

УДК 595.34-152(262.5.03)

**АНОМАЛЬНОЕ СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ
ПОПУЛЯЦИИ КОПЕПОДЫ *CALANUS EUXINUS*
В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ ОСЕНЬЮ 2019 Г.:
ЧТО ПРОИСХОДИТ В МОРСКОЙ ЭКОСИСТЕМЕ?**

© 2025 г. **Е. С. Губарева, Б. Е. Аннинский**

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

Поступила в редакцию 15.02.2024; после доработки 05.08.2024;
принята к публикации 25.12.2024.

В ходе планктонных работ, проведённых в глубоководных районах Чёрного моря и на его шельфе у Крымского полуострова в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»), исследовали количественное распределение, численность, биомассу, размерно-возрастную структуру и жировые резервы популяции копеподы *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Пробы зоопланктона отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия 0,5 м², ячей 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна или от нижней границы кислородной зоны до поверхности моря. Размеры и возраст *C. euxinus* определяли под микроскопом. Содержание запасных липидов в популяции оценивали по удельному объёму жировых мешков у рачков старших возрастных стадий. Установлено, что продолжающееся потепление в Азово-Черноморском регионе привело в 2019 г. к сокращению численности и биомассы *C. euxinus* в глубоководных районах до $(5,3 \pm 0,5)$ тыс. экз.·м⁻² и $(3,7 \pm 0,3)$ г·м⁻² соответственно, а также к изменениям в структуре популяции. Отчасти этому способствовало ослабление зимнего конвективного перемешивания водных масс. Вероятно, ещё более существенным для *C. euxinus* было то, что из-за сильной засухи 2018–2019 гг. произошло резкое снижение паводкового стока рек, ограничившее до минимума поступление биогенных элементов в море. Вследствие слабого выноса с речным стоком нитратов, фосфатов и особенно силикатов массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для своего развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *C. euxinus*. Некоторое повышение жирности V копеподитов осенью 2019 г. объяснимо аномальной разреженностью популяции *C. euxinus* в этом году, обусловленной, возможно, беспрецедентно высокой биомассой желтелых планктофагов и особенно медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757 в зимне-весенний период 2017–2018 гг.

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, численность, биомасса, запасные липиды, межгодовая динамика, Чёрное море

Копепода *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 — ключевой вид мезозоопланктона Чёрного моря, формирующий в глубоководных районах от 60 до 75 % всей его биомассы, или от 76 до 85 % биомассы планктонных ракообразных [Аннинский, Тимофте, 2009; Загородняя и др., 2023; Arashkevich et al., 2014]. Этот вид относится к наиболее крупным черноморским веслоногим: длина тела самок может достигать 4,5 мм, самцов — 3,4 мм [Сажина, 1987].

Примечательной особенностью *C. euxinus* является высокое содержание восков (до 40 % от объёма тела) [Yuneva et al., 1999], аккумулируемых преимущественно старшими копеподами и взрослыми рачками в жировом мешке. Из-за жировых включений некоторые особи иногда приобретают красноватую окраску. Благодаря своей заметности, высокой пищевой ценности и склонности к образованию локальных скоплений, *C. euxinus* исключительно важен для рациона мелких пелагических рыб, особенно холодолюбивого черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827), в пище которого преобладает крупный холодноводный зоопланктон [Латун, 2014; Bayhan, Sever, 2015; Yuneva et al., 2016].

В течение года *C. euxinus* может иметь до восьми генераций [Сажина, 1987], что сохраняет общую биомассу особей почти на одном уровне, обычно с небольшим повышением весной и сокращением в зимние месяцы [Vinogradov et al., 1999]. В 1970–1980-х гг. средняя биомасса вида в открытых районах моря колебалась в пределах 5–10 г·м⁻², однако под влиянием проникшего в Чёрное море гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1860) в 1991–1992 гг. она сократилась здесь до 1–3 г·м⁻² [Ковалев, 1996; Vinogradov et al., 1999]. К октябрю 2005 г. биомасса *C. euxinus* в глубоководной западной части моря вновь достигла 6,2 г·м⁻² [Аннинский, Тимофте, 2009], а осенью 2016 и 2017 гг. южнее Крыма составила 7,1 и 7,3 г·м⁻² соответственно [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024].

Вместе с тем существенные межгодовые флуктуации численности и биомассы мезозоопланктона на шельфе Чёрного моря [Аннинский и др., 2020; Gubanova et al., 2022] свидетельствуют о том, что популяции копепод не только восприимчивы к экспансии желетельных планктофагов, но и зависимы от изменений гидрологического режима Чёрного моря. Среднегодовая температура его поверхности повышалась в последние десятилетия в среднем на 0,052 °С в год [Гинзбург и др., 2021]. Глубина проникновения кислорода в Чёрном море сократилась с 140 м в 1955 г. до 90 м в 2015 г., а его общий запас уменьшился на 44 % [Capet et al., 2016]. В море развиваются застойные явления [Полонский, Валле, 2020; Vidnichuk, Konvalov, 2021], воздействующие на вертикальные миграции и на формирование липидов у холодноводных ракообразных, прежде всего копеподы *C. euxinus*, значительная часть популяции которой постоянно находится в состоянии диапаузы вблизи нижней границы оксиклина [Vinogradov et al., 1992].

Осенние исследования численности, биомассы, распределения, размерно-возрастной структуры и жировых резервов популяции копеподы *Calanus euxinus* в Чёрном море в 2019 г. продолжили серию аналогичных работ 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024], направленных на изучение реакции этого вида на потепление климата в регионе и на вызванные этим изменения гидрологического режима моря в последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Осенью 2019 г. в Чёрном море (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», 7–21 октября) зоопланктон исследовали на 69 станциях, находящихся в глубоководных и шельфовых районах к юго-западу, югу и юго-востоку от Крыма в секторе с координатами от 43°02′ до 44°59′ с. ш. и от 32°10′ до 38°40′ в. д. (рис. 1). Три станции располагались в зоне внутреннего шельфа (глубины < 50 м), десять станций — в зоне внешнего (глубины 50–200 м). Глубоководные станции по своему гидрологическому режиму были условно разделены на относящиеся к районам ядра циклонических круговоротов с глубиной залегания изопикнического слоя ($\sigma_t = 16,2$) менее 125 м (18 станций), циклонической периферии — с глубиной этого слоя в пределах 126–150 м (31 станция), а также антициклонических вихрей — с его заглублением, превышающим 150 м (7 станций) (рис. 2).

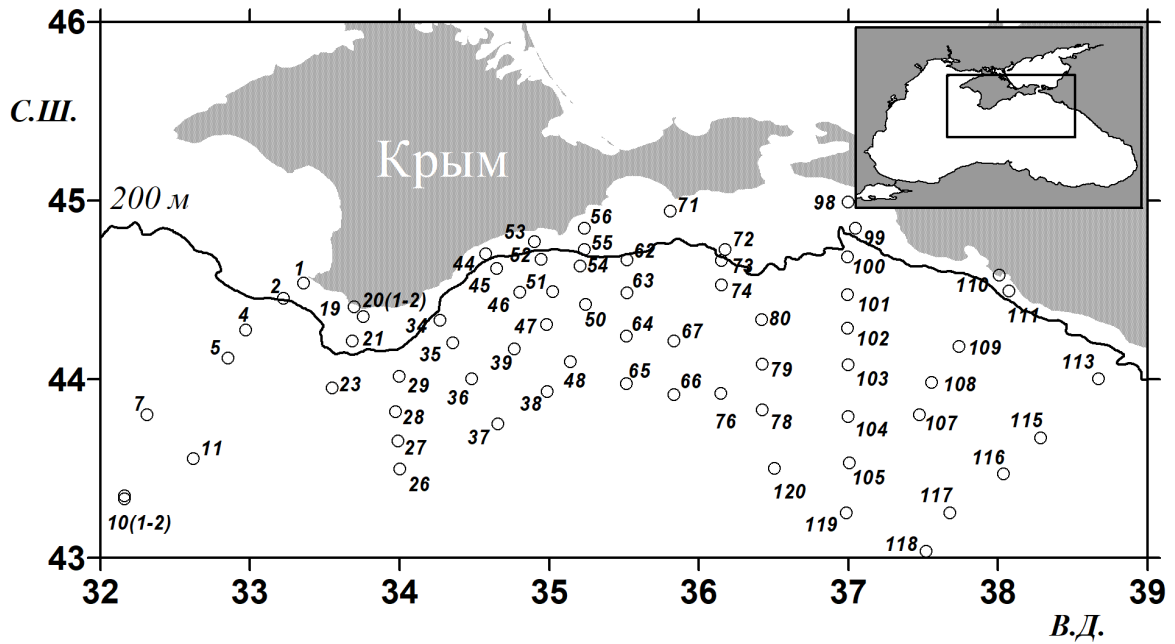


Рис. 1. Карта-схема станций отбора планктонных проб в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»). Линией показана 200-м изобата. Цифровые обозначения — номера станций

Fig. 1. The map of sampling survey (with station numbers identified) in the northwestern, central, and northeastern Black Sea during the 110th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” in October 2019. The line shows the 200-m isobath

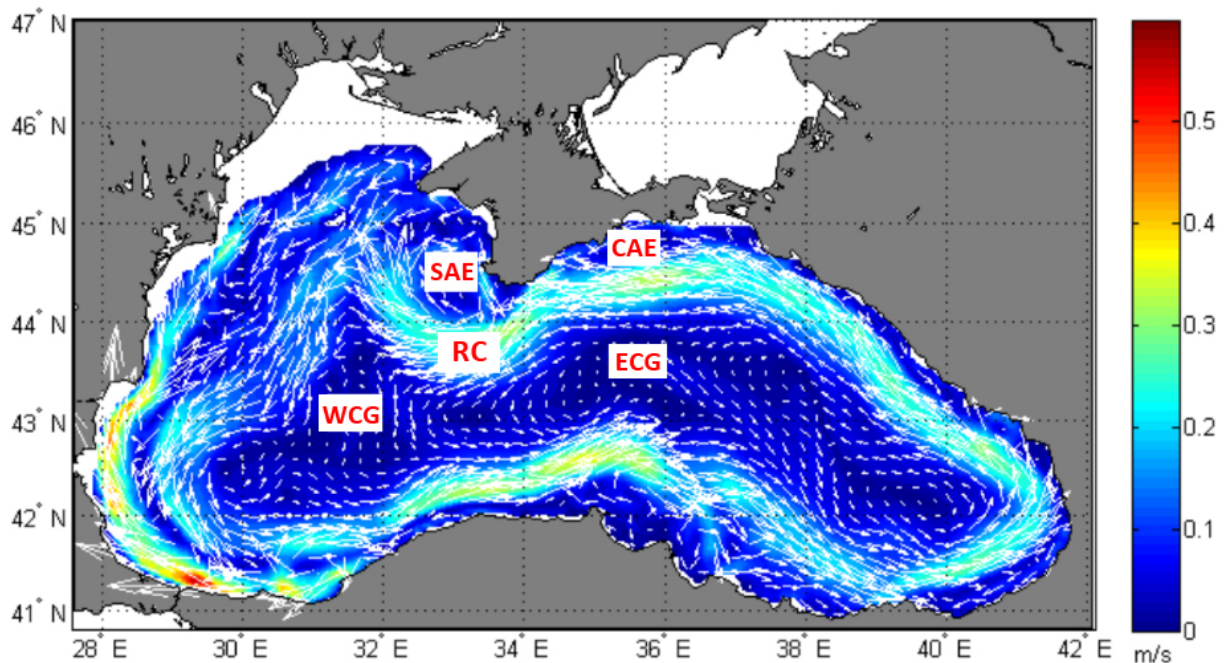


Рис. 2. Гидродинамическая активность в Чёрном море на глубине 30 м в период с 15 октября по 15 ноября 2019 г. (<https://dekosim.ims.metu.edu.tr/BlackSeaModels/BlackSeaModels.shtml>). RC — Основное черноморское течение; WCG — Западный циклонический круговорот; ECG — Восточный циклонический круговорот; SAE — Севастопольский антициклон; CAE — Крымский антициклон

Fig. 2. Hydrodynamic activity in the Black Sea at a 30-m depth from 15 October to 15 November, 2019 (<https://dekosim.ims.metu.edu.tr/BlackSeaModels/BlackSeaModels.shtml>). RC, the Rim Current; WCG, the Western Cyclonic Gyre; ECG, the Eastern Cyclonic Gyre; SAE, the Sevastopol Anticyclonic Eddy; CAE, the Crimea Anticyclonic Eddy

Перед планктонными работами на станциях проводили гидрологические измерения с использованием зонда Sea-Bird 911plus CTD (США), оценивая вертикальные профили температуры, солёности и удельной плотности морской воды (σ_t). Зоопланктон количественно отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия 0,5 м², ячейка 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна или от нижней границы кислородной зоны ($\sigma_t = 16,2$) до поверхности моря. Пробы с *C. euxinus*, включающие копепоидитные и взрослые стадии развития, фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного боратами формалина. Последующую их обработку проводили в лаборатории: пробы просматривали в камере Богорова под стереомикроскопом, измеряя и идентифицируя возрастные стадии *C. euxinus*. Обычно о структуре популяции судили по тотальному просмотру всей пробы, но при высокой численности старших возрастных стадий их количество определяли по аликвотам [Alexandrov et al., 2020]. Содержание резервного жира у *C. euxinus* оценивали по объёму жировых мешков у V копепоидитов, самок и самцов на основе соответствующих измерений, выполненных для 20 особей определённой стадии на каждой станции.

Индивидуальный сырой вес копепоидитов 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, г·см⁻³ [Светличный, Губарева, 2014].

Объём тела копепоидитных стадий, самцов и самок (V_b , мм³) определяли 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 копепоидитов и самок [Svetlichny et al., 2009].

Объём жирового мешка (V_{sac}) рассчитывали 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 [Светличный, Губарева, 2011].

Данные обработаны с использованием программ MS Office Excel 2010, Grapher 7, PAST 4.05 [Hammer et al., 2001] и Surfer 8. Во всех случаях приведены средние величины и соответствующие значения стандартной ошибки ($\pm SE$). Различия между сопоставляемыми рядами данных оценены по t -критерию Стьюдента и по непараметрическому критерию Манна — Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия в районе исследований. Температура поверхности моря изменялась в анализируемый период от +15,6 до +20,4 °С, составляя в среднем (+18,4 \pm 0,1) °С, и была несколько ниже в центральных глубоководных районах к югу от Крымского полуострова (рис. 3).

Поле температуры в этом районе указывает на значительное поступление глубинных холодных вод к поверхности, что могло быть связано с гидродинамической нестабильностью периферии Восточного циклонического круговорота. Об этом же свидетельствует топографически близкий к изменению температуры рост солёности поверхностных вод. В западной части сектора исследований солёность варьировала в пределах 18,28–18,62 PSU,

в среднем составляя $(18,4 \pm 0,02)$ PSU. На востоке диапазон её изменений был шире — от 17,37 до 19,36 PSU, в среднем $(18,6 \pm 0,1)$ PSU, при минимальных значениях на ст. 72 и 73 (17,37–18,27 PSU). Снижение солёности на этих станциях было вызвано выносом в предпроливный Керченский район распреснённых вод Азовского моря.

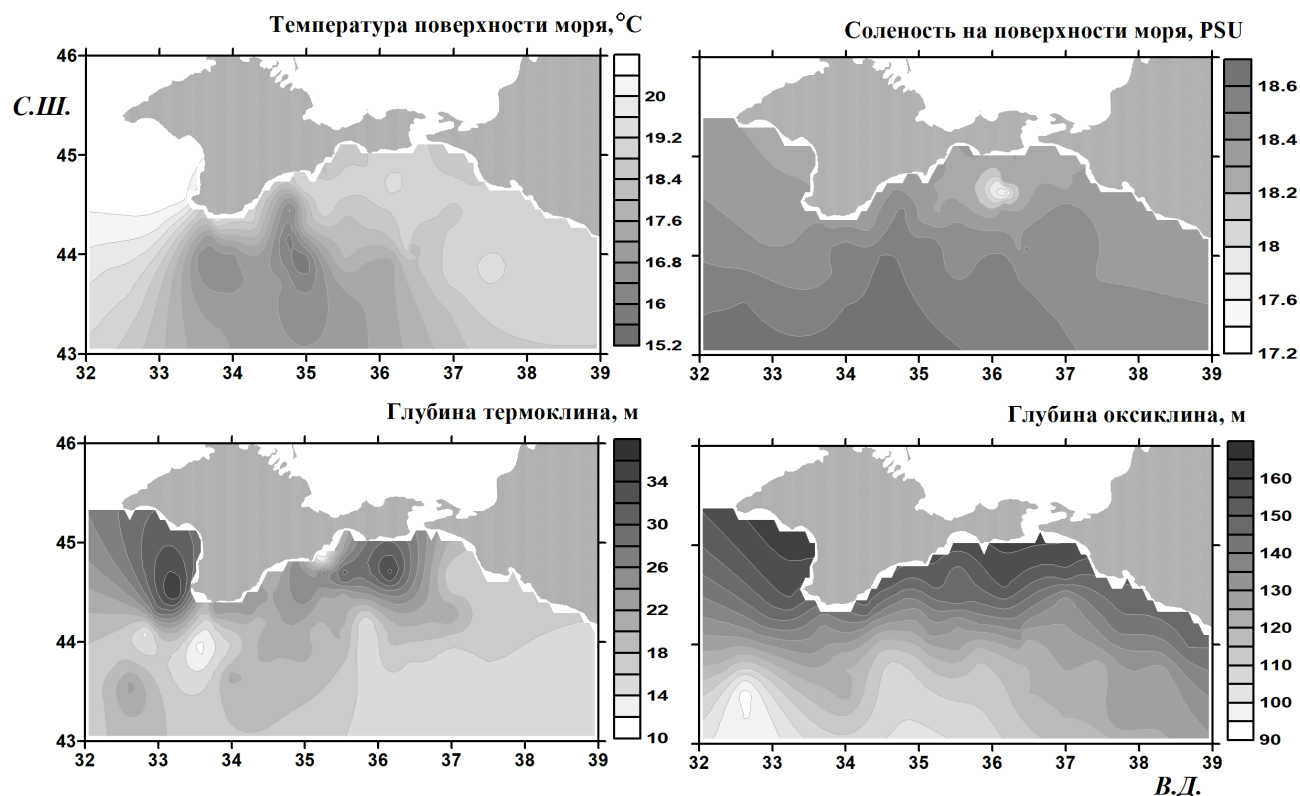


Рис. 3. Пространственное распределение температуры ($^{\circ}\text{C}$) и солёности (PSU) в верхнем слое моря, а также глубины залегания (м) верхней границы термоклина и нижней границы кислородной зоны Чёрного моря в период с 7 по 21 октября 2019 г.

Fig. 3. Spatial distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$) and salinity (psu) in the sea upper layer, as well as depths (m) of the upper boundary of the thermocline and the lower boundary of the oxygen zone in the Black Sea on 7–21 October, 2019

Нижняя граница верхнего квазиоднородного слоя, соответствующая верхней границе термоклина, на западе и востоке глубоководной части моря находилась приблизительно на одном глубинном горизонте — 11–36 м [в среднем $(21,0 \pm 1,0)$ м] и 14–34 м [в среднем $(20,0 \pm 1,4)$ м]. В обоих случаях глубина залегания термоклина в основном регулировалась мезомасштабной циркуляцией водных масс: термоклин поднимается в районах циклонической циркуляции (южнее мыса Херсонес, ст. 23) и опускается в ядрах антициклонических вихрей, среди которых особенно заметны Севастопольский и Крымский антициклоны.

Количественное распределение *Calanus euxinus*. Максимальные величины численности ($21,2$ тыс. экз. $\cdot \text{м}^{-2}$) и биомассы ($15,3$ г $\cdot \text{м}^{-2}$) *C. euxinus* в октябре 2019 г. (рис. 4) были отмечены в области циклонического меандра Основного черноморского течения, регистрируемого по относительно небольшой глубине нахождения термоклина и по локальному снижению температуры поверхности моря в этом районе (ст. 23) (см. рис. 3). Вместе с тем в целом достоверной зависимости биомассы вида от характера гидродинамических явлений в глубоководной части моря выявлено не было, хотя общая численность особей всё же постепенно возрастала по мере заглубления нижней границы кислородной зоны (далее — НГКЗ) ($r = 0,32$; $p < 0,05$). Средняя биомасса

C. euxinus немного повышалась в направлении от центральных районов циклонических круговоротов $[(3,2 \pm 0,3) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}]$ к их периферии $[(4,2 \pm 0,5) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}]$, но при опускании НГКЗ до 150–160 м снижалась $[(2,9 \pm 0,4) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}]$. Аналогичным образом изменялась численность этого вида, составлявшая $(3,7 \pm 0,4)$, $(6,2 \pm 0,7)$ и $(5,8 \pm 1,1)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ (в той же последовательности). Небольшое повышение численности по мере заглубления НГКЗ обусловлено увеличением количества младших копепоидитных стадий, которые развиваются в более прогретых водах, вытесняемых к периферии циклонических круговоротов центробежными течениями.

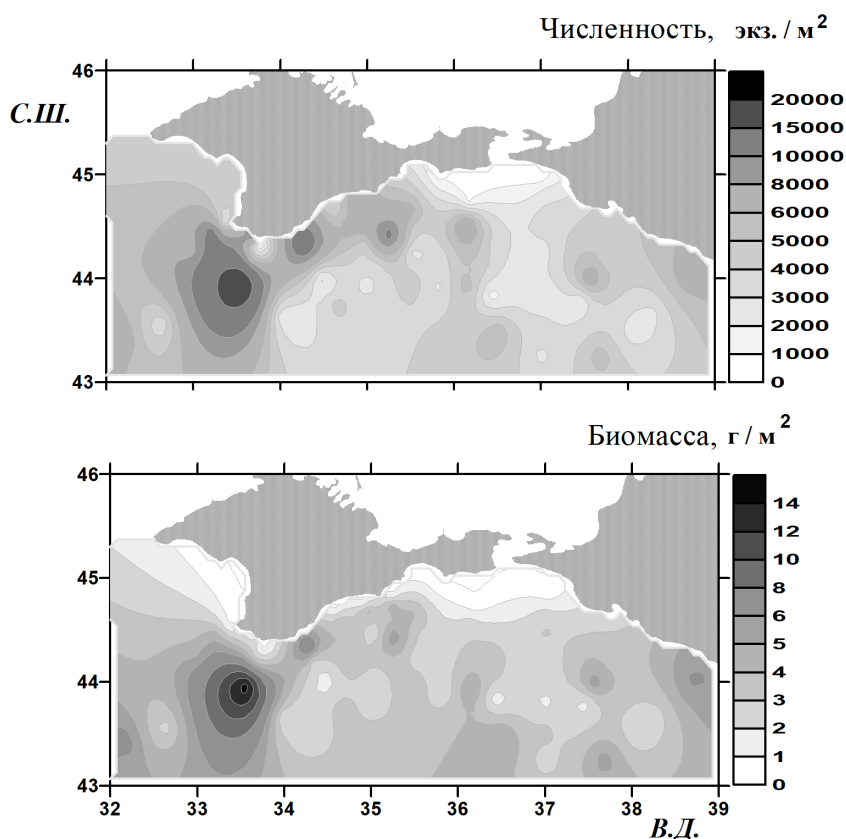


Рис. 4. Численность и биомасса копеподы *Calanus euxinus* в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря в октябре 2019 г.

Fig. 4. Abundance and biomass of a copepod *Calanus euxinus* in the northwestern, central, and northeastern Black Sea in October 2019

Численность и биомасса *C. euxinus* в глубоководных районах составили $(5,3 \pm 0,5)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(3,7 \pm 0,3) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ соответственно, тогда как на внешнем шельфе эти популяционные показатели уменьшились до $(4,8 \pm 1,1)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(1,5 \pm 0,5) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$. Значительное (в 2,5 раза; $p < 0,001$) снижение биомассы рачка связано с тем, что вид в мелководной зоне представлен преимущественно младшими возрастными стадиями. На внутреннем шельфе численность и биомасса этой копеподы были ещё меньше — $(2,2 \pm 1,5)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(0,3 \pm 0,3) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ соответственно.

Возрастная структура популяции *Calanus euxinus*. Структура популяции копеподы зависела от особенностей гидродинамического режима (рис. 5). В центральных районах циклонических круговоротов доли V копепоидитов $[(49,5 \pm 4,1) \text{ \%}]$ и самок $[(33,1 \pm 3,2) \text{ \%}]$ были в 1,5–2 раза выше, чем в антициклонических вихрях $[(31,4 \pm 2,4) \text{ и } (15,9 \pm 4,5) \text{ \%}]$ соответственно. Доли I–III и IV копепоидитов возрастали в обратном направлении — от $(6,2 \pm 1,3)$ и $(2,2 \pm 0,4) \text{ \%}$ соответственно при НГКЗ 100–125 м до $(35,3 \pm 5,0)$ и $(10,5 \pm 2,4) \text{ \%}$ при НГКЗ 150–160 м. Относительная численность самцов в среднем варьировала в пределах 6,7–10,5 %.

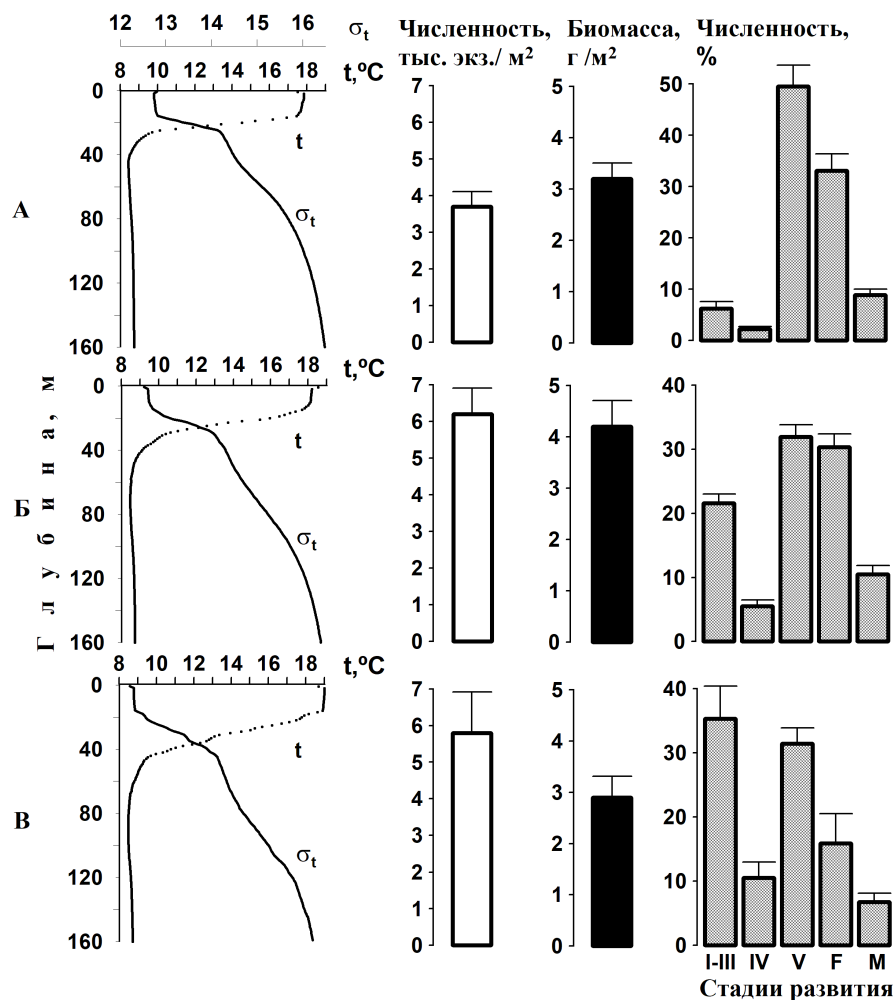


Рис. 5. Изменение численности (тыс. экз. \cdot м $^{-2}$), биомассы (г \cdot м $^{-2}$) и возрастной структуры (% общей численности) популяции *Calanus euxinus* в зависимости от особенностей гидрологического режима — вертикального распределения температуры (t , °C) и условной плотности (σ_t) морской воды в глубоководных районах Чёрного моря. Глубина нижней границы кислородной зоны моря ($\sigma_t = 16,2$): 100–125 м (А); 126–150 м (Б); 151–160 м (В)

Fig. 5. Total abundance (thousand ind. \cdot м $^{-2}$), biomass (g \cdot м $^{-2}$), and age structure (% of total abundance) in *Calanus euxinus* population in relation to vertical profiles of seawater temperature (t , °C) and density (σ_t) in deep-sea areas of the Black Sea. The depth of the lower boundary of the oxygen zone ($\sigma_t = 16,2$): 100–125 m (A); 126–150 m (B); 151–160 m (B)

На внешнем шельфе доля I–III копеподитов повысилась до (64,8 \pm 7,8) %, а доли V копеподитов, самок и самцов сократились до (13,2 \pm 3,1), (9,3 \pm 4,0) и (2,8 \pm 0,9) % соответственно. Численное доминирование ранних возрастных стадий в популяции *C. euxinus* стало ещё более заметным на внутреннем шельфе, где доля I–III копеподитов возросла до (89,0 \pm 2,1) %, а V копеподиты и взрослые особи присутствовали осенью, как правило, единично.

Жировые резервы популяции *Calanus euxinus*. Содержание запасных липидов в теле старших копеподитных стадий было выше в глубоководных районах, где удельный объём жировых мешков у V копеподитов, самок и самцов достигал (24,0 \pm 0,7), (7,0 \pm 1,1) и (11,5 \pm 0,5) % объёма тела соответственно. Особенно много липидов было накоплено V копеподитами [(25,7 \pm 1,2) %], самками [(9,7 \pm 1,2) %] и самцами [(13,1 \pm 0,8) %] в центральной части циклонических круговоротов (по сравнению с периферическими участками), однако эти различия оказались недостоверными ($p > 0,05$). На внешнем шельфе V копеподиты имели вдвое меньшие,

чем в открытом море, запасы жиров [(11,9 ± 1,7) %; $p < 0,001$]. При этом средний объём жирового мешка у самок и самцов [(6,3 ± 0,8) и (8,0 ± 1,4) % соответственно] существенно не изменился ($p > 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В глубоководных районах биомасса *C. euxinus* в октябре 2019 г. оказалась практически вдвое ниже ($p < 0,001$), чем в осенние периоды 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024]. Более того, она существенно уступала ($p < 0,05$) биомассе этого вида в 2005 г. [Аннинский, Тимофте, 2009], когда мезозoopланктонное сообщество, по-видимому, ещё только восстанавливалось после ущерба, нанесённого ему проникшим в море гребневиком *M. leidy*. Сильнее всего биомасса копеподы сократилась в центральных районах циклонической циркуляции ($p < 0,001$) и на их периферии ($p < 0,001$ в 2016 г.; $p < 0,05$ в 2017 г.). Между тем и в районах заглупления поверхностных вод биомасса рачка в среднем была в 2–2,5 раза ниже, чем в 2016 и 2017 гг., хотя из-за существенной вариабельности данных в первом случае это не нашло статистического подтверждения ($p > 0,05$). На внешнем шельфе двукратное снижение биомассы *C. euxinus* также было недостаточно значимым ($p > 0,05$).

Межгодовые изменения в численности рачка в целом по своему характеру были схожи с синхронной динамикой его биомассы. Однако замечено, что в 2019 г., по сравнению с 2016 и 2017 гг., на периферии циклонических круговоротов снижение численности *C. euxinus* оказалось на 10–20 % менее интенсивным, чем уменьшение биомассы, а в антициклонической глубоководной части моря разница достигала уже 30–40 %. Это означает, что негативные изменения в популяции копеподы в 2019 г. в большей мере затронули старшие возрастные стадии, чей вклад в формирование общей биомассы является определяющим. Ранние копеподиты, более значимые при оценке общей численности, в основном сохранили своё количественное присутствие в планктоне.

Действительно, анализ изменений в структуре популяции *C. euxinus* показал, что доля I–III копеподитов в глубоководной части моря в среднем постепенно увеличивалась — от 5,7 % в 2016 г. до 17,6 % в 2017 г. и до 21,0 % в 2019 г. В основном это было обусловлено ростом их относительного количества в зоне антициклонической циркуляции, где в те же годы на эти стадии приходилось 12,2, 16,1 и 35,3 % всей численности особей соответственно. В то же время доля V копеподитов здесь последовательно сокращалась от 48,2 и 35,7 % в 2016 и 2017 гг. до 31,4 % в 2019 г. Аналогичные изменения (от 27,7 и 25,3 до 15,9 %) прослеживались и в относительном количестве самок.

Сокращению численности и биомассы V копеподитов в глубоководной части моря в 2019 г. сопутствовало повышение их жирности (рис. 6). Объём жирового мешка этих копеподитов в 2019 г. увеличился по сравнению с таковым в 2016 и 2017 гг. в условиях с разным гидрологическим режимом — в центральных районах циклонической циркуляции (от 16,6 и 17,2 до 23,7 %), на их периферии (от 16,6 и 18,7 до 24,4 %) и в зоне антициклонических вихрей (от 17,4 и 18,6 до 23,7 %). В то же время значительных межгодовых изменений объёма жировых мешков самок и самцов *C. euxinus* не обнаружено, что указывает на неоднородность их состава по готовности к размножению, тогда как большие запасы липидов у V копеподитов в 2019 г. свидетельствуют о близости завершающей стадии метаморфоза этих рачков, а также об их высоком репродуктивном потенциале при созревании. Судя по возросшим жировым запасам, в 2019 г. V копеподиты были лучше обеспечены пищей, чем в 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024]. Возможно, это произошло из-за того, что популяция *C. euxinus* в 2019 г. оказалась вдвое более разреженной, чем в 2016–2019 гг., и внутривидовая конкуренция за пищу была ослабленной.

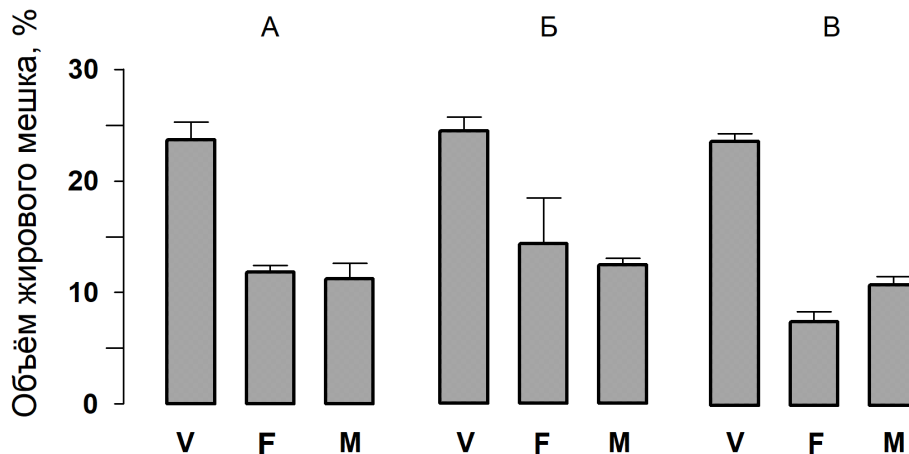


Рис. 6. Объём жировых мешков (% объёма тела) у V копеподитов (V), самок (F) и самцов (M) *Calanus euxinus* из районов Чёрного моря с разной глубиной залегания нижней границы кислородного слоя ($\sigma_t = 16,2$) в октябре 2019 г.: 100–125 м (А); 126–150 м (Б); 151–160 м (В)

Fig. 6. Specific oil sac volume (% of body volume) in V copepodites (V), females (F), and males (M) of *Calanus euxinus* from the Black Sea areas with different depths of the lower boundary of the oxygen zone ($\sigma_t = 16.2$) in October 2019: 100–125 m (A); 126–150 m (B); 151–160 m (B)

Таким образом, к наиболее характерным особенностям популяции *C. euxinus* в 2019 г. можно отнести:

- 1) значительное сокращение численности и биомассы особей;
- 2) структурные популяционные изменения, в основном обусловленные бóльшим представительством молодежи и снизившейся численностью старших возрастных стадий;
- 3) увеличившееся количество резервных липидов у V копеподитов.

Конкретные причины указанных изменений, как и временные рамки, в которые эти изменения произошли, точно не известны. Однако можно отметить ряд важных обстоятельств, несомненно имевших значение в 2017–2019 гг. и для черноморской пелагической биоты в целом, и для популяции *C. euxinus* в частности.

За 2017–2019 гг. среднегодовая температура в бассейне Чёрного моря повысилась на ~ 2 °C, причём зима 2017/2018 г. была более тёплой, чем обычно, а зима 2018/2019 г. — экстремально тёплой, с температурой воздуха на $2,7$ °C выше нормы [Гинзбург и др., 2021]. Такое потепление не только замедлило сезонное остывание поверхности моря, но и сохранило по меньшей мере на 1 °C более высокую температуру в ядре холодного перемешанного слоя и в зоне основного пикноклина. Конвективное перемешивание вод в зимний период сильно ослабло, что, наряду с повышением температуры, способствовало развитию застойных явлений вблизи нижней границы кислородной зоны [Полонский, Валле, 2020]. Вдвое сократилась концентрация кислорода в слое оксиклина ($\sigma_t = 15,4$), замедлился переход нитратов из слоя основного пикноклина в верхние слои, снизилась интенсивность весеннего цветения водорослей [Vidnichuk, Kononov, 2021]. Зимне-весенний максимум фитопланктона, приходившийся на февраль, в последние годы не обнаруживался вообще [Stelmakh et al., 2023] или наблюдался лишь в прибрежной зоне моря [Востоков и др., 2019].

Эти изменения в гидрологическом режиме, проецируемые на всю пелагическую биоту, не могли не отразиться и на популяции *C. euxinus* уже потому, что сузили границы кислородного биотопа и ослабили поступление биогенов в зону активного фотосинтеза. Однако влияние весеннего цветения на популяцию *C. euxinus*, по-видимому, второстепенно из-за кратковременности

этого процесса или из-за малых размеров клеток водорослей, развивающихся в данный период [Силкин и др., 2022] и не имеющих большой пищевой ценности для крупных копепод [Amelina et al., 2017].

Положительная связь ($r = 0,81; p < 0,01$) между биомассой рачка на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2003–2021 гг. и температурой поверхности моря в апреле — мае [Аннинский и др., 2020] указывает на сильную зависимость популяции *S. euxinus* от специфики климата в регионе преимущественно в зимне-весенний период. Доминирование циклонической атмосферной циркуляции, сопровождавшееся ранним потеплением, а также увеличением количества осадков и объёма речного стока в Чёрное море [Oguz et al., 2006], способствовало большей продуктивности популяции этого вида. Вероятно, в основном это происходит за счёт значительно возрастающего в такие годы паводкового стока рек, прежде всего Дуная и Днестра, на долю которых приходится более 70 % всего речного стока в Чёрное море с максимумом в апреле — мае [Иванов, Белокопытов, 2011]. Сильный паводок интенсифицирует обогащение пелагиали биогенными элементами и создаёт более благоприятные трофические условия для копеподы вследствие лучшего летне-осеннего развития крупных диатомовых водорослей и фитопланктона в целом [Yunev et al., 2021]. Более того, аномалии концентрации хлорофилла *a* в верхнем квазиоднородном слое достоверно коррелируют со стоком Дуная во всех регионах Чёрного моря [Nezlin, 2006].

В бассейне Дуная и в Азово-Черноморском регионе 2018 г. был одним из самых засушливых за столетие [Гинзбург и др., 2021; Hänsel et al., 2022]; речной сток в почти таком же маловодном 2019 г., по-видимому, также оставался крайне слабым [Часовников, Бородулина, 2022]. Вследствие ослабленного выноса биогенов с речным стоком, концентрации в морской воде нитратов, фосфатов и особенно силикатов в 2019 г. были рекордно низкими за многолетний период, по крайней мере с 2009 г. [Орехова, 2021; Часовников, Бородулина, 2022]. Это означает, что массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для своего развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *S. euxinus* и копепод в целом [Дацык и др., 2020].

Чем же в таком случае можно объяснить высокое содержание липидов у *V* копеподитов в 2019 г.? Одним из факторов, способствовавших формированию значительных жировых запасов у этой копеподы, может быть разреженность её популяции (и, соответственно, ослабленная конкуренция особей этого вида за пищу) в условиях ограниченного количества мелких диатомовых водорослей в море. Не исключено, что к этому причастны желетелье и другие планктофаги. В 2019 г. биомасса *M. leidy* повысилась до $(144 \pm 21) \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а *S. euxinus* иногда преобладал среди жертв гребневика в глубоководных районах [Anninsky et al., 2024]. Но ещё больший ущерб популяции рачка мог быть нанесён вследствие беспрецедентно высокой биомассы медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757 осенью 2017 г. — (514 ± 159) и $(634 \pm 87) \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ на внешнем шельфе и в глубоководных районах соответственно, что не менее чем втрое выше среднегодовалого уровня за 2005–2019 гг. [Anninsky et al., 2022]. То, что в период осенних исследований 2017 г. биомасса *S. euxinus* сохранялась довольно высокой, не означает, очевидно, что она не могла существенно снизиться уже в конце этого года или в начале 2018 г. Так, после массового развития *M. leidy* в 1988–1989 гг. сокращение биомассы рачка стало заметным лишь в 1991–1992 гг. [Vinogradov et al., 1999]. При распределении по вертикали популяция медузы *A. aurita* в большей степени пересекается с популяцией *S. euxinus*, чем это было характерно для *M. leidy*. Численность рачка могла снизиться за счёт интенсивного выедания медузой яиц и ранних возрастных стадий копеподы, а также — в отдельных случаях — мигрирующих *V* копеподитов и взрослых особей. Активная аккумуляция резервных липидов в теле *S. euxinus* оказалась возможной, по-видимому, и благодаря его способности питаться крупноклеточными диатомовыми водорослями, адаптированными к обитанию в обеднённых биогенными элементами водах [Stelmakh et al., 2023].

Заключение. Продолжающееся потепление в Азово-Черноморском регионе привело в 2019 г. к масштабным трансформациям в пелагической зоне Чёрного моря, вызвавшим резкое сокращение численности и биомассы, а также изменение структуры популяции ключевого вида мезозoopланктона — копеподы *Calanus euxinus*. Вследствие того, что большая часть годового цикла этого рачка протекает при невысокой температуре вблизи нижней границы кислородной зоны, непосредственное тепловое воздействие на популяцию копеподы за последние годы изменилось слабо, однако даже небольшое отклонение температурного режима моря от ранее наблюдавшегося в зимний период качественно ухудшило условия обитания данного вида в 2019 г. Ослабление зимнего конвективного перемешивания водных масс способствовало развитию застойных явлений вблизи нижней границы кислородной зоны. Вдвое сократилась концентрация кислорода в слое оксиклина, замедлился переход нитратов из слоя основного пикноклина в верхние слои, снизилась интенсивность весеннего цветения фитопланктона. Но, вероятно, ещё более существенным для *C. euxinus* было то, что из-за сильной засухи 2018–2019 гг. произошло резкое снижение паводкового стока рек, ограничившее до минимума аллохтонное поступление биогенных элементов в море. Концентрации в морской воде нитратов, фосфатов и особенно силикатов в 2019 г. были рекордно низкими за многолетний период (начиная с 2009 г.) вследствие слабого выноса с речным стоком. Это означает, что массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *C. euxinus*, как и копепод в целом. Некоторое повышение жирности V копеподитов в 2019 г. объяснимо аномальной разреженностью популяции *C. euxinus* в этом году, обусловленной, возможно, беспрецедентно высокой биомассой желетелых планктофагов и особенно медузы *Aurelia aurita* в зимне-весенний период 2017–2018 гг.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана» (№ гос. регистрации 124030100137-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. 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. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/996>
2. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацьк Н. А. Альтернативные условия 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 stenophore, *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 35–47. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-35-47>
3. Востоков С. В., Лобковский Л. И., Востокова А. С., Соловьев Д. М. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Чёрном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла *a* // *Доклады Академии наук*. 2019. Т. 485, № 1. С. 99–103. [Vostokov S. V., Lobkovskiy L. I., Vostokova A. S., Solov'ev D. M. Estimation of seasonal and inter-annual variations of phytoplankton in the Black Sea on the base of remote sensed data procession and chlorophyll *a in situ* measurements. *Doklady Akademii nauk*, 2019, vol. 485, no. 1, pp. 99–103. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0869-5652485199-103>

4. Гинзбург А. И., Костяной А. Г., Серых И. В., Лебедев С. А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Чёрного и Азовского морей (1980–2020 гг.) // *Океанология*. 2021. Т. 61, № 6. С. 900–912. [Ginzburg A. I., Kostianoy A. G., Serykh I. V., Lebedev S. A. Climatic changes in hydrometeorological parameters of the Black and Azov seas (1980–2020). *Okeanologiya*, 2021, vol. 61, no. 6, pp. 900–912. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-5-277-291>
5. Губарева Е. С., Аннинский Б. Е. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в открытой пелагиали и зоне крымского шельфа Чёрного моря осенью 2016 г. // *Морской биологический журнал*. 2022. Т. 7, № 3. С. 17–27. [Hubareva E. S., Anninsky B. E. State of population of *Calanus euxinus* (Copepoda) in the open pelagial and on the shelf of the Black Sea near Crimea in autumn 2016. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2022, vol. 7, no. 3, pp. 17–27. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/aonidn>
6. Дацьк Н. А., Аннинский Б. Е., Финенко Г. А. Зоопланктон глубоководных районов Чёрного моря в осенний период 2019 г. // *Экологические проблемы. Взгляд в будущее* : сборник трудов IX Международной научно-практической конференции, БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / под ред. Ю. А. Федорова. Таганрог : Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 201–205. [Datsyk N. A., Anninsky B. E., Finenko G. A. Zooplankton of open regions of the Black Sea in autumn 2019. In: *Ecological Problems. A Look into the Future* : proceedings of the IX International Scientific and Practical Conference, recreation center “Vityaz” – recreation center “Limanchik,” 22–23 October, 2020 / Yu. A. Fedorov (Ed.). Rostov-on-Don ; Taganrog : Publishing House of Southern Federal University, 2020, pp. 201–205. (in Russ.)]
7. Загородняя Ю. А., Драпун И. Е., Галаговец Е. А., Гарбазей О. А., Губанов В. В., Кудякова А. С., Литвинюк Д. А., Попова Е. В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Чёрное и Азовское моря) // *Океанология*. 2023. Т. 63, № 2. С. 255–265. [Zagorodnyaya Ju. A., Drapun I. E., Galagovets E. A., Garbazey O. A., Gubanov V. V., Kudyakova A. S., Litvinuk D. A., Popova E. V. Seasonal changes in abundance, biomass, and species diversity of zooplankton in areas offshore the Crimea (Black and Azov seas). *Okeanologiya*, 2023, vol. 63, no. 2, pp. 255–265. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
8. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xperzr>
9. 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. Konovalov (Ed.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 1996, pp. 134–138. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8415>
10. Латун В. С. Влияние условий нереста шпрота на его промысловые запасы // *Системы контроля окружающей среды*. 2014. № 20. С. 209–215. [Latun V. S. Effect of conditions of spawning of the sprat on its fishery stores. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2014, no. 20, pp. 209–215. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vucswl>
11. Орехова Н. А. Режим биогенных элементов Чёрного моря // *Морской гидрофизический журнал*. 2021. Т. 37, № 6 (222). С. 710–726. [Orekhova N. A. Nutrients dynamics in the surface waters of the Black Sea. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2021, vol. 37, no. 6 (222), pp. 710–726. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-6-710-726>
12. Полонский А. Б., Валле А. А. Определение сезонного хода и тенденции изменений концентрации растворённого кислорода и температуры в верхнем слое глубоководной части Чёрного моря по современным данным // *Системы контроля окружающей среды*.

2020. № 2 (40). С. 134–143. [Polonsky A. B., Valle A. A. Determination of the seasonal course and trends of the dissolved oxygen concentration and temperature in the upper layer of a deep water part of the Black Sea according to modern data. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2020, no. 2 (40), pp. 134–143. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2020-2-134-143>
13. Сажина Л. И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. Киев : Наукова думка, 1987. 156 с. [Sazhina L. I. *Razmnozhenie, rost, produktsiya morskikh veslonogikh rakoobraznykh*. Kyiv : Naukova dumka, 1987, 156 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8396>
14. 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.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
15. 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. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 69–71. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1326>
16. Силкин В. А., Подымов О. И., Лифанчук А. В. Биологическая углеродная помпа в Чёрном море // *Экология гидросферы*. 2022. № 2 (8). С. 69–92. [Silkin V. A., Podymov O. I., Lifanchuk A. V. Biological carbon pump in the Black Sea. *Ekologiya gidrosfery*, 2022, no. 2 (8), pp. 69–92. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-69-92](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-69-92)
17. Часовников В. К., Бородулина П. А. Тенденции межгодовой изменчивости биогенных элементов в северо-восточной части Чёрного моря по данным судовых наблюдений за 2017–2021 гг. // *Экология гидросферы*. 2022. № 2 (8). С. 37–46. [Chasovnikov V. K., Borodulina P. A. Trends in the interannual variability of nutrients in the northeastern part of the Black Sea according to ship observations for 2017–2021. *Ekologiya gidrosfery*, 2022, no. 2 (8), pp. 37–46. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-37-46](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-37-46)
18. Alexandrov B., Arashkevich E., Gubanova A., Korshenko A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Mesozooplankton* / EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Dnipro : Seredniak T. K., 2020, 34 p.
19. Amelina A. B., Sergeeva V. M., Arashkevich E. G., Drits A. V., Louppova N. E., Solovyev K. A. Feeding of the dominant herbivorous plankton species in the Black Sea and their role in coccolithophorid consumption. *Oceanology*, 2017, vol. 57, no. 6, pp. 806–816. <https://doi.org/10.1134/S000143701706011X>
20. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Hubareva E. S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years. *Mediterranean Marine Science*, 2022, vol. 23, no. 3, pp. 460–472. <https://doi.org/10.12681/mms.27021>
21. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. Mesozooplankton communities in deep-water areas of the Black Sea: Are their composition and biomass regulated by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, no. 1, pp. 165–176. <https://doi.org/10.1134/S106235902360397X>
22. 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://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
23. Bayhan B., Sever T. M. Spring diet and feeding strategy of the European sprat *Sprattus sprattus* (L., 1758) from the Black Sea coast of Turkey.

- Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology*, 2015, vol. 3, no. 9, pp. 697–700. <https://doi.org/10.24925/turjaf.v3i9.697-700.424>
24. Capet A., Stanev E. V., Beckers J.-M., Murray J. W., Grégoire M. Decline of the Black Sea oxygen inventory. *Biogeosciences*, 2016, vol. 13, iss. 4, pp. 1287–1297. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016>
 25. Gubanova A., Goubanova K., Krivenko O., Stefanova K., Garbazy O., Belokopytov V., Liashko T., Stefanova E. Response of the Black Sea zooplankton to the marine heat wave 2010: Case of the Sevastopol Bay. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, vol. 10, iss. 12, art. no. 1933 (19 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse10121933>
 26. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, art. no. 4 (9 p.).
 27. Hänsel S., Hoy A., Brendel C., Maugeri M. Record summers in Europe: Variations in drought and heavy precipitation during 1901–2018. *International Journal of Climatology*, 2022, vol. 42, iss. 12, pp. 6235–6257. <https://doi.org/10.1002/joc.7587>
 28. Hubareva E. S., Anninsky B. E. Quantitative distribution and lipid reserves of the *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the Black Sea in late autumn 2017. *Okeanologiya*, 2024, vol. 64, no. 3, pp. 402–410. <https://doi.org/10.1134/S0001437024700073>
 29. Nezlin N. P. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll. In: *The Black Sea Environment* / A. G. Kostianoy, A. N. Kosarev (Eds). Berlin ; Heidelberg : Springer, 2006, pp. 333–349. (The Handbook of Environmental Chemistry ; vol. 5 Water Pollution, pt Q). https://doi.org/10.1007/698_5_063
 30. 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, vol. 60, iss. 3–4, pp. 235–254. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.011>
 31. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region). *Journal of Marine Science and Engineering*, 2023, vol. 11, iss. 3, art. no. 569 (14 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
 32. Svetlichny L. S., Yuneva T. V., Hubareva E. S., Schepkina A. M., Besiktepe S., Kideys A. E., Bat L., Şahin 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>
 33. Vidnichuk A. V., Kononov S. K. Changes in the oxygen regime in the deep part of the Black Sea in 1980–2019. *Physical Oceanography*, 2021, vol. 28, iss. 2, pp. 180–190. <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2021-2-180-190>
 34. Vinogradov M. E., Arashkevich E. G., Ilchenko S. V. The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 1992, vol. 14, iss. 3, pp. 447–458. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.3.447>
 35. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaelyan A. S., Nezlin 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* / Ş. Beşiktepe, Ü. Ünlüata, A. Ş. Bologa (Eds). Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 1999, vol. 56, pp. 109–129. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8_8
 36. Yunev O. A., Carstensen J., Stelmakh L. V., Belokopytov V. N., Suslin V. V. Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea. *Limnology and Oceanography Letters*, 2021, vol. 6, iss. 1, pp. 51–59. <https://doi.org/10.1002/lol2.10178>
 37. 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. <https://doi.org/10.3354/meps189195>
 38. 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>

**ABNORMAL DECREASE IN ABUNDANCE AND BIOMASS
OF POPULATION OF *CALANUS EUXINUS* (COPEPODA)
IN THE DEEP-SEA AREAS OF THE BLACK SEA IN AUTUMN 2019:
WHAT IS HAPPENING WITH THE ECOSYSTEM?**

E. Hubareva and B. Anninsky

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

During plankton sampling in deep and shelf areas of the Black Sea off the Crimea in October 2019 (the 110th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky”), the quantitative distribution, abundance, biomass, size and age structures, and lipid reserves of *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 population were studied. Zooplankton was sampled with the Bogorov–Rass net (inlet area of 0.5 m², and mesh size of 300 μm) by vertical net hauls from the bottom or the lower boundary of the oxygen zone to the sea surface. Size and age of *C. euxinus* were determined under a stereomicroscope in a laboratory. Lipid reserves in the population were estimated based on the specific oil sac volume at the late copepodite stages. As shown, in 2019, ongoing warming in the Sea of Azov–Black Sea region led to a decrease in *C. euxinus* abundance and biomass in deep-sea areas down to (5.3 ± 0.5) thousand ind.·m⁻² and (3.7 ± 0.3) g·m⁻², respectively, and also to changes in the population structure. Partly, these phenomena could be related to a weakening of winter convective mixing in the sea. Probably, a drop in river inflow after severe drought in 2018–2019 was even more important for *C. euxinus*, as it dramatically reduced the supply of nutrients to the sea. Due to a weak transfer of nitrates, phosphates, and especially silicates with the river flow, abundant phytoplankton (first of all, diatoms critically needing silicates) had insufficient mineral sources for its development in 2019 and, correspondingly, could not satisfy *C. euxinus* trophic requirements at the level of previous years. An increase in lipid content of V copepodites in autumn 2019 is explicable by an abnormally low density of *C. euxinus* population that year driven, apparently, by an extremely high biomass of planktivorous jellyfish, especially the medusa *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757, in winter–spring 2017–2018.

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