{minT}	Глубина минимума в термоклин	м
10	ΔT_{трмклн}	Разница между максимумом и минимумом температуры в термоклин	°С
11	L_{трмклн}	Толщина термоклина	м
12	T_{ср}_{трмклн}	Средняя температура в термоклин	°С
13	S_{1m}	Соленость верхнего метрового слоя воды	‰
14	L_{над глкл}	Толщина слоя над галоклином	м
15	S_{ср. выше галокл}	Средняя соленость в слое выше галоклина	‰
16	S_{max}_{над глкл}	Максимум солености над галоклином	‰
17	S_{min}_{над глкл}	Минимум солености над галоклином	‰
18	S_{max}_{глкл}	Максимум солености в галоклин	‰
19	S_{min}_{глкл}	Минимум солености в галоклин	‰
20	L_{глкл}	Толщина галоклина	м
21	ΔS_{глкл}	Разница между максимумом и минимумом солености в галоклин	‰
22	ΔT_{трмклн} · м⁻¹	Градиент температуры в термоклин на метр	°С · м ⁻¹
23	ΔS_{глкл} · м⁻¹	Градиент солености в галоклин на метр	‰ · м ⁻¹
24	O₂_{0m}	Кол-во кислорода в поверхностном слое воды	мл · л ⁻¹
25	O₂_{ср 10-30м}	Средняя величина содержания кислорода в слое 10 – 30 м.	мл · л ⁻¹
26	O₂_{ср}	Средняя величина содержания кислорода в слое	мл · л ⁻¹
27	O₂_{max}	Максимальное содержание кислорода в слое	мл · л ⁻¹
28	O₂_{min}	Минимальное содержание кислорода в слое	мл · л ⁻¹
29	H_{O₂ max}	Глубина нахождения максимума содержания кислорода	м
30	pH_{0-1м}	Водородный показатель поверхности воды	
31	pH_{ср}	Осреднённая по слою величина водородного показателя воды	
32	NO₂_{0-1м}	Количество нитритов в поверхностном слое воды	мкг · л ⁻¹
33	NO₂_{ср}	Среднее по слою количество нитритов	мкг · л ⁻¹
34	NO₂_{max}	Максимальная величина нитритов в слое	мкг · л ⁻¹
35	NO₂_{min}	Минимальная величина нитритов в слое	мкг · л ⁻¹
36	NO₃_{0-1м}	Количество нитратов в поверхностном слое воды	мкг · л ⁻¹
37	NO₃_{ср}	Среднее по слою количество нитратов	мкг · л ⁻¹

38	NO₃ max	Максимальная величина нитратов в слое	мкг·л ⁻¹
39	NO₃ min	Минимальная величина нитратов в слое	мкг·л ⁻¹
40	PO₄ 0-1м	Количество фосфатов в поверхностном слое воды	мкг·л ⁻¹
41	PO₄ ср	Среднее по слою количество фосфатов	мкг·л ⁻¹
42	PO₄ max	Максимальная величина фосфатов в слое	мкг·л ⁻¹
43	PO₄ min	Минимальная величина фосфатов в слое	мкг·л ⁻¹
44	Si 0-1м	Количество кремния в поверхностном слое воды	мкг·л ⁻¹
45	Si ср	Среднее по слою количество кремния	мкг·л ⁻¹
46	Si max	Максимальная величина кремния в слое	мкг·л ⁻¹
47	Si min	Минимальная величина кремния в слое	мкг·л ⁻¹