

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ *CALANUS EUXINUS* (COPEPODA) В ОТКРЫТОЙ ПЕЛАГИАЛИ И ЗОНЕ КРЫМСКОГО ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ ОСЕНЬЮ 2016 Г.

© 2022 г. Е. С. Губарева, Б. Е. Аннинский

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: ehubareva@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2020; после доработки 30.09.2020;
принята к публикации 19.08.2022; опубликована онлайн 13.09.2022.

Копепода *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 — один из наиболее массовых видов мезозоопланктона Чёрного моря, образующий в глубоководных районах 60–80 % биомассы планктонных ракообразных и составляющий здесь основу рациона мелких пелагических рыб. Данные о численности, биомассе, возрастной структуре и жировых запасах *C. euxinus* необходимы для оценки состояния его популяции в открытой пелагиали и шельфовой зоне Чёрного моря. С этой целью в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (30 сентября — 9 октября 2016 г.) проведены исследования в северо-западных, центральных и северо-восточных районах моря (62 станции). Пробы мезозоопланктона отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — 0,5 м²; ячейка — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области мелководного шельфа и от нижней границы кислородной зоны до поверхности моря в глубоководной части. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина, численность и биомассу всех копеподитных стадий *C. euxinus* определяли в лабораторных условиях. Содержание восков в теле старших копеподитов и половозрелых особей *C. euxinus* оценивали по удельному объёму жирового мешка (относительно объёма тела). Выявлена зависимость количественного распределения вида от глубины биотопа и макромасштабной циркуляции водных масс в море. В глубоководной части моря средняя численность *C. euxinus* составляла $(8,3 \pm 0,8)$ тыс. экз.·м⁻², биомасса — $(7,1 \pm 0,7)$ г·м⁻². На внешнем шельфе численность и биомасса вида снижались вдвое — до $(4,2 \pm 1,4)$ тыс. экз.·м⁻² и $(3,3 \pm 1,2)$ г·м⁻² соответственно. В глубоководных районах копеподиты V стадии вместе с самками и самцами составляли 91 % численности и 96 % биомассы популяции. На внешнем шельфе доля этих возрастных стадий сокращалась до 67 % численности и 86 % биомассы. В районах глубоководной пелагиали удельный объём жирового мешка у V копеподитов, самок и самцов [$(17,1 \pm 0,6)$, $(11,2 \pm 0,8)$ и $(11,9 \pm 0,5)$ % соответственно] был вдвое выше, чем у этих же возрастных стадий на внешнем шельфе [$(8,1 \pm 0,8)$, $(4,7 \pm 0,8)$ и $(6,0 \pm 0,5)$ % соответственно], что указывает на зависимость между накоплением липидных резервов у данного вида и гипоксическими условиями в биотопе. Сравнительно высокие величины численности, биомассы и содержания восков у *C. euxinus* свидетельствуют о том, что его популяция практически вернулась к прежнему состоянию (наблюдавшемуся до экспансии гребневиков-вселенцев в конце 1980-х гг. и последних климатических изменений, которые привели к потеплению в бассейне Чёрного моря).

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, численность, биомасса, резервные липиды, Чёрное море

Calanus euxinus Hulsemann, 1991 — самый массовый представитель холодноводных копепод Чёрного моря, образующий в открытых районах 60–80 % биомассы планктонных ракообразных (Аннинский и Тимофте, 2009 ; Yuneva et al., 1999) и являющийся ключевым источником пищи мелких пелагических рыб (Yuneva et al., 2016). Хотя основные закономерности вертикального распределения популяции *C. euxinus* в Чёрном море были известны ещё в начале XX в. (Никитин, 1926), многие вопросы, касающиеся её ежегодного обновления, пространственной неоднородности расселения особей в биотопах и межгодовой динамики биомассы, требуют дальнейшего изучения.

Количественные показатели состояния популяции *C. euxinus* в разных районах Чёрного моря рассмотрены в ряде работ (Виноградов и др., 1992 ; Загородняя и др., 2001 ; Светличный и Губарева, 2011 ; Niermann et al., 1998). В 1980–1990 гг. биомасса этого вида в центральной части моря составляла в среднем 7–11 г·м⁻² (Ковалев, 1996). Однако экспансия гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1860) в конце 1980-х гг. резко сократила биомассу *C. euxinus*: она снизилась в центральных районах моря в 1991 и 1992 гг. до 0,5 и 1,1 г·м⁻² соответственно (Vinogradov et al., 1999), а в 1993 г. в северной части моря — до 4,3 г·м⁻² (Виноградов и др., 1995). После проникновения в море в конце 1990-х гг. гребневика *Beroe ovata* Bruguère, 1789, питающегося исключительно гребневиками-планктофагами, трофический пресс на мезозoopланктон со стороны *M. leidyi* значительно снизился (Vinogradov et al., 1999), в результате чего биомасса *C. euxinus* восстановилась почти до уровня 1980-х гг. (Аннинский и Тимофте, 2009). Неясно, в какой мере на популяцию этой копеподы могли повлиять последние изменения в экосистеме, связанные с воздействием климатических факторов (Полонский и др., 2013), фенологическими отклонениями в экологии и измельчением такого массового планктонофага, как черноморский шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) (Yuneva et al., 2016), а также с постепенным увеличением в море биомассы сцифомедузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) (Аннинский и др., 2019) и структурной трансформацией всего сообщества планктонных желетелых хищников (Аннинский и др., 2020).

Для популяции *C. euxinus* осенний гидрологический сезон — это период, характеризующий успешность её весеннего генеративного обновления, результативность выживания и взросления новых поколений в летние месяцы, а также степень развития новой генерации производителей (осенние V копеподиты, самцы и самки) для весны следующего года. Биомасса *C. euxinus* осенью лишь немного ниже своих весенних максимальных значений (Vinogradov et al., 1999).

Цель настоящей работы — оценка современного состояния популяции *C. euxinus* в открытой пелагиали и шельфовой зоне северо-восточных, центральных и северо-западных районов Чёрного моря, что особенно актуально в связи с ежегодным обновлением её состава, численности и биомассы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы мезозoopланктона, включающие ювенильных и взрослых особей *C. euxinus*, отобраны на 62 станциях в северо-восточных, центральных и западных районах Чёрного моря в зоне глубоководной эпипелагиали, внешнего (глубины 50–200 м) и внутреннего (глубины < 50 м) шельфа в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (30 сентября — 9 октября 2016 г.) (рис. 1). Отбор проб производили сетью Богорова — Расса (далее — БР) (площадь входного отверстия — 0,5 м²; ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна или нижней границы кислородной зоны (по данным STD-зонда Sea-Bird 911plus, $\sigma_t = 16,2$) до поверхности моря. Для сопоставления уловистости всех размерно-возрастных стадий *C. euxinus* на двух станциях проведены параллельные ловы сетью БР и сетью Джеди (площадь входного отверстия — 0,1 м²; ячея — 112 мкм). Состав и численность копепод в пробах, фиксированных 4%-ным раствором

формалина, определяли в лабораторных условиях, просматривая зоопланктон в камере Богорова под микроскопом. Индивидуальную сырую массу копеподитов и половозрелых особей *C. euxinus* (WW, мг) рассчитывали по формуле:

$$WW = 0,58 \times l \times d^2 \times \rho,$$

где l и d — длина и ширина просомы соответственно, мм;

ρ — средняя плотность тела, $\text{г}\cdot\text{см}^{-3}$ (Светличный и Губарева, 2011).

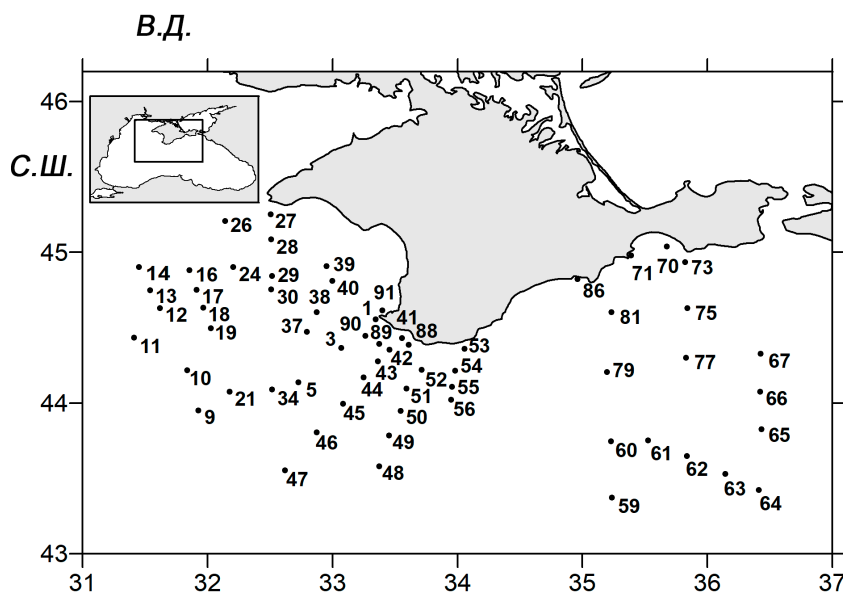


Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб зоопланктона в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в Чёрном море (сентябрь — октябрь 2016 г.). Цифрами обозначены номера станций

Fig. 1. Map of sampling survey (with station numbers identified) during the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” in the Black Sea (September–October 2016)

Количество резервного жира, накапливаемого старшими возрастными стадиями *C. euxinus*, оценивали по удельному объёму жирового мешка (Светличный и Губарева, 2011). Объём жирового мешка (V_{sac}) определяли в соответствии с формулой:

$$V_{sac} = \pi \times l_{sac} \times d_{sac}^2 / 6,$$

где l_{sac} и d_{sac} — длина и ширина жирового мешка соответственно, мм.

Объём тела копеподитов, самцов и самок (V_b , мм^3) рассчитывали по формуле:

$$V_b = k \times l_{pr} \times d_{pr}^2,$$

где l_{pr} и d_{pr} — длина и ширина просомы соответственно, мм;

k — эмпирический коэффициент, равный 0,64 у самцов и 0,58 у копеподитов и самок (Svetlichny et al., 2009).

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 и Surfer 8 для Microsoft Windows. Достоверность различий средних оценивали по t -критерию Стьюдента. Средние величины представлены с учётом их стандартной ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты 10 параллельных ловов сетью БР и сетью Джеди в разных районах моря, дополненные аналогичными данными прошлых лет (Аннинский и Тимофте, 2009), представлены на рис. 2. Анализ материала свидетельствует о том, что две сети улавливали ранние и средние копеподитные стадии развития (I–IV) *C. euxinus* практически с одинаковой эффективностью, тогда как сеть БР оказалась более результативной при отлове копеподитов V стадии. Это может быть связано с более низким фильтрационным сопротивлением сети БР, а также с меньшей вероятностью её избегания старшими возрастными стадиями и взрослыми копеподами.

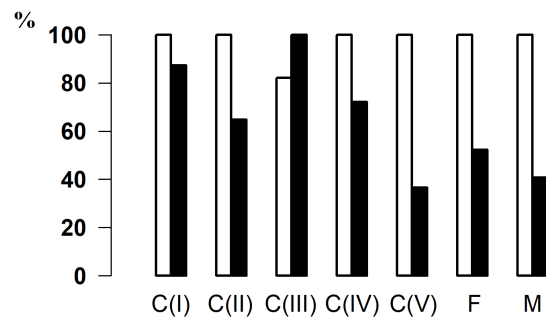


Рис. 2. Сравнительная уловистость (%) копеподы *Calanus euxinus* сетями Джеди (чёрные столбцы) и Богорова — Расса (белые столбцы) в 10 параллельных вертикальных ловах в Чёрном море в сентябре — октябре 2005 и 2016 гг.

Fig. 2. Comparative catching efficiency for *Calanus euxinus* by the Juday net (black bars) and the Bogorov-Rass net (white bars) in 10 parallel vertical hauls in the Black Sea in September–October 2005 and 2016

В распределении численности и биомассы *C. euxinus* в сентябре — октябре 2016 г. (рис. 3) явно прослеживается зависимость от макромасштабной циркуляции водных масс. Наиболее плотные скопления особей этого вида (до 21 тыс. экз. \cdot м⁻² и 18,9 г \cdot м⁻² на станциях 29, 63, 79) обнаружены на периферии Восточного циклонического круговорота и в ядре антициклонического вихря западнее Крыма (Севастопольский антициклон). В центральной зоне Восточного круговорота копепод было меньше. Средняя численность и биомасса *C. euxinus* в глубоководной части моря составляли (8,3 ± 0,8) тыс. экз. \cdot м⁻² и (7,1 ± 0,7) г \cdot м⁻² соответственно. При удалении от открытых участков моря к районам внешнего шельфа численность вида достоверно снижалась с (8,3 ± 0,8) до (4,2 ± 1,4) тыс. экз. \cdot м⁻², а биомасса — с (7,1 ± 0,7) до (3,3 ± 1,2) г \cdot м⁻². На внутреннем шельфе из-за единичной встречаемости старших возрастных стадий численность *C. euxinus* составляла лишь (0,10 ± 0,04) тыс. экз. \cdot м⁻², а биомасса — (0,09 ± 0,03) г \cdot м⁻².

В глубоководной части моря с опусканием нижней границы кислородной зоны (далее — НГКЗ) ($\sigma_t = 16,2$) с 100–125 до 151–180 м численность *C. euxinus* сначала возрастала ($p < 0,05$) с (7,3 ± 0,9) до (10,5 ± 1,1) тыс. экз. \cdot м⁻² (при достижении глубины 126–150 м), а затем снижалась ($p > 0,05$) до (8,6 ± 2,1) тыс. экз. \cdot м⁻² (при положении НГКЗ на глубине 151–180 м) (рис. 4). Аналогичным образом изменялась биомасса вида: при заглублении НГКЗ значение первоначально повышалось ($p < 0,05$) с (6,2 ± 0,8) до (9,02 ± 1,02) г \cdot м⁻² (при промежуточных значениях НГКЗ), а затем сокращалось ($p > 0,05$) до (7,3 ± 1,9) г \cdot м⁻² (при опускании нижней границы биотопа копеподы до 151–180 м). Из полученных данных следует, что численность и биомасса *C. euxinus* достоверно увеличиваются ($p < 0,05$) в направлении от центральных областей циклонических круговоротов к их границам, однако количественные изменения численности и биомассы этого вида из районов циклонической и антициклонической циркуляции в целом незначительны.

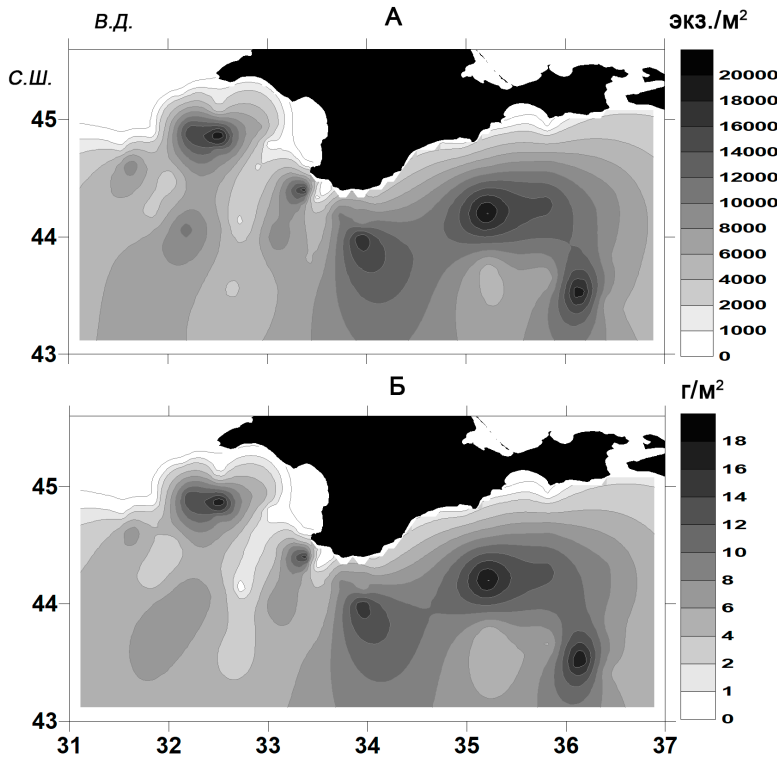


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (Б) *Calanus euxinus* в северо-восточных, центральных и западных районах Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г.

Fig. 3. *Calanus euxinus* abundance (А) and biomass (Б) in the northeastern, central, and western Black Sea in September–October 2016

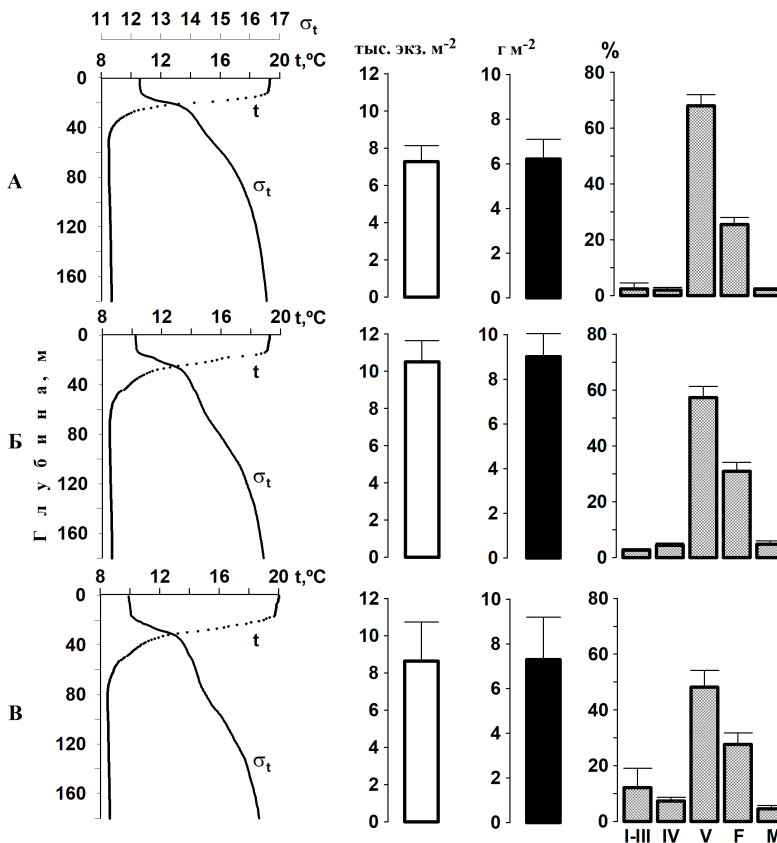


Рис. 4. Зависимость общей численности (тыс. экз.·м⁻²), биомассы (г·м⁻²) и возрастной структуры (% общей численности) популяции *Calanus euxinus* от температуры (t, °С) и условной плотности (σ_t) воды в верхней эпипелагиали Чёрного моря (0–180 м). Положение нижней границы кислородной зоны (σ_t = 16,2): 100–125 м (А); 126–150 м (Б); 151–180 м (В)

Fig. 4. Total abundance (thousand ind.·m⁻²), biomass (g·m⁻²), and age structure (% of total abundance) in the *Calanus euxinus* population in relation to seawater temperature (t, °С) and density (σ_t) in the upper epipelagial of the Black Sea (0–180 m). The lower border of the oxygen zone (σ_t = 16.2) is as follows: 100–125 m (А); 126–150 m (Б); 151–180 m (В)

Специфические изменения структуры популяции *C. euxinus* в зависимости от положения НГКЗ указывают на то, что такие вариации численности и биомассы рачков вызваны перераспределением возрастных стадий с водными массами поверхностной эпипелагиали. Центробежные потоки в зоне циклонических круговоротов вытесняют к периферии прежде всего I–IV копеподитов, обитающих в поверхностных слоях, и взрослых особей; V копеподитов, населяющих гипоксический биотоп, это затрагивает в меньшей степени. В районах антициклонических вихрей, наоборот, центростремительные потоки в большей мере захватывают обитающих ближе к поверхности младших копеподитов, а также самок и самцов. При этом V копеподиты либо рассеиваются, либо частично гибнут. При заглублении НГКЗ с 100–125 до 126–150 и 151–180 м доля I–III копеподитов возрастала с $(2,4 \pm 1,9)$ до $(2,6 \pm 0,4)$ и $(12,2 \pm 6,8)$ % соответственно, а доля IV копеподитов — с $(1,9 \pm 0,9)$ до $(4,3 \pm 0,6)$ и $(7,4 \pm 1,2)$ % соответственно. Доля V копеподитов при опускании НГКЗ снижалась с $(67,9 \pm 3,9)$ до $(57,4 \pm 3,7)$ и $(48,2 \pm 5,8)$ % соответственно, а доля взрослых особей сохранялась почти на одном уровне — $(25,5 \pm 2,3)$, $(30,9 \pm 3,0)$ и $(27,6 \pm 4,0)$ % для самок и $(2,2 \pm 0,4)$, $(4,8 \pm 1,0)$ и $(4,6 \pm 1,0)$ % для самцов.

Похожим образом изменялась структура популяции *C. euxinus* в направлении от глубоководной зоны моря к районам внешнего и внутреннего шельфа (рис. 5). Абсолютное численное доминирование в открытом море V копеподитов [$(58,0 \pm 2,8)$ %] и самок [$(28,0 \pm 1,8)$ %] на шельфе ослабевало [36–40 и 18–23 % соответственно], а доля младших возрастных стадий, напротив, становилась выше. У I–III копеподитов в районах шельфа она достигала в среднем 14–15 %, а у IV копеподитов — 24–25 %. Вместе с тем не обнаружено значительных различий между структурой популяций *C. euxinus* из районов внешнего и внутреннего шельфа моря.

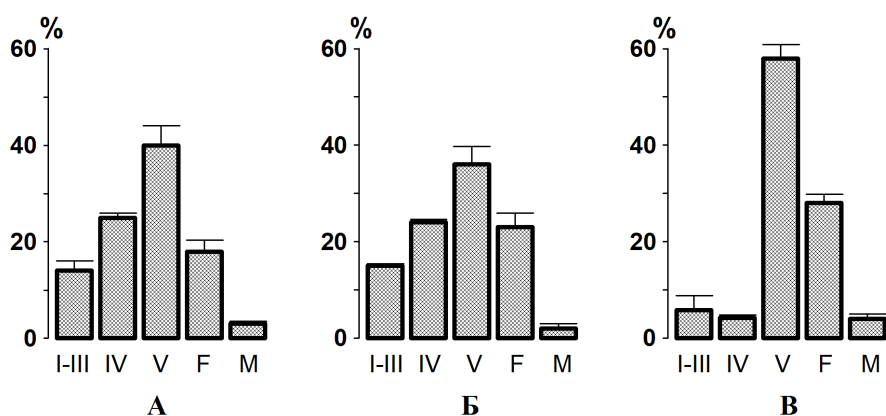


Рис. 5. Возрастная структура популяции *Calanus euxinus* (% общей численности) в районах внутреннего (А) и внешнего (Б) шельфа и глубоководной пелагиали (В) Чёрного моря

Fig. 5. Age structure of the *Calanus euxinus* population (% of total abundance) on the inner (A) and outer (B) shelf and in the deeper pelagial (B) of the Black Sea

Удельный объём жирового мешка у V копеподитов, самок и самцов *C. euxinus* в глубоководных районах моря составлял в среднем $(17,1 \pm 0,6)$, $(11,2 \pm 0,8)$ и $(11,9 \pm 0,5)$ % соответственно (рис. 6). В зоне внешнего шельфа количество накопленных копеподами восков снижалось в 2 раза — до $(8,1 \pm 0,8)$ % объёма тела у V копеподитов, $(4,7 \pm 0,8)$ % у самок и $(6,0 \pm 0,5)$ % у самцов.

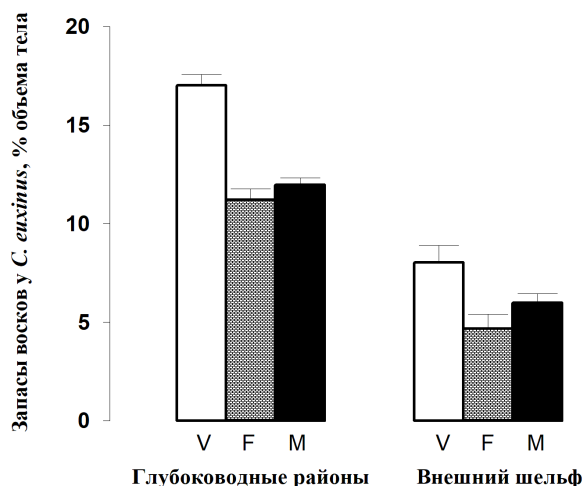


Рис. 6. Средний удельный объём жирового мешка (% объёма тела) у *Calanus euxinus* в глубоководной пелагиали и зоне внешнего шельфа Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. (V — V копеподиты; F — самки; M — самцы)

Fig. 6. Mean specific oil sac volume (% of the body volume) of *Calanus euxinus* in the deeper pelagial and on the outer shelf of the Black Sea in September–October 2016 (V denotes copepodites V; F, females; M, males)

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ количественных характеристик состояния популяции *C. euxinus* в 2016 г., а также аналогичных данных прошлых лет (Аннинский и Тимофте, 2009 ; Арашкевич и др., 2002 ; Виноградов и др., 1995 ; Загородняя и др., 2001 ; Ковалев, 1996 ; Светличный и Губарева, 2014 ; Arashkevich et al., 2014 ; Vinogradov et al., 1999) не выявил какой-либо межгодовой изменчивости численности и биомассы этого вида в море за последние десятилетия. При существующей вероятности такой динамики размах межгодовых колебаний численности и биомассы копеподы (под прессом хищников и влиянием климатических факторов), по-видимому, значительно превышает возможные пределы долговременных изменений в популяции.

Так, средняя биомасса вида в глубоководных центральных [(6,5 ± 1,1) г·м⁻²] и северо-восточных [(8,9 ± 1,3) г·м⁻²] областях в 2016 г. оказалась сопоставимой с соответствующими данными 1999 г. [9,7 г·м⁻²] (Арашкевич и др., 2002). В западных глубоководных районах биомасса *C. euxinus* [(5,9 ± 1,2) г·м⁻²] была такой же [$p > 0,05$], как в октябре 2005 г. [(6,2 ± 1,1) г·м⁻²] (Аннинский и Тимофте, 2009). Вместе с тем в октябре 2010 г. биомасса копеподы в этих же районах (2,8 г·м⁻²) (Светличный и Губарева, 2014) была по меньшей мере вдвое ниже, чем в 2005 и 2016 гг. Аналогичным образом изменялась средняя численность *C. euxinus*: она достигала (9,9 ± 1,8) тыс. экз·м⁻² в 2005 г. (Аннинский и Тимофте, 2009) и составляла (7,3 ± 1,3) тыс. экз·м⁻² в 2016 г., но равнялась лишь 3,9 тыс. экз·м⁻² в 2010 г. (Светличный и Губарева, 2014). В зоне внешнего шельфа центральных районов численность *C. euxinus* осенью 2016 г. [(4,3 ± 1,9) тыс. экз·м⁻²] в среднем превышала соответствующую величину для октября 2005 г. [(2,5 ± 0,49) тыс. экз·м⁻²], однако различие не было статистически значимым [$p > 0,05$]. Если подобные изменения в популяции копеподы всё же произошли, они не могли быть связаны с межгодовой динамикой суммарной биомассы желетелого макропланктона или его отдельных представителей. Так, несмотря на то, что в море биомасса гребневика *M. leidy* сократилась (с (76 ± 22) г·м⁻² в 2005 г. до (48 ± 11) г·м⁻² в 2016 г.), биомасса другого гребневика-планктофага, *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776), за эти годы выросла (с (22 ± 4) до (45 ± 4) г·м⁻² соответственно). Кроме того, не менее чем в 5 раз увеличилась за это время

биомасса медузы *A. aurita* — от (44 ± 15) до (260 ± 72) г·м⁻² (Аннинский и др., 2019). Возможно, на ежегодное воспроизводство популяции *C. euxinus* в море не столько влияют хищники, сколько воздействуют климатические факторы. В частности, обнаружено наличие связи между биомассой *C. euxinus* и повышением температуры воды в апреле ($r^2 = 0,61$; $p < 0,01$) и мае ($r^2 = 0,51$; $p < 0,01$) (Аннинский и др., 2020). Стоит отметить, что температура воды в апреле и мае 2016 г. была выше в среднем на 0,5 и 2,2 °С соответственно, чем в те же месяцы 2005 г. Следовательно, более вероятно, что некоторое увеличение численности и биомассы копеподы также произошло в период с 2005 по 2016 г.

Тотальное доминирование V копеподитов и взрослых особей в глубоководных районах моря большую часть года (Arashkevich et al., 2014 ; Besiktepe, 2001 ; Svetlichny et al., 2009) указывает на то, что для развития популяции *C. euxinus* важен глубоководный гипоксический биотоп, который определённым образом регулирует накопление жира в теле особей (Isinibilir et al., 2009 ; Yuneva et al., 1999). В 2016 г. все старшие стадии вида в районах глубоководной пелагиали имели значительные запасы восков, необходимых для завершения метаморфоза, полового созревания и генеративной продукции. Снижение содержания резервных липидов у самок, самцов и V копеподитов в направлении от открытого моря к районам внешнего и внутреннего шельфа отражает общие закономерности формирования жировых запасов у черноморской популяции *C. euxinus*. Суточные вертикальные миграции старших копеподитных стадий вида в глубинные гипоксические слои позволяют значительно снизить энергетические траты и повысить эффективность аккумуляции липидов (Svetlichny et al., 2006). В мелководной зоне в условиях отсутствия гипоксии копеподы накапливают меньше резервного жира, однако из-за более высокой температуры в биотопе могут развиваться быстрее (Светличный и Губарева, 2014).

Формирование жировых запасов у *C. euxinus* начинается с III и IV копеподитных стадий развития, когда средний объём жирового мешка не превышает 1–2 % объёма тела; после он постепенно увеличивается и достигает у V копеподитов в среднем 16–17 % объёма тела (Светличный и Губарева, 2011). Осенью 2016 г. удельный объём резервного жира у этой возрастной стадии составлял в среднем $(17,1 \pm 0,6)$ %, а в отдельных случаях на глубоководных станциях находился на уровне 20 % от объёма тела. Такое высокое для *C. euxinus* содержание резервных липидов сопоставимо с показателями жирности, отмеченными в апреле 2003 г. в юго-западном районе моря во время цветения водоросли *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986 (16–22 %) (Svetlichny et al., 2009). Близкие значения удельного объёма жирового мешка у V копеподитов *C. euxinus* [$(16,1 \pm 7,6)$ %] были получены в октябре 2005 г. в западном секторе моря (Светличный и Губарева, 2014). Таким образом, и по количественным показателям, и по содержанию резервных липидов в теле особей популяция *C. euxinus* в Чёрном море осенью 2016 г. находилась в более развитом состоянии, чем в годы восстановления пелагической экосистемы (начало 2000-х гг.) после неконтролируемого воздействия на неё гребневика *M. leidy* в конце XX в.

Заключение. Полученные данные свидетельствуют о том, что пространственное распределение копеподы *Calanus euxinus* в северо-восточных, центральных и западных районах Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. было неоднородным и зависело от глубины биотопа и макромасштабной циркуляции водных масс. В глубоководной части моря численность и биомасса *C. euxinus* почти в два раза превышали значения для этого вида в зоне внешнего шельфа, что обусловлено особенностями гидродинамики Основного черноморского течения, циклонических круговоротов и антициклонических вихрей. В популяции *C. euxinus* глубоководной пелагиали преобладали копеподиты V стадии развития, которые совместно с самками и самцами составляли до 91 % общей численности и 96 % общей биомассы вида, тогда как в зоне внешнего и внутреннего шельфа доля старших возрастных стадий закономерно сокращалась. При этом V копеподиты, самки и самцы, обитающие в глубоководных районах, содержали в 2 раза больше

резервных липидов, чем старшие возрастные стадии в зоне шельфа, что обусловлено специфической жиронакоплением у этого вида. Сравнительно высокие значения численности, биомассы и содержания восков у *C. euxinus* осенью 2016 г. свидетельствуют о том, что его популяция практически вернулась к прежнему состоянию (наблюдавшемуся до экспансии гребневиков-вселенцев в конце 1980-х гг. и последних климатических изменений, приведших к потеплению бассейна Чёрного моря).

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1) и при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)» (р_а 18-44-920022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аннинский Б. Е., Игнатьев С. М., Финенко Г. А., Дацьк Н. А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 3. С. 3–14. [Anninsky B. E., Ignatyev S. M., Finenko G. A., Datsyk N. A. Gelatinous macroplankton of the open pelagial and shelf of the Black Sea: Distribution in autumn 2016 and interannual changes in biomass and abundance. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 3, pp. 3–14. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.01>
2. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]
3. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацьк Н. А. Альтернативные векторы массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776) в планктоне Чёрного моря // *Юг России: экология, развитие*. 2020. Т. 15, № 2. С. 35–47. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. Alternative conditions of mass appearance of the scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea. *South of Russia: Ecology, Development*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 35–47. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-35-47>
4. Арашкевич Е. Г., Дриц А. В., Мусаева Э. И., Гагарин В. И., Сорокин П. Ю. Распределение мезопланктона в связи с особенностями циркуляции в северо-восточной части Чёрного моря // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря* / под ред. А. Г. Зацепина, М. В. Флинта. Москва : Наука, 2002. С. 257–272. [Arashkevich E. G., Drits A. V., Musaeva E. I., Gagarin V. I., Sorokin P. Yu. Mesoplankton spatial distribution in relation to circulation pattern in the north-eastern part of the Black Sea. In: *Multi-Disciplinary Investigations of the North-Eastern Part of the Black Sea* / A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds). Moscow : Nauka, 2002, pp. 257–272. (in Russ.)]
5. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. *Экосистема Чёрного моря*. Москва : Наука, 1992. 112 с. [Vinogradov M. E., Sapozhnikov V. V., Shushkina E. A. *The Black Sea Ecosystem*. Moscow : Nauka, 1992, 112 p. (in Russ.)]
6. Виноградов М. Е., Шиганова Т. А., Хорошилов В. С. Состояние основных элементов планктонного сообщества Чёрного моря // *Океанология*. 1995. Т. 35, вып. 3. С. 418–422. [Vinogradov M. E., Shiganova T. A., Khoroshilov V. S. The state of the main organisms in a plankton community in the Black Sea in 1993. *Okeanologiya*, 1995, vol. 35, iss. 3, pp. 418–422. (in Russ.)]
7. 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.

- C. 17–22. [Zagorodnyaya Yu. A., Kovalev A. V., Ostrovskaya N. A. Quantitative data and seasonal dynamics of Black Sea zooplankton near the Crimean coast in 1994–1995. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 55, pp. 17–22. (in Russ.)]
8. Ковалев А. В. Изменение состава и количественных показателей зоопланктона в период интенсивного антропогенного воздействия на экосистему моря // *Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря* / под ред. С. М. Коновалова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996. С. 134–138. [Kovalev A. V. Changes in species composition and quantitative characteristics of zooplankton during the period of intensive anthropogenic impact on marine ecosystem. In: *The Modern State of Black Sea Ichthyofauna* / S. M. Kononov (Ed.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 1996, pp. 134–138. (in Russ.)]
 9. Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Чёрном море // *Труды Особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции*. 1926. Серия II, № 5–10. С. 93–140. [Nikinin V. N. Vertikal'noe raspredelenie planktona v Chernom more. *Trudy Osoboi zoologicheskoi laboratorii i Sevastopolskoi biologicheskoi stantsii*, 1926, series II, no. 5–10, pp. 93–140. (in Russ.)]
 10. Полонский А. Б., Шокурова И. Г., Белокопытов В. Н. Десятилетняя изменчивость температуры и солёности в Чёрном море // *Морской гидрофизический журнал*. 2013. № 6. С. 27–41. [Polonskii A. B., Shokurova I. G., Belokopytov V. N. Decadal variability of temperature and salinity in the Black Sea. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2013, no. 6, pp. 27–41. (in Russ.)]
 11. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Продукционные характеристики *Calanus euxinus* – важного компонента кормовой базы планктоноядных рыб Чёрного моря // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской, Г. Е. Шульмана, Ю. А. Загородней. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 283–293. [Svetlichny L. S., Hubareva E. S. Produktsionnye kharakteristiki *Calanus euxinus* – vazhnogo komponenta kormovoi bazy planktonoyadnykh ryb Chernogo morya. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 283–293. (in Russ.)]
 12. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в северо-западной части Чёрного моря в октябре 2010 г. // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 69–71. [Svetlichny L. S., Hubareva E. S. State of *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the north-western Black Sea in October 2010. *Morskoyekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 69–71. (in Russ.)]
 13. Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Terbiyik Kurt T., Ak-Orek Y., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics. *Journal of Marine Systems*, 2014, vol. 135, pp. 81–96. <https://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
 14. Besiktepe S. Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the south-western part of the Black Sea. *Journal of Marine Systems*, 2001, vol. 28, iss. 3–4, pp. 281–301. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00029-X)
 15. Isinibilir M., Svetlichny L., Hubareva E., Ustun F., Yilmaz I. N., Kideys A. E., Bat L. Population dynamics and morphological variability of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara seas. *Italian Journal of Zoology*, 2009, vol. 76, iss. 4, pp. 403–414. <https://doi.org/10.1080/11250000902751720>
 16. Niermann U., Bingel F., Ergun G. Fluctuation of dominant mesozooplankton species in the Black Sea, North Sea and the Baltic Sea: Is a general trend recognizable? *Turkish Journal of Zoology*, 1998, vol. 22, pp. 63–81. URL: <https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol22/iss1/8>
 17. Svetlichny L. S., Kideys A., Hubareva E., Besiktepe S., Isinibilir M. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: Variabilities due to habitat conditions. *Journal of Marine Systems*, 2006, vol. 59, iss. 1–2, pp. 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.09.003>
 18. Svetlichny L., Yuneva T., Hubareva E., Schepkina A., Besiktepe S., Kideys A., Bat L., Sahin F. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, vol. 374, pp. 199–213. <https://doi.org/10.3354/meps07740>

19. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaelyan A. S., Nezhlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / S. Besiktepe, U. Unluata, A. S. Bologa (Eds). Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 1999, vol. 56, pp. 109–129.
20. Yuneva T. V., Zabelinskii S. A., Datsyk N. A., Shchepkina A. M., Nikolsky V. N., Shulman G. E. Influence of food quality on lipids and essential fatty acids in the body of the Black Sea sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae). *Journal of Ichthyology*, 2016, vol. 56, no. 3, pp. 397–405. <https://doi.org/10.1134/S0032945216030188>
21. Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A., Romanova Z. A., Kideys A. E., Bingel F., Yilmaz A., Uysal Z., Shulman G. E. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, vol. 189, pp. 195–204. <http://dx.doi.org/10.3354/meps189195>

STATE OF POPULATION OF *CALANUS EUXINUS* (COPEPODA) IN THE OPEN PELAGIAL AND ON THE SHELF OF THE BLACK SEA NEAR CRIMEA IN AUTUMN 2016

E. S. Hubareva and B. E. Anninsky

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: ehubareva@mail.ru

A copepod *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 is one of the most abundant mesozooplankton species constituting up to 60–80 % of planktonic crustacean biomass in the deeper Black Sea and being the main food component for small pelagic fish. Data on abundance, biomass, age structure, and lipid reserves of *C. euxinus* are required to estimate the state of its population in the open pelagial and on the shelf of the Black Sea. The data were obtained during the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” (30.09.2016–09.10.2016) in the northwestern, central, and northeastern sea (62 stations). Zooplankton was sampled with a Bogorov–Rass net (mouth area of 0.5 m²; mesh size of 300 μm) by vertical net hauls from the seabed to the surface on the shelf and from the lower border of the oxygen zone to the surface in the deep-sea area. The samples were fixed with 4 % formaldehyde; in the laboratory, the abundance and biomass of all copepodite stages of *C. euxinus* were determined. Wax ester content in the bodies of late copepodite stages and adult specimens was estimated based on the specific oil sac volume (% of the body volume). The relationship between the quantitative species distribution and the habitat depth and macroscale hydrological circulation was revealed. In the deep-sea area, the mean abundance and biomass of *C. euxinus* amounted to (8.3 ± 0.8) thousand ind.·m⁻² and (7.1 ± 0.7) g·m⁻², respectively. On the outer shelf, the abundance and biomass of this species decreased twofold – down to (4.2 ± 1.4) thousand ind.·m⁻² and (3.3 ± 1.2) g·m⁻², respectively. In the deep-sea area, copepodites V, females, and males constituted 91 % of the total abundance and 96 % of the total biomass of the population. On the outer shelf, the ratio of these developmental stages reduced to 67 % and 86 % of the total abundance and biomass, respectively. In the deeper pelagial, the specific oil sac volumes in copepodites V, females, and males [(17.1 ± 0.6), (11.2 ± 0.8), and (11.9 ± 0.5) %, respectively] were twice as high as in the same developmental stages from the outer shelf [(8.1 ± 0.8), (4.7 ± 0.8), and (6.0 ± 0.5) %, respectively] indicating a relation between lipid accumulation in this species and hypoxic conditions of the biotope. Relatively high values of the abundance, biomass, and wax ester content in *C. euxinus* indicate that the population returned to its previous state – the one observed prior to expansion of alien ctenophores in the late 1980s and recent climatic changes resulting in a warming of the Black Sea basin.

Keywords: *Calanus euxinus*, abundance, biomass, lipid reserves, Black Sea