

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.524.12-045.52(262.5)

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА
СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ У СЕВАСТОПОЛЯ
В ВЕСЕННЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД**

© 2023 г. **Е. А. Галаговец, И. Ю. Прусова**

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

Поступила в редакцию 16.12.2020; после доработки 01.04.2021;
принята к публикации 16.02.2023; опубликована онлайн 31.05.2023.

Зоопланктон прибрежной зоны у Севастополя изучен довольно хорошо, однако комплексных работ с характеристикой всех таксонов, формирующих зоопланктонные сообщества данного региона, немного. Кроме того, проведённые ранее исследования в основном базировались на материалах, собранных в Севастопольской бухте на одной или двух станциях (у входа и/или в кутовой части), при этом анализ пространственной изменчивости зоопланктона внутри акватории бухты выполнен не был. Цель настоящей работы — охарактеризовать пространственно-временную динамику сообществ зоопланктона Севастопольской бухты и прилегающих открытых вод в весенне-осенний период 2013 г. Материалом послужили пробы зоопланктона, собранные с апреля по ноябрь 2013 г. в западной, центральной и восточной частях Севастопольской бухты, а также на трёх станциях в открытом прибрежье — в двух милях от входа в бухту, возле посёлка Учкучевка и у входа в бухту Круглая. Оценку пространственно-временных различий таксономической структуры сообществ зоопланктона проводили с использованием процедур анализа сходства (ANOSIM), непараметрического многомерного шкалирования (MDS) и определения вклада отдельных таксонов в сходство/различие Брея — Кёртиса между группами проб (SIMPER). При анализе бета-разнообразия применяли индекс Шеннона. Исследование показало, что в рассматриваемый период между разными частями акватории Севастопольской бухты и прилегающего открытого прибрежья имелись пространственно-временные различия в количественных показателях и таксономической структуре зоопланктонных сообществ. Наибольший уровень различий в таксономической структуре зоопланктона отмечен между центрально-восточной частью бухты и открытым прибрежьем. При сравнении сообществ этих акваторий значения тестовой статистики R (ANOSIM) весной, летом и осенью составили 0,926; 0,572 и 0,761 ($p < 0,03$) соответственно. Средняя численность суммарного зоопланктона во все сезоны в бухте была выше, чем в открытом прибрежье, — $(5,3 \pm 1,9)$, $(16,3 \pm 2,7)$ и $(8,3 \pm 1,4)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ против $(0,8 \pm 0,3)$, $(4,6 \pm 1,2)$ и $(3,4 \pm 1,3)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ весной, летом и осенью соответственно (среднее \pm SE; $p < 0,006$). Отмечена тенденция к более высоким величинам плотности в срединной части бухты. Выявлено изменение уровня разнообразия и, соответственно, степени сложности сообщества зоопланктона в пространственно-временном аспекте. Наиболее низкий уровень разнообразия зарегистрирован весной при средней (\pm SE) величине индекса Шеннона H' $1,09 \pm 0,16$; летом и осенью значения возросли до $1,94 \pm 0,11$ и $1,48 \pm 0,09$ соответственно. В летне-осенний период

величины H' были выше в зоне открытого побережья ($2,07 \pm 0,09$) и ниже в акватории внутри бухты ($1,53 \pm 0,09$). Определено, что различия в таксономической структуре между сообществами сравниваемых акваторий весной обусловлены тремя, летом — девятью, осенью — пятью доминирующими таксонами.

Ключевые слова: зоопланктон, копеподы, таксономическая структура, разнообразие, Севастопольская бухта

Зоопланктон прибрежной зоны у Севастополя изучен довольно хорошо. Так, исследована динамика численности и биомассы кормового зоопланктона до и после вселения гребневиков *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguère, 1789 [Губарева и др., 2004; Дацк и др., 2012], описаны долговременные изменения в структуре таксоценоза копепод в 1976–1996 гг. [Gubanova et al., 2002]. Большое внимание уделено изучению экологии отдельных таксонов, в частности видов-вселенцев, и их влияния на структуру сообщества зоопланктона [Алтухов, Губанова, 2006; Губанова, 2000, 2003; Губанова и др., 2016; Серёгин, Попова, 2016; Gubanova et al., 2019, 2020]. Комплексные исследования зоопланктонных сообществ прибрежной зоны у Севастополя, включающие характеристику всех формирующих эти сообщества таксонов, не столь многочисленны и были проведены главным образом на основе материалов из Севастопольской бухты и акватории внешнего рейда в 1980-е гг. [Беляева, Загородняя, 1988; Ковалев, 1980] и в начале 2000-х гг. [Губанова, 2003; Дацк и др., 2012; Загородняя и др., 2007; Темных и др., 2008]. Выполненные ранее работы базировались преимущественно на материалах, собранных на одной или двух станциях — у входа в бухту и/или в кустовой (восточной) части; при этом анализ пространственной изменчивости зоопланктона внутри бухты проведён не был. Между тем экологические условия в бухте неоднородны: в западной части происходит более интенсивный водообмен с открытым морем, восточная часть пополняется пресными водами из реки Чёрная, а срединная часть подвержена влиянию большого количества сточных вод, как ливневых, так и промышленно-бытовых [Губанов и др., 2015; Павлова и др., 1999], что, несомненно, отражается на состоянии сообществ этих акваторий.

Цель настоящего исследования — охарактеризовать пространственно-временную динамику сообществ зоопланктона Севастопольской бухты и прилегающих открытых вод в весенне-осенний период 2013 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполняли в прибрежных акваториях города Севастополя (рис. 1): в Севастопольской бухте (ст. 1–7) и на трёх станциях в открытом побережье — в двух милях от входа в бухту (ст. М), возле посёлка Учкучевка (ст. У) и на выходе из бухты Круглая (ст. К). Работы проводили в период с апреля по ноябрь 2013 г. (табл. 1). Отбор проб зоопланктона производили сетью Джели с площадью входного отверстия $0,1 \text{ м}^2$ и размером ячеек фильтрующего сита 132 мкм. На всех станциях пробы собирали в первой половине дня в слое 10–0 м методом вертикального лова. Температуру поверхности воды измеряли в момент пробоотбора. Пробы фиксировали в 4%-ном растворе нейтрального формалина, идентификацию и измерение организмов проводили под микроскопом МБС-9 при 10–140-кратном увеличении. Массовые виды просчитывали с использованием камеры Богорова в 1/20 или 1/10 части пробы, взятой с помощью штемпель-пипетки объёмом 1 и 5 мл в нескольких повторностях, в зависимости от количества планктонных организмов в пробе. Для подсчёта редких таксонов просматривали весь объём пробы. Взрослых и ювенильных копепод (в том числе науплиальные стадии) определяли до вида, остальных животных — до рода, семейства или отряда (по возможности). Всего проанализировано 45 проб.

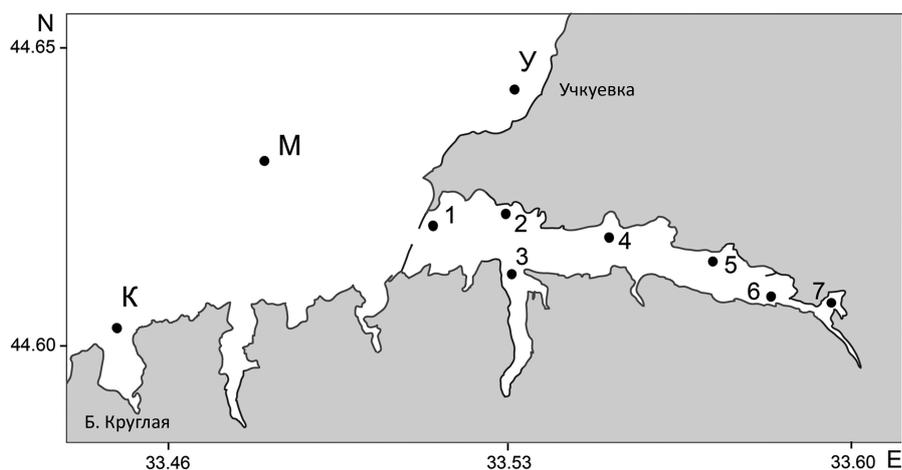


Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб: ст. К — у входа в бухту Круглая; ст. М — две мили от входа в Севастопольскую бухту; ст. У — возле посёлка Учкюевка; ст. 1–7 — в Севастопольской бухте

Fig. 1. The map of sampling stations: sta. K, the Kruglaya Bay mouth; sta. M, two miles from the Sevastopol Bay mouth; sta. U, near the Uchkuevka village; sta. 1–7, in the Sevastopol Bay

Таблица 1. Периоды проведения работ, районы наблюдений и объём материала

Table 1. Sampling dates and areas, number of the samples analyzed

Сезон 2013 г.	Температура воды, °С	Местоположение, глубина места отбора проб					
		Бухта Севастопольская, 10–15 м			2 мили от берега, 50 м	Бухта Круглая, 20 м	Учкуевка, 50 м
		ст. 1	ст. 2–4	ст. 5–7	М	К	У
		Б1	Б2	Б3	МКУ	МКУ	МКУ
Количество проб							
Весна (11.04–25.04)	+10,3...+11,9	2	2	1	1	1	2
Лето (11.07–19.09)*	+23,0...+25,4	5	2	3	3	3	3
Осень (11.10–14.11)	+13,7...+15,5	4	6	3	1	–	3

Примечание: Б1 — западная часть Севастопольской бухты (ст. 1); Б2 — центральная часть бухты (ст. 2–4); Б3 — восточная часть бухты (ст. 5–7); МКУ — открытое побережье (ст. М, К, У). * — согласно классификации гидрологических сезонов в неарктической зоне Чёрного моря, предложенной В. Н. Грезе и др. [1971], данные за сентябрь отнесены к данным летнего периода.

Note: B1, the western Sevastopol Bay (sta. 1); B2, the central bay (sta. 2–4); B3, the eastern bay (sta. 5–7); MKU, the open coastal water area (sta. M, K, U). *, according to the classification of hydrological seasons in the neritic zone of the Black Sea proposed by V. Greze *et al.* [1971], the September data were referred to summer season data.

Графический и статистический анализ проводили с использованием программных пакетов PRIMER v5.2.4 и SigmaPlot 12.5. Оценку пространственно-временных различий таксономической структуры сообществ зоопланктона осуществляли на основе алгоритма сравнения степени вариабельности ранговых сходств (R -статистика) в программе ANOSIM с использованием индекса сходства Брея — Кёртиса S ($S = 100\%$, если сравниваемые пробы полностью сходны; $S = 0$, если сравниваемые пробы полностью различны [Clarke, Warwick, 2001]). Тестовая статистика R характеризует наблюдаемые различия в структуре сообществ между акваториями сбора проб в сравнении с различиями между пробами внутри каждой акватории. Величина R изменяется в пределах от -1 до 1 ; $R = 1$ в случае, если все повторности в месте сбора проб более сходны друг с другом, чем с любой пробой из другого района. Величина R близка к нулю, если сходство между пробами внутри и между акваториями в среднем одинаково [Clarke, Warwick, 2001].

Для анализа бета-разнообразия использовали индекс Шеннона $H' (\log e)$. При ординации методом непараметрического многомерного шкалирования (multi-dimensional scaling, MDS) применяли индексы Брея — Кёртиса с 10 перезапусками для определения наименьшего значения показателя стресса. При выполнении процедур кластерного анализа, MDS, SIMPER (определение вклада отдельных таксонов в сходство/различие между группами проб) матрицу сходства Брея — Кёртиса строили на основе трансформированных в степени 0,5 исходных данных [Clarke, Warwick, 2001]. При построении матрицы для проведения кластерного и MDS-анализа данные по каждому сезону для каждой станции (в том числе для условных ст. Б2 и Б3) предварительно усредняли. Оценку различий между средними значениями индекса Шеннона проводили по критерию Стьюдента (ANOVA) для уровня значимости $p = 0,05$; оценку различий между средними величинами численности выполняли по ранговому критерию Манна — Уитни для уровня значимости $p < 0,01$. При обозначении отдельных районов акватории исследования использованы следующие аббревиатуры: Б1 — западная часть бухты (ст. 1); Б2 — центральная часть бухты (ст. 2–4); Б3 — восточная часть бухты (ст. 5–7); МКУ — открытое побережье (ст. М, К, У).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав и средняя численность зоопланктона. В проанализированном материале зарегистрировано 26 таксонов зоопланктона (табл. 2), из которых 16 определены до уровня вида. Были учтены также клетки жгутиконосца *Noctiluca scintillans*. Голопланктон представлен главным образом копеподами, суммарный вклад которых в общую численность составлял 25,5; 74,4 и 87,0 % весной, летом и осенью соответственно (табл. 3). Относительно малая доля копепод в весенний период обусловлена высокой плотностью коловраток (Rotifera) в этот сезон (см. табл. 3). Из организмов меропланктона наиболее обильными были личинки усоногих раков (Cirripedia), полихет (Polychaeta) и моллюсков (Bivalvia и Gastropoda) — с вкладом в общую численность зоопланктона в пределах 2,5–10,1; 0,8–4,2 и 1,4–5,6 % соответственно. Суммарная средняя численность (без учёта ноктилюки) была наибольшей летом и наименьшей — весной (табл. 3).

Таблица 2. Таксономический состав, средняя численность и встречаемость организмов зоопланктона в исследуемой акватории в весенне-осенний период 2013 г.

Table 2. Taxonomic composition, mean abundance, and occurrence of zooplankton taxa in the studied water area in the spring–autumn 2013

Таксон	Средняя численность, экз.·м ⁻³	Стандартная ошибка (SE), экз.·м ⁻³	Встречаемость в пробах, %	Сезон		
				Весна	Лето	Осень
Соперода						
<i>Oithona davisae</i> Ferrari & Orsi, 1984	3488,2	831,7	91	+	+	+
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	795,1	120,4	100	+	+	+
<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	449,4	144,2	38	–	+	+
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)	379,9	68,7	91	+	+	+
<i>Centropages ponticus</i> Karavaev, 1895	205,2	44,6	82	+	+	+
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)	71,3	17,5	56	+	+	+
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	44,9	18,4	36	+	+	+
<i>Calanus euxinus</i> Hulsemann, 1991	36,7	9,8	60	+	+	+
Нарпacticoida	13,2	5,0	49	+	+	+
<i>Cyclopina gracilis</i> Claus, 1863	0,5	0,4	4	+	+	–
<i>Pontella mediterranea</i> (Claus, 1863)	0,3	0,2	13	+	–	–

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Средняя численность, экз.·м ⁻³	Стандартная ошибка (SE), экз.·м ⁻³	Встречаемость в пробах, %	Сезон		
				Весна	Лето	Осень
Прочие группы зоопланктона						
Rotifera	422,8	336,9	20	+	+	+
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1852	288,0	130,2	58	–	+	+
Cirripedia (nauplii)	283,0	61,8	91	+	+	+
<i>Oikopleura dioica</i> Fol, 1872	247,4	59,2	73	+	+	+
Bivalvia (larvae)	189,0	63,6	98	+	+	+
Polychaeta (larvae)	177,4	67,0	84	+	+	+
Gastropoda (larvae)	106,3	19,9	84	+	+	+
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller, 1867	84,2	33,0	31	–	+	–
Hydrozoa (larvae)	55,5	35,1	29	–	+	+
<i>Parasagitta setosa</i> (J. Müller, 1847)	47,6	17,4	67	+	+	+
<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	31,1	14,9	38	–	+	+
<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus, 1877)	22,6	12,8	16	–	+	–
Decapoda (larvae)	14,5	4,9	53	–	+	+
Isopoda	10,8	3,8	44	–	+	+
Nematoda	4,1	3,3	16	+	+	+
<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid & Swezy, 1921	242,5	87,1	29	+	+	–

Таблица 3. Среднесезонные показатели абсолютной и относительной численности разных таксономических групп зоопланктона в весенне-осенний период 2013 г.

Table 3. Seasonal mean values of the absolute and relative abundance of different taxonomic groups of zooplankton in the spring–autumn 2013

Таксон	Средняя численность ± SE, экз.·м ⁻³			Доля в общей численности, %		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
Appendicularia	2 ± 1	241 ± 96	384 ± 104	0,1	2,3	5,6
Chaetognatha	0	91 ± 39	24 ± 9	0	0,9	0,4
Cirripedia	352 ± 159	262 ± 106	270 ± 82	10,1	2,5	3,9
Cladocera	0	985 ± 347	27 ± 7	0	9,3	0,4
Copepoda	896 ± 150	7898 ± 1976	6044 ± 998	25,7	74,6	87,3
Hydrozoa	0	123 ± 81	10 ± 6	0	1,2	0,1
Decapoda	0	31 ± 11	4 ± 2	0	0,3	0,1
Isopoda	0	21 ± 8	5 ± 2	0	0,2	0,1
Mollusca	49 ± 18	590 ± 153	96 ± 21	1,4	5,6	1,4
Nematoda	1 ± 0,7	9 ± 8	1 ± 0,5	0,0	0,1	0,0
Polychaeta	146 ± 71	304 ± 151	52 ± 18	4,2	2,9	0,8
Rotifera	2044 ± 1646	30 ± 22	4 ± 3	58,6	0,3	0,1
Итого (без <i>Noctiluca scintillans</i>)	3491 ± 1797	10 583 ± 2467	6922 ± 1143	–	–	–
<i>N. scintillans</i>	974 ± 328	113 ± 58	0	–	–	–

Группирование проб. Проведена оценка степени сходства районов сбора проб (и, соответственно, состава сообществ зоопланктона в этих акваториях) методом MDS-ординации на основе данных по численности организмов в пробах (рис. 2).

Во все сезоны станции, отобранные внутри бухты (группы Б2 и Б3) и у открытого побережья (ст. М, К, У), группировались обособленно в пределах ординационной плоскости, что отражает определённый уровень различий в таксономической структуре между сообществами

зоопланктона в бухте и в районе открытого побережья. Сообщество на станции у выхода из бухты (Б1) было сходным по составу видов с сообществами как внутренней части бухты, так и открытого побережья, что обусловлено промежуточным местоположением ст. Б1. По степени сходства видового состава зоопланктона эта станция объединялась весной и летом в одну группу со станциями открытого побережья, а осенью — со станциями бухты (см. рис. 2).

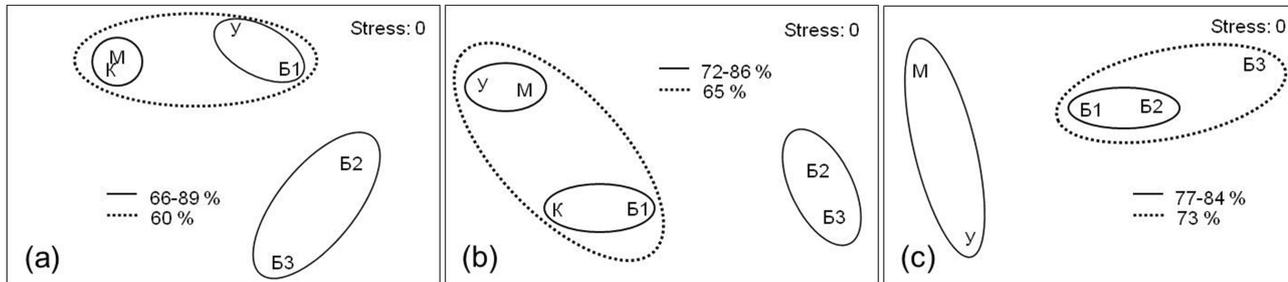


Рис. 2. Результаты ординационного анализа методом MDS; группирование станций на основе таксономической структуры сообществ зоопланктона: а — весна; б — лето; в — осень. Используются данные по численности организмов зоопланктона, усреднённые для каждого из регионов. Обводка сплошной и пунктирной линиями соответствует уровню (%) группирования районов (станций) по результатам кластерного анализа

Fig. 2. Results of MDS ordination analysis; grouping of stations based on the taxonomic structure of zooplankton assemblages: a, spring; b, summer; c, autumn. Data on the abundance of zooplankton taxa averaged for each area were used. Solid and dashed lines correspond to the level (%) of grouping of areas (stations) by the results of cluster analysis

С учётом результатов ординации проанализирован уровень сходства между выявленными группами проб (табл. 4). Сообщества районов Б2 и Б3 были наиболее сходными: индекс Брея — Кёртиса S в группе Б2 в сравнении с группой Б3 варьировал в пределах 53–67%; у других сопоставляемых групп значение показателя было ниже во все сезоны. Наличие различий между сообществами зоопланктона в акваториях бухты и открытого побережья подтверждено высокими значениями статистики R , оценивающей степень вариабельности средних значений ранговых сходств для комбинаций всех пар станций из разных групп в сравнении с вариабельностью сходств между любой парой станций из одной группы.

Для этих районов значения R весной, летом и осенью составили 0,926; 0,572 и 0,761 соответственно; различия между ними значимы (табл. 4). В сопоставляемых группах (Б1 в сравнении с Б2 + Б3; Б1 в сравнении с МКУ) показатель статистики R был невысоким (от 0,107 до 0,358), что свидетельствует о малой степени различий в пределах этих групп. Обобщающее значение R (global R), характеризующее уровень пространственных различий между группами для каждого из сезонов в целом, весной было значимо выше, чем летом и осенью (см. табл. 4). Значение global R , рассчитанное для каждого из районов (МКУ, Б1, Б2 и Б3), составляло 0,790; 0,814; 0,992 и 0,556 соответственно (при $p < 0,002$), что в целом выше, чем значения показателей пространственных изменений.

Полученные результаты означают, что: 1) таксономическая структура зоопланктона в изученных акваториях неоднородна, между сообществами центральной и восточной частей бухты степень сходства выше по сравнению с таковой для западной части и открытого побережья; 2) наибольшая степень различия отмечена во все сезоны между центрально-восточной частью бухты и открытым побережьем; 3) пространственная изменчивость структуры зоопланктона в весенний период выше, чем летом и осенью; 4) сезонная изменчивость структуры выражена сильнее, чем пространственная.

Таблица 4. Результаты тестирования пространственно-временных различий таксономической структуры сообществ зоопланктона при сравнении групп проб на основе численности таксонов в весенне-осенний период 2013 г.

Table 4. Results of the test for spatial-temporal differences in the taxonomic structure of zooplankton assemblages when comparing groups of samples based on the abundance of taxa in the spring–autumn 2013

Районы	Весна			Лето			Осень		
	<i>S</i> , %	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>S</i> , %	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>S</i> , %	<i>R</i>	<i>p</i>
Б2 в сравнении с Б3	63,4	1,000	0,333	53,2	−0,083	0,400	67,5	0,243	0,143
Б2 + Б3 в сравнении с МКУ	35,9	0,926	0,029	42,6	0,572	0,003	47,2	0,761	0,001
Б1 в сравнении с Б2 + Б3	53,2	0,333	0,200	51,8	0,336	0,008	65,3	0,181	0,134
Б1 в сравнении с МКУ	59,7	0,107	0,400	50,7	0,358	0,011	55,1	0,145	0,257
	Global <i>R</i>		<i>p</i>	Global <i>R</i>		<i>p</i>	Global <i>R</i>		<i>p</i>
Вся акватория исследования	0,608		0,022	0,425		0,001	0,427		0,005

Примечание: *S* — индекс сходства Брея — Кёртиса; *R* — тестовая статистика (см. раздел «Материал и методы»); *p* — вероятность справедливости гипотезы об отсутствии различий между сравниваемыми средними значениями ($p_0 = 0,05$). Статистически достоверно различающиеся результаты выделены жирным шрифтом.

Note: *S*, the Bray–Curtis similarity index; *R*, the test statistic (see “Material and Methods” section); *p*, the probability of acceptance of the hypothesis that there are no differences between the compared mean values ($p_0 = 0.05$). Statistically significantly different results are highlighted in bold.

Индекс разнообразия. Чёткие сезонные различия значений индекса Шеннона отмечены для сообществ зоопланктона открытого побережья (МКУ): среднее значение H' летом было достоверно выше, чем весной и осенью ($p < 0,001$) (рис. 3). На ст. Б1 летом значение H' выше, чем весной ($p = 0,016$); на станциях внутри бухты (Б2 + Б3) сезонных различий для средних значений H' не выявлено. Для всей акватории исследования средняя величина индекса H' летом ($1,94 \pm 0,11$) была достоверно выше, чем весной и осенью ($1,09 \pm 0,16$ и $1,48 \pm 0,09$ соответственно) ($p < 0,0041$).

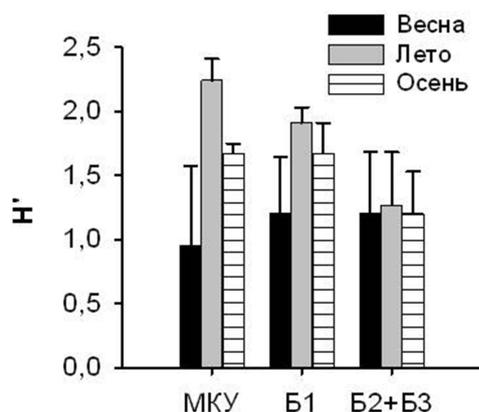


Рис. 3. Вариабельность средних значений (среднее $\pm SE$) индекса разнообразия Шеннона в Севастопольской бухте (Б1, Б2 + Б3) и в открытом побережье (МКУ) в весенне-осенний период 2013 г.

Fig. 3. Variability of mean values (mean $\pm SE$) of the Shannon diversity index in the Sevastopol Bay (Б1, Б2 + Б3) and the open coastal water area (МКУ) in the spring–autumn 2013

Пространственная динамика значений индекса Шеннона такова: в летне-осенний период величины H' были выше в зоне открытого побережья ($2,07 \pm 0,09$) и ниже в акватории внутри бухты ($1,53 \pm 0,09$). Летом значение H' для каждой из трёх выделенных акваторий (МКУ, Б1 и Б2 + Б3) достоверно различалось ($p < 0,001$), будучи наибольшим для района открытого побережья ($2,26 \pm 0,06$) и наименьшим для акватории внутри бухты ($1,66 \pm 0,15$). Осенью на станциях внутри бухты (Б2 + Б3) значение H' ($1,28 \pm 0,11$) было существенно ниже, чем у входа в бухту ($1,78 \pm 0,15$) и в открытом побережье ($1,64 \pm 0,04$) ($p = 0,041$ и $p = 0,048$ соответственно). Весной различия недостоверны.

Таким образом, более низкие значения индекса Шеннона и, соответственно, более низкое таксономическое разнообразие сообщества зарегистрированы весной во всей акватории. Отмечена тенденция повышения степени сложности сообщества по направлению к открытому побережью летом и осенью. Устойчивость данного тренда подтверждается тем, что аналогичный характер изменчивости разнообразия в акватории бухты был зафиксирован ранее по материалам 1981–1983 гг. на основе анализа пространственно-временной динамики количества видов зоопланктона [Беляева, Загородняя, 1988].

Таксоны, определяющие различия между сообществами. С помощью процедуры SIMPER установлены дискриминирующие таксоны, вклад которых в различия между сообществами зоопланктона открытого побережья (ст. МКУ), внутри бухты (ст. Б2 + Б3) и у входа в бухту (ст. Б1) был наиболее весомым и обуславливал около 50 % различий между сравниваемыми группами проб (табл. 5). Весной основной вклад в несходство между группами проб вносили 2–3 доминирующих в сообществе таксона, осенью дискриминирующих таксонов было больше, а летом отмечено их максимальное число. Полученные результаты подтверждают выводы о характере доминирования и степени сложности сообществ, сделанные на основе анализа пространственно-временной изменчивости индекса разнообразия.

Таблица 5. Таксоны, вносящие наибольший вклад в различие между сообществами зоопланктона разных частей акватории Севастопольской бухты и открытого побережья в весенне-осенний период 2013 г.

Table 5. Taxa with the largest contribution to the dissimilarity between zooplankton assemblages of different sites of the Sevastopol Bay and the open coastal water area in the spring–autumn 2013

Районы	Весна		Лето		Осень	
	Таксон	Вклад в различие, %	Таксон	Вклад в различие, %	Таксон	Вклад в различие, %
Б2 + Б3 в сравнении с МКУ	Rotifera	34,0	<i>O. davisae</i>	25,5	<i>O. davisae</i>	28,2
	<i>N. scintillans</i>	21,4	<i>P. avirostris</i>	8,2	<i>A. clausi</i>	9,9
			<i>A. tonsa</i>	8,0	Cirripedia	9,5
			<i>P. parvus</i>	5,5	<i>P. parvus</i>	8,5
			<i>O. dioica</i>	5,4		
Б1 в сравнении с МКУ	Cirripedia	20,6	<i>O. davisae</i>	18,2	<i>O. davisae</i>	16,0
	<i>N. scintillans</i>	19,0	<i>A. tonsa</i>	9,7	<i>A. clausi</i>	15,7
	Rotifera	10,3	Cirripedia	8,4	<i>O. dioica</i>	13,0
			<i>C. ponticus</i>	6,3		
			<i>O. dioica</i>	5,1		
Bivalvia			4,4			
Б1 в сравнении с Б2 + Б3	Rotifera	35,8	<i>O. davisae</i>	17,5	<i>O. davisae</i>	22,2
	<i>N. scintillans</i>	18,3	<i>A. tonsa</i>	8,3	<i>A. clausi</i>	12,2
			<i>P. avirostris</i>	7,5	<i>O. dioica</i>	9,7
			Cirripedia	6,7		
			<i>P. parvus</i>	6,4		
			<i>C. ponticus</i>	5,7		
				Cirripedia	7,1	

В течение всего периода исследований таксонами, обуславливавшими различия между сообществами, являлись пять видов копепод (*Acartia clausi*, *Acartia tonsa*, *Centropages ponticus*, *Oithona davisae* и *Paracalanus parvus*), кладоцера *Penilia avirostris*, аппендикулярия *Oikopleura dioica*, личинки двустворчатых моллюсков (Bivalvia) и усоногих раков (Cirripedia), а также коловратки (Rotifera) и жгутиконосец *N. scintillans* (табл. 5). Именно эти таксоны демонстрировали

самые высокие величины средней численности (см. табл. 3). Состав групп дискриминирующих таксонов в различные сезоны был разным (табл. 5), что свидетельствует о сезонных различиях в структуре сообществ зоопланктона (рис. 4).

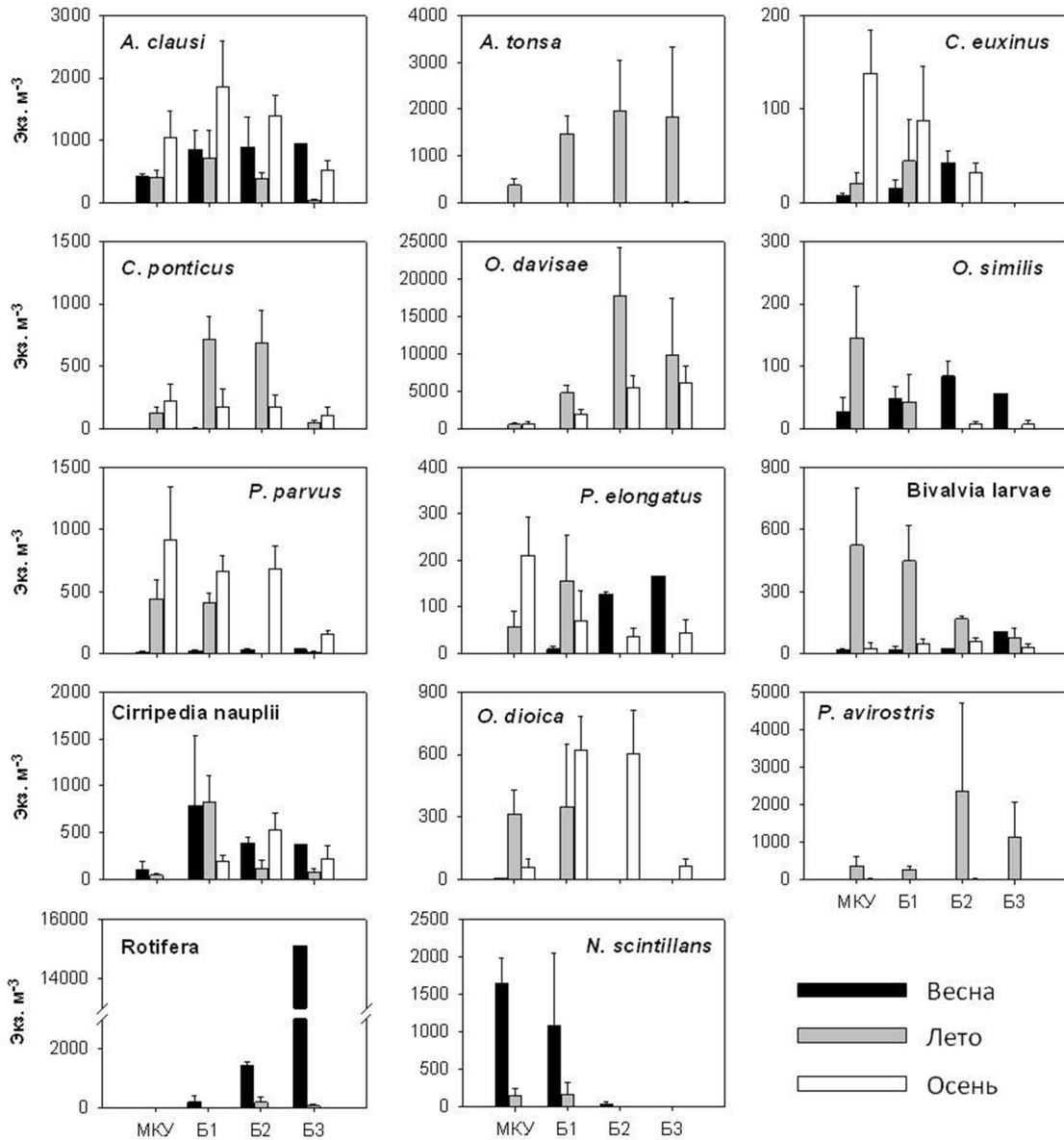


Рис. 4. Пространственно-временная динамика средней плотности (среднее \pm SE) основных видов копепод и других наиболее массовых таксонов в Севастопольской бухте (Б1, Б2, Б3) и открытом прибрежье (МКУ) в весенне-осенний период 2013 г.

Fig. 4. Spatial-temporal dynamics of the mean abundance (mean \pm SE) of the main Copepoda species and other most abundant taxa in the Sevastopol Bay (B1, B2, B3) and the open coastal water area (MKU) in the spring–autumn 2013

Динамика структуры сообщества зоопланктона. Сообщества копепод весеннего периода характеризовались ярко выраженным доминированием *A. clausi* (74,8–89,3 % от суммарной численности копепод весной по сравнению с 0,3–38,9 % летом и осенью), практически полным отсутствием *C. ponticus* (0–0,4 % весной в сравнении с 1,6–6,9 % летом) и малым вкладом остальных видов (рис. 5b). В летне-осенний период доминировала *O. davisae* (21,6–88,1 % летом и осенью в сравнении с 0,3–4,8 % весной) — самый массовый вид в исследованном материале (табл. 2), достигавший наибольших значений плотности летом (до 24 950 экз.·м⁻³ в августе на ст. 6).

Важным элементом в сообществах летнего периода была *A. tonsa* (9,4–17,6 % от суммарной численности копепод), отсутствовавшая в планктоне весной и зарегистрированная в единичных экземплярах на двух из семи станций осенью. *Calanus euxinus*, *Oithona similis* и *Pseudocalanus elongatus* присутствовали в планктоне в течение всего периода исследований при невысокой плотности (рис. 4), с вариабельностью их вклада в пределах 0,4–4,3; 0,1–7,1 и 0,1–13,1 % соответственно; роль этих видов в пространственно-временной динамике структуры зоопланктона несущественна.

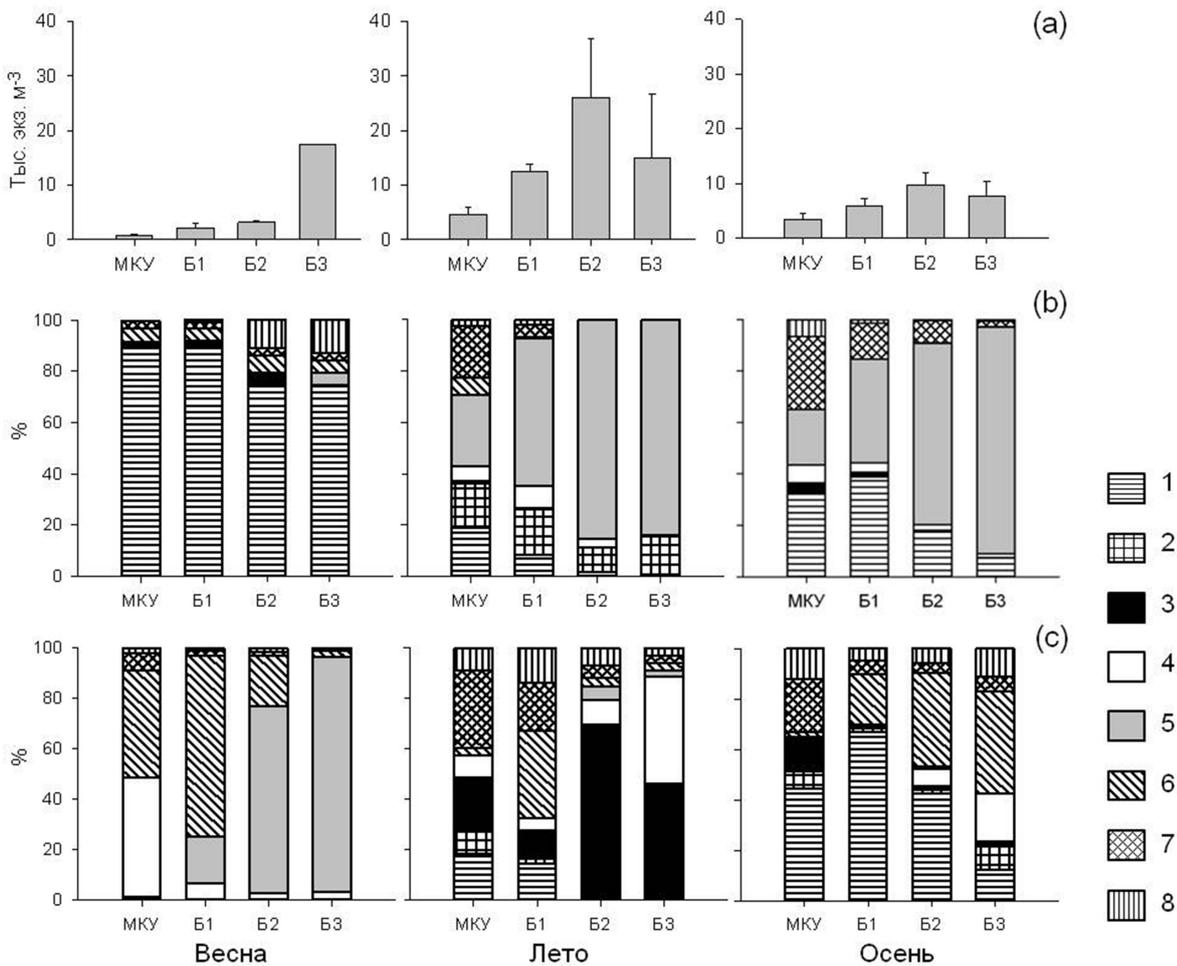


Рис. 5. Пространственно-временная динамика общей плотности (среднее \pm SE) зоопланктона (а), а также таксономической структуры сообществ Copepoda (б) и других таксонов кормового зоопланктона (с) в Севастопольской бухте (Б1, Б2, Б3) и открытом побережье (МКУ) в весенне-осенний период 2013 г. Для (б): 1 — *Acartia clausi*; 2 — *Acartia tonsa*; 3 — *Calanus euxinus*; 4 — *Centropages ponticus*; 5 — *Oithona davisae*; 6 — *Oithona similis*; 7 — *Paracalanus parvus*; 8 — *Pseudocalanus elongatus*. Для (с): 1 — *Oikopleura dioica*; 2 — *Parasagitta setosa*; 3 — *Penilia avirostris*; 4 — Polychaeta larvae; 5 — Rotifera; 6 — Cirripedia nauplii; 7 — Bivalvia larvae; 8 — Gastropoda larvae

Fig. 5. Spatial-temporal dynamics of the total abundance (mean \pm SE) of zooplankton (a) and taxonomic structure of Copepoda (b) and other taxa of forage zooplankton (c) in the Sevastopol Bay (B1, B2, B3) and the open coastal water area (MKY) in the spring–autumn 2013. For (b): 1, *Acartia clausi*; 2, *Acartia tonsa*; 3, *Calanus euxinus*; 4, *Centropages ponticus*; 5, *Oithona davisae*; 6, *Oithona similis*; 7, *Paracalanus parvus*; 8, *Pseudocalanus elongatus*. For (c): 1, *Oikopleura dioica*; 2, *Parasagitta setosa*; 3, *Penilia avirostris*; 4, Polychaeta larvae; 5, Rotatoria; 6, Cirripedia nauplii; 7, Bivalvia larvae; 8, Gastropoda larvae

Среди групп других организмов наибольший размах сезонных колебаний плотности выявлен у Rotifera — от средних значений в тысячи экз. \cdot м⁻³ весной до минимальных величин летом и осенью (см. табл. 3). Коловратки отмечены исключительно в акватории бухты (Б1, Б2 и Б3); в районе открытого побережья они не найдены. Весенний пик их обилия, 15 110 экз. \cdot м⁻³, зарегистрирован в районе Б3 (рис. 4), это 86,2 % от общей численности зоопланктона в данной акватории. Сообщества весеннего периода отличались от сообществ лета значимо ($p = 0,0034$) более высокой плотностью популяции *N. scintillans* — (974 ± 328) экз. \cdot м⁻³ по сравнению с (113 ± 58) экз. \cdot м⁻³ летом; осенью ноктилюка в планктоне отсутствовала.

Пространственная неоднородность таксономической структуры сообщества копепод определялась в основном изменчивостью соотношения долей *A. clausi*, *A. tonsa*, *C. ponticus*, *O. davisae* и *P. parvus*. Летом и осенью степень пространственных различий структуры была выражена сильнее, чем весной (рис. 5b). В группе прочих организмов пространственные изменения весной были обусловлены главным образом вариабельностью величин вклада коловраток и личинок циррипедий, летом — *P. avirostris*, личинок полихет и двустворчатых моллюсков, осенью — *O. dioica* и личинок двустворчатых моллюсков (рис. 5c).

Средняя численность суммарного зоопланктона во все сезоны в бухте (Б1 + Б2 + Б3) была достоверно выше, чем в открытом побережье, — $(5,3 \pm 1,9)$, $(16,3 \pm 2,7)$ и $(8,3 \pm 1,4)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ против $(0,8 \pm 0,3)$, $(4,6 \pm 1,2)$ и $(3,4 \pm 1,3)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ весной, летом и осенью соответственно (среднее \pm SE; $p < 0,006$). Аналогичное соотношение отмечено и по отдельности для сообществ копепод и прочих организмов, а также для *A. tonsa* ($p = 0,0080$), *O. davisae* ($p = 0,0004$) и Cirripedia ($p = 0,0003$). Средняя плотность *A. clausi*, *C. ponticus*, *O. dioica* и *P. avirostris* тоже была выше в бухте (рис. 4), но различия недостоверны. Средняя плотность популяций *C. euxinus*, *O. similis*, *P. parvus*, *P. elongatus*, *N. scintillans* и личинок *Vivalvia* была несколько выше в открытом побережье (рис. 4), однако различия недостоверны. Оценивая пространственную вариабельность показателей обилия внутри акватории бухты, следует отметить, что летом и осенью суммарная средняя плотность зоопланктона в центральной части (Б2) была выше, чем в восточной (Б3) и западной (Б1) (рис. 5a), но с учётом разброса значений эти различия недостоверны.

Выявленная тенденция повышения показателей обилия сообществ в срединной части Севастопольской бухты, по сравнению с показателями в восточной и западной частях, согласуется с результатами, полученными ранее: по материалам 1981–1983 гг. максимумы плотности и биомассы зоопланктона были зарегистрированы в центре бухты [Беляева, Загородняя, 1988]. Пространственные различия показателей обилия зоопланктона могут быть связаны с разными экологическими условиями в различных частях бухты, а именно с уровнем эвтрофикации, обусловленным антропогенным загрязнением. На основе изучения распределения фосфатов, силикатов, нитратов, нитритов, ионов аммония и количества взвешенного вещества в поверхностном слое в 1998–2000 гг. западная часть бухты была ранее отнесена к районам со слабым уровнем загрязнения, восточная — с умеренным, центральная — с сильным [Лопухин и др., 2007]. Центральная часть акватории бухты может отличаться более высоким уровнем трофности вод и, как следствие, более высокими величинами обилия планктона. В относительно чистых водах открытого побережья отмечены более низкие показатели плотности зоопланктона. Низкая плотность зоопланктона в открытом побережье может быть обусловлена и тем фактом, что пробоотбор осуществлён только в слое 10–0 м, а не во всём обитаемом столбе водных масс.

Дальнейшие исследования в акваториях Севастопольской бухты и открытого побережья в сочетании с анализом данных по гидрохимии позволят дополнить полученные результаты и выявить пространственные закономерности формирования сообществ зоопланктона в пределах данного региона.

Заключение. Между разными частями акваторий Севастопольской бухты и прилегающего открытого побережья выявлены пространственно-временные различия в количественных показателях и таксономической структуре зоопланктонных сообществ в рассмотренный весенне-осенний период 2013 г. Суммарная средняя плотность зоопланктона во все сезоны была выше в бухте, чем в открытом побережье. Отмечена тенденция к более высоким величинам плотности в срединной части бухты. Наибольший уровень различий таксономической структуры зоопланктона зарегистрирован между центрально-восточной частью бухты и открытым побережьем. Для летне-осеннего периода выявлено повышение разнообразия и, соответственно, степени сложности сообщества по направлению от восточной части бухты к открытому побережью. Наиболее низкий уровень разнообразия сообществ зафиксирован весной. Определено, что различия в таксономической структуре между сообществами сравниваемых акваторий весной обусловлены тремя, летом — девятью, осенью — пятью доминирующими таксонами, среди которых пять видов копепод (*Acartia clausi*, *Acartia tonsa*, *Centropages ponticus*, *Oithona davisae* и *Paracalanus parvus*), кладоцера *Penilia avirostris*, аппендикулярия *Oikopleura dioica*, личинки *Bivalvia* и *Cirripedia*, а также коловратки и жгутиконосец *Noctiluca scintillans*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем» (№ гос. регистрации 121040600178-6).

Благодарность. Авторы выражают благодарность С. М. Игнатьеву и Д. А. Алтухову за помощь в сборе проб зоопланктона, а также анонимным рецензентам — за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Алтухов Д. А., Губанова А. Д. *Oithona brevicornis* Giesbrecht в Севастопольской бухте в октябре 2005 – марте 2006 гг. // *Морской экологический журнал*. 2006. Т. 5, № 2. С. 32. [Altukhov D. A., Gubanova A. D. *Oithona brevicornis* Giesbrecht in the Sevastopol Bay in October, 2005 – March, 2006. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2006, vol. 5, no. 2, pp. 32. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/865>
- Беляева Н. В., Загородняя Ю. А. Зоопланктон Севастопольской бухты в 1981–1983 гг. // *Экология моря*. 1988. Вып. 29. С. 77–84. [Belyaeva N. V., Zagorodnyaya Yu. A. Zooplankton of the Sevastopol Bay in 1981–1983. *Ekologiya morya*, 1988, iss. 29, pp. 77–84. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3844>
- Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Чёрного моря // *Биология моря*. 1971. Вып. 24. С. 12–49. [Greze V. N., Baldina E. P., Bileva O. K. Dinamika chislennosti i produktsii osnovnykh komponentov zooplanktona v neriticheskoi zone Chernogo morya. *Biologiya morya*, 1971, iss. 24, pp. 12–49. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1592>
- Губанов В. В., Губанова А. Д., Родионова Н. Ю. Диагноз трофности вод Севастопольской бухты и взморья г. Севастополя // *Актуальные проблемы аквакультуры в современный период*: материалы Международной научной конференции, Ростов-на-Дону, 28 сентября – 02 октября 2015 г. Ростов-на-Дону: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 64–66. [Gubanov V. V., Gubanova A. D., Rodionova N. Yu. Diagnosis of water trophicity in the Sevastopol Bay and its offshore. In: *Current Issues in Aquaculture*: proceedings of the International Scientific Conference, Rostov-on-Don, 28 September – 02 October, 2015. Rostov-on-Don: FGBNU “AzNIIRKh”, 2015, pp. 64–66. (in Russ.)]
- Губанова А. Д. *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте: появление, сезонная динамика, размерная структура // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 55–58. [Gubanova A. D. *Acartia tonsa* Dana in the Sevastopol Bay: Appearance, seasonal dynamic, size structure. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 55–58. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4299>

6. 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, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94–104. [Gubanova A. D. Long-term changes in the specific composition and abundance of genera *Acartia* Dana copepod in the Sevastopol Bay. In: *Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds) ; NAS Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 94–104. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
7. Губанова А. Д., Алтухов Д. А., Попова Е. В., Гарбазей О. А. *Oithona davisae* – новый вид копепод в Чёрном море: многолетняя динамика, пространственное распространение, влияние на сообщество зоопланктона // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 154–157. [Gubanova A. D., Altukhov D. A., Popova E. V., Garbazey O. A. *Oithona davisae*, the new species of copepods in the Black Sea: Long-term dynamics, spatial distribution and impact on zooplankton community. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016. Sevastopol, 2016, vol. 1, pp. 154–157. (in Russ.)]
8. Губарева Е. С., Светличный Л. С., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Бат Л., Кидейс А. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Beroe ovata* в Чёрном море (1999–2003 гг.) // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 1. С. 39–46. [Hubareva E. S., Svetlichny L. S., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Finenko G. A., Bat L., Kideys A. Zooplankton community state in the Sevastopol Bay after the invasion of ctenophore *Beroe ovata* in the Black Sea (1999–2003). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 1, pp. 39–46. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/732>
9. Дацьк Н. А., Романова З. А., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е. Структура зоопланктонного сообщества в прибрежных водах Крыма (район Севастополя) и трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон – мнемипсис в 2004–2008 гг. // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 2. С. 28–38. [Datsyk N. A., Romanova Z. A., Finenko G. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E. Zooplankton community structure in the inshore waters of the Crimean coasts (Sevastopol area) and trophic relations in the food chain zooplankton–*Mnemiopsis* in 2004–2008. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 2, pp. 28–38. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1210>
10. Загородняя Ю. А., Темных А. В., Морякова В. К. Сезонные изменения голопланктона в прибрежной зоне Чёрного моря в 2002 г. // *Морской экологический журнал*. 2007. Т. 6, № 1. С. 31–43. [Zagorodnyaya Yu. A., Temnykh A. V., Moryakova V. K. Holoplankton seasonal dynamics in inshore waters of the Black Sea in 2002. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 6, no. 1, pp. 31–43. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/894>
11. Ковалев А. В. Сезонные изменения зоопланктона в Севастопольской бухте // *Гидробиологический журнал*. 1980. Т. 16, № 6. С. 9–14. [Kovalev A. V. Sezonnnye izmeneniya zooplanktona v Sevastopol'skoi bukhte. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1980, vol. 16, no. 6, pp. 9–14. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2866>
12. Лопухин А. С., Овсяный Е. И., Романов А. С., Ковардаков С. А., Сысоева И. В., Брянцева Ю. В., Рылькова О. А., Гаврилова Н. А., Губанов В. В., Лопухин С. А., Каменир Ю. Г., Гомис К., Вильсон Д. Г., Кемп Р. Б. Сезонные особенности гидролого-гидрохимической структуры вод Севастопольской бухты, микропланктон и распределение его биохимических компонент (Чёрное море, наблюдения

- 2004–2005 гг.) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2007. № 15. С. 74–109. [Lopukhin A. S., Ovsyany E. I., Romanov A. S., Kovardakov S. A., Syssoeva I. V., Bryantseva Yu. V., Ryl'kova O. A., Gavrilova N. A., Gubanov V. V., Lopukhin S. A., Kamenir Yu. G., Gomis C., Wilson J. G., Kemp R. B. Seasonal peculiarities of hydrologic-hydrochemical structure of Sevastopol Bay water, microplankton and distribution of its biochemical components (the Black Sea, observations of 2004–2005). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zoni i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2007, no. 15, pp. 74–109. (in Russ.)]
13. Павлова Е. В., Овсяный Е. И., Гордина А. Д., Романов А. С., Кемп Р. Б. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты // *Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу* / под ред. Е. В. Павловой, Н. В. Шадрина. Севастополь : Аквавита, 1999. Гл. 2. С. 70–95. [Pavlova E. V., Ovsyany E. I., Gordina A. D., Romanov A. S., Kemp R. B. Modern state and tendencies of change in Sevastopol Bay ecosystem. In: *Akvatoriya i berega Sevastopolya: ekosistemnye protsessy i uslugi obshchestvu* / E. V. Pavlova, N. V. Shadrin (Eds). Sevastopol : Akvavita, 1999, chap. 2, pp. 70–95. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5248>
 14. Серёгин С. А., Попова Е. В. Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца, *Oithona davisae*, в прибрежных водах Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. Т. 9, № 3. С. 90–100. [Seregin S. A., Popova E. V. Long-term dynamics of abundance of the copepod-invader, *Oithona davisae*, in the coastal waters of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2016, vol. 9, no. 3, pp. 90–100. (in Russ.)]
 15. 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. [Temnykh A. V., Zagorodnyaya Yu. A., Moryakova V. K. Spatial variability of seasonal dynamics of zooplankton in coastal waters of southwestern Crimea in 2002 and 2003. *Ekologiya morya*, 2008, iss. 75, pp. 23–30. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4795>
 16. Clarke K. R., Warwick R. M. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd ed. Plymouth : PRIMER-E Ltd., 2001, 171 p.
 17. Gubanov A. D., Polikarpov I. G., Saburova M. A., Prusova I. Yu. Long-term dynamics of mesozooplankton by the example of the Copepoda community in Sevastopol Bay (1976–1996). *Oceanology*, 2002, vol. 42, no. 4, pp. 512–520.
 18. Gubanov A. D., Garbazev O. A., Popova E. V., Altukhov D. A., Mukhanov V. S. *Oithona davisae*: Naturalization in the Black Sea, interannual and seasonal dynamics, and effect on the structure of the planktonic copepod community. *Oceanology*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 912–919. <https://doi.org/10.1134/S0001437019060079>
 19. Gubanov A., Drapun I., Garbazev O., Krivenko O., Vodiasova E. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Black Sea: Morphology, genetic analysis, and variability in seasonal and interannual abundance. *PeerJ*, 2020, vol. 8, art. no. e10153 (26 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.10153>

SPATIAL-TEMPORAL DYNAMICS OF THE ZOOPLANKTON ASSEMBLAGE STRUCTURE IN COASTAL WATERS NEAR SEVASTOPOL IN THE SPRING–AUTUMN PERIOD

E. A. Galagovets and I. Yu. Prusova

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

Zooplankton of the coastal water area near Sevastopol are quite well studied. However, there are few comprehensive investigations of local zooplankton assemblages involving the characterization of all the taxa forming them. Moreover, previous research was mainly based on material sampled in the Sevastopol Bay at only one or two stations – at the bay mouth and/or in its apex, and there was

no analysis of zooplankton spatial variability within the bay. The aim of this work is to characterize the spatial-temporal dynamics of zooplankton communities in the Sevastopol Bay and the adjacent open coastal waters in the spring–autumn 2013. We analyzed zooplankton sampled in April–November 2013 in the western, central, and eastern Sevastopol Bay, as well as at three stations in the adjacent open coastal area: two miles from the Sevastopol Bay mouth, near the Uchkuevka village, and at the Kruglaya Bay mouth. To assess spatial-temporal differences in the taxonomic structure of zooplankton assemblages, we applied analysis of similarities (ANOSIM), used nonparametric multidimensional scaling (MDS), and determined the contribution of individual taxa to the Bray–Curtis dissimilarity between sample groups (SIMPER). When analyzing beta diversity, the Shannon index was applied. As revealed, during the study period, there were spatial-temporal differences in the abundance and taxonomic structure of zooplankton communities between various areas of the Sevastopol Bay and the adjacent open coastal waters. The highest degree of dissimilarity in the taxonomic structure of zooplankton was recorded between the central–eastern bay and the open coastal area. When comparing assemblages of these water areas, R values (ANOSIM) were 0.926, 0.572, and 0.761 ($p < 0.03$) in spring, summer, and autumn, respectively. The mean total abundance of zooplankton in the bay in all seasons was higher than in the open coastal water area: (5.3 ± 1.9) , (16.3 ± 2.7) , and (8.3 ± 1.4) thousand ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ vs. (0.8 ± 0.3) , (4.6 ± 1.2) , and (3.4 ± 1.3) thousand ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ in spring, summer, and autumn, respectively (mean \pm SE; $p < 0.006$). There was a tendency towards higher density values in the central Sevastopol Bay. A change in the level of diversity and, accordingly, in the degree of complexity of zooplankton assemblage was revealed in the spatial-temporal aspect. In spring, the lowest level of diversity was registered, with a mean (\pm SE) value of the Shannon index H' of 1.09 ± 0.16 . In summer and autumn, the values increased to 1.94 ± 0.11 and 1.48 ± 0.09 , respectively. In summer–autumn period, the values of H' were higher in the open coastal area (2.07 ± 0.09) and lower in the inner water area (1.53 ± 0.09). As determined, the differences in the taxonomic structure between the communities of the compared water areas were driven by three dominant taxa in spring, nine in summer, and five in autumn.

Keywords: zooplankton, copepods, taxonomic structure, diversity, Sevastopol Bay