

УДК 551.465

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ГОЛУБОЙ БУХТЫ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ЧЕРНОГО МОРЯ) В 2002–2012 гг.

© 2015 г. Л. П. Лебедева¹, Т. А. Лукашева², Л. Л. Анохина¹, В. К. Часовников²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

²Южное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Геленджик
e-mail: anokhina_luda@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2013 г., после доработки 16.04.2014 г.

Вселение в Черное море в конце прошлого столетия гребневиков мнемипсиса и берое привело к резким изменениям в морской экосистеме, вызвавшим необходимость регулярных наблюдений за состоянием планктонных сообществ. В предлагаемой статье излагаются результаты исследования изменчивости структуры и биомассы прибрежного зоопланктонного сообщества, полученные в период с 2002–2012 гг. Работа является продолжением наблюдений, выполненных в 1991–2001 гг. Проанализирована сезонная и межгодовая динамика биомассы основных видов прибрежного сообщества, структуры сообщества, оценена изменчивость сообщества на протяжении 2-х десятилетий.

DOI: 10.7868/S0030157415030090

ВВЕДЕНИЕ

Во второй половине 20-го века хозяйственная деятельность человека в Черном море значительно интенсифицировалась. Увеличение транспортной нагрузки на акваторию, расширение строительства, связанного с нефте- и газопромыслом, повышение уровня и объема рекреационных ресурсов неизбежно сказывались на состоянии экосистемы моря. Появление в планктоне занесенных с балластными водами гребневиков мнемипсиса и берое привело к сильнейшей структурной перестройке черноморского зоопланктонного сообщества, в том числе, зоопланктона прибрежных районов. Значительные изменения, происходившие в планктоне моря на протяжении последних лет, с одной стороны, и важность прибрежных планктонных сообществ при оценке состояния всей черноморской экосистемы, с другой, вызвали необходимость проведения регулярного мониторинга состояния прибрежного зоопланктона. Подобные работы позволяют оценить способность сообщества компенсировать негативные последствия антропогенного воздействия и предсказать возможное направление происходящих качественных и количественных изменений биоты. В работе 2003 г. [6] излагаются результаты исследования динамики структуры и биомассы прибрежного сообщества, полученные в период с 1992 по 2001 гг. Данная работа, являющаяся их продолжением, посвящена наблюдениям, выполненным в 2002–2012 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой работы явились регулярные многолетние исследования, выполнявшиеся с января 2002 г. по декабрь 2012 г. на базе Южного отделения ИО РАН им. П.П. Ширшова в центральной части Голубой бухты (44°34' с.ш., 37°59' в.д.) в районе г. Геленджика.

Пробы мезопланктона отбирали каждые 10 дней тотальными ловами с пирса в стационарной точке, находившейся на расстоянии 170 м от берега при глубине места 7 м. Для сбора материала использовали коническую сеть (КМ) с диаметром входного отверстия 50 см и фильтрующим конусом из сита с ячейей 180 мкм. Одновременно измеряли температуру поверхностной воды. Работы выполнялись в 10 часов утра. Биомасса планктонных животных была выражена в единицах сырой массы (мг/м³).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основными компонентами прибрежного планктонного сообщества в течение всех лет были копеподы *Acartia clausi* и *Cladocera*, формирующие до 90% сырой биомассы нежелетелого мезопланктона (без *Noctiluca scintillans*). Кроме них значительный вклад в биомассу планктона вносили животные мезопланктона и копеподы *Paracalanus parvus*. На рис.1 представлен годовой ход биомассы перечисленных видов и групп планктонных организмов. Роль в суммарной биомассе других представителей мезопланктона: копепод *Oithona similis*, *Oithona davisae*, *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages ponticus*, аппендикулярий *Oikopleu-*

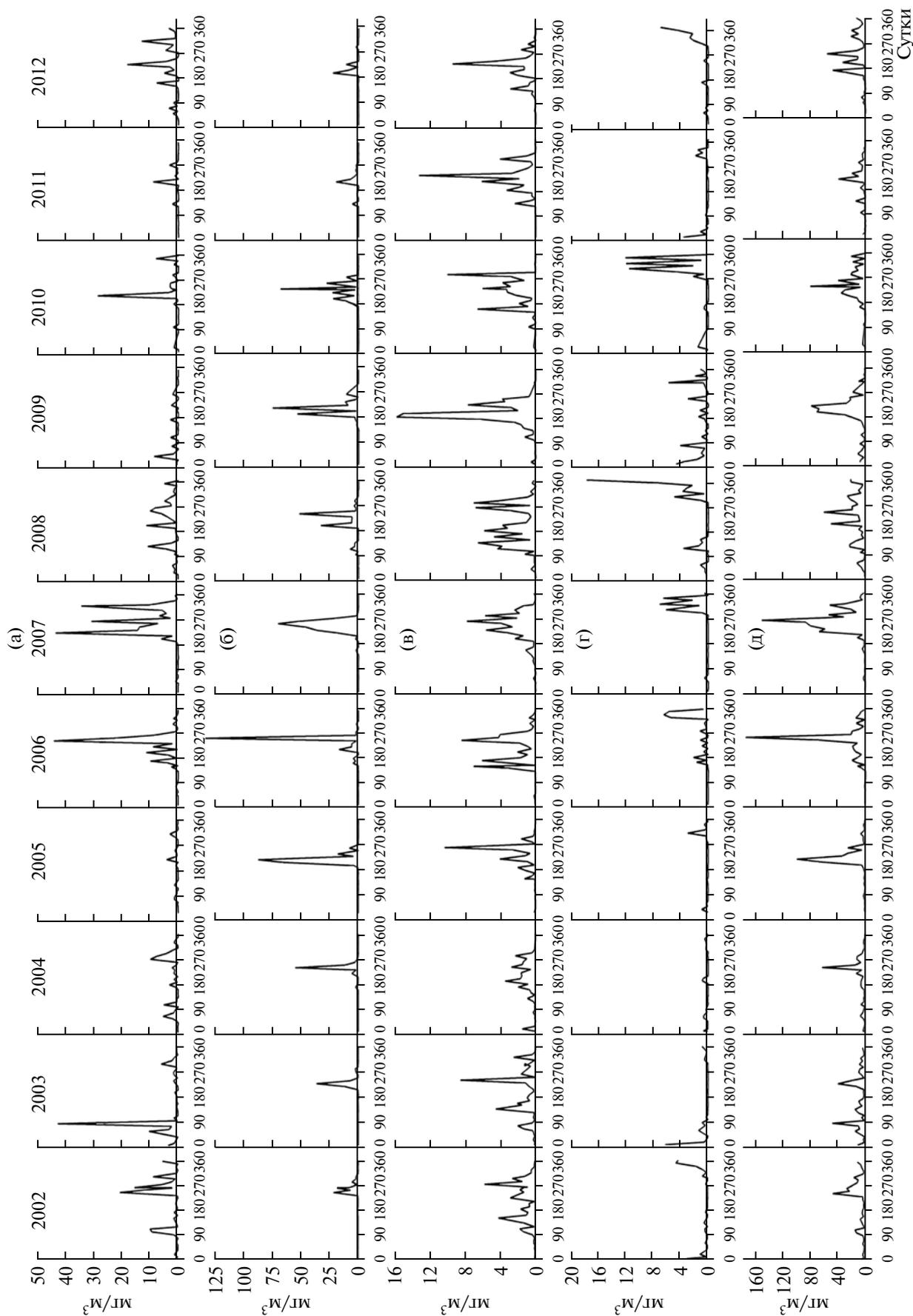


Рис. 1. Многолетние изменения суммарной биомассы мезопланктона и основных групп животных, mg/m^3 , в 2002–2012 гг.: (а) – Складосета, (б) – меропланктон, (г) – *Paracalanus parvus*, (д) – суммарная биомасса мезопланктона без нокилюки. По оси абсцисс – сутки от начала каждого года.

Таблица 1. Среднегодовые значения биомасс, мг/м³, нежелетелого мезопланктона и его компонент в 2002–2012 гг., а также стандартная ошибка для средних значений

Год	Sum.	A.cl	Clad.	Mero.	P. parv.	O. sim.	P. el.	P. set.	C. pon.	O.d
2002 n = 36	7.60 ± ± 1.16	3.01 ± ± 0.59	1.84 ± ± 0.57	1.02 ± ± 0.15	0.57 ± ± 0.13	0.12 ± ± 0.02	0.002 ± ± 0.001	0.21 ± ± 0.07	0.43 ± ± 0.10	0.07 ± ± 0.03
2003 n = 34	8.01 ± ± 1.22	2.64 ± ± 0.89	1.85 ± ± 0.78	1.01 ± ± 0.19	0.42 ± ± 0.13	0.10 ± ± 0.03	0.10 ± ± 0.04	0.09 ± ± 0.02	0.32 ± ± 0.09	0.12 ± ± 0.04
2004 n = 38	5.14 ± ± 1.16	1.53 ± ± 0.26	2.21 ± ± 1.04	0.68 ± ± 0.10	0.18 ± ± 0.03	0.02 ± ± 0.005	0.02 ± ± 0.01	0.08 ± ± 0.02	0.22 ± ± 0.07	0.03 ± ± 0.005
2005 n = 35	8.52 ± ± 2.44	0.58 ± ± 0.11	5.41 ± ± 2.19	0.80 ± ± 0.22	0.22 ± ± 0.06	0.01 ± ± 0.03	0.02 ± ± 0.004	0.26 ± ± 0.07	1.02 ± ± 0.51	0.05 ± ± 0.02
2006 n = 34	14.2 ± ± 3.72	3.85 ± ± 1.05	5.52 ± ± 2.78	1.42 ± ± 0.27	0.84 ± ± 0.21	0.03 ± ± 0.01	0.03 ± ± 0.01	0.49 ± ± 0.13	1.14 ± ± 0.31	0.33 ± ± 0.13
2007 n = 35	19.98 ± ± 4.03	5.54 ± ± 1.26	7.31 ± ± 2.07	1.27 ± ± 0.23	0.76 ± ± 0.22	0.04 ± ± 0.02	0.15 ± ± 0.01	0.75 ± ± 0.07	2.69 ± ± 0.87	0.87 ± ± 0.34
2008 n = 34	12.73 ± ± 1.61	2.77 ± ± 0.39	3.87 ± ± 1.24	1.86 ± ± 0.27	1.50 ± ± 0.40	0.06 ± ± 0.02	0.09 ± ± 0.02	0.36 ± ± 0.10	0.29 ± ± 0.07	0.53 ± ± 0.09
2009 n = 34	13.07 ± ± 2.47	0.88 ± ± 0.20	5.14 ± ± 1.89	1.96 ± ± 0.47	1.06 ± ± 0.18	0.12 ± ± 0.03	0.03 ± ± 0.01	0.41 ± ± 0.09	0.69 ± ± 0.20	0.43 ± ± 0.09
2010 n = 32	12.25 ± ± 2.08	1.95 ± ± 0.65	5.75 ± ± 1.70	1.50 ± ± 0.29	1.59 ± ± 0.44	0.02 ± ± 0.005	0.01 ± ± 0.51	0.31 ± ± 0.09	0.62 ± ± 0.18	0.17 ± ± 0.04
2011 n = 37	4.36 ± ± 0.86	0.57 ± ± 0.18	1.28 ± ± 0.41	1.16 ± ± 0.28	0.34 ± ± 0.08	0.02 ± ± 0.005	0.01 ± ± 0.003	0.11 ± ± 0.03	0.30 ± ± 0.09	0.10 ± ± 0.03
2012 n = 36	9.86 ± ± 1.63	2.42 ± ± 0.47	1.39 ± ± 0.53	0.94 ± ± 0.22	0.69 ± ± 0.18	0.13 ± ± 0.04	0.27 ± ± 0.16	0.66 ± ± 0.28	1.31 ± ± 0.38	0.23 ± ± 0.05

Примечание. Sum. – суммарная биомасса нежелетелого мезопланктона, A.cl. – *A. clausi*, Clad. – Cladocera, Mero – меропланктон, P. parv. – *P. parvus*, O. sim. – *O. similis*, P. el. – *P. elongatus*, P. set. – *P. setosa*, C. pon. – *C. ponticus*, O.d. – *O. dioica*, n – число измерений.

ra dioica, а также хетогнат *Parasagitta setosa* – была существенно ниже.

***Acartia clausi*.** В 2002–2012 гг. *A. clausi* встречалась во все сезоны (рис. 1а). Первые заметные максимумы (0.5–1 мг/м³) могли появляться уже в конце февраля, как это было в 2002 г., 2003 г. и в 2009 г. Последние (1–5 мг/м³) иногда наблюдались еще и в ноябре, и декабре – 2002 г., 2008 г., 2010 г. и 2012 г. Наиболее заметное повышение биомассы *A. clausi* происходило обычно в летне-осенние месяцы. Максимальные за год значения биомассы *A. clausi* в разные годы лежали в диапазоне от 2-х до 44 мг/м³, превосходя среднегодовые величины (табл. 1) в 4–16 раз.

В период наблюдений среднегодовая доля биомассы *A. clausi* в суммарной биомассе мезопланктона изменялась от 13 до 37%.

Cladocera. В летне-осенние месяцы основной вклад в биомассу сообщества вносили теплолюбивые Cladocera (рис. 1б), главным образом, *Penilia avirostris*. В июле–сентябре они могли составлять 98% общей биомассы мезопланктона. Из других видов Cladocera наиболее значительными, но заметно уступающими по биомассе *P. avirostris*,

были *Pleopis tergestina* и *Pleopis polyphemoides*. Рачки *P. avirostris* встречались в пробах в разные годы с июля по октябрь–ноябрь, максимальные значения биомассы *P. avirostris* в разные годы составили 12–86 мг/м³. Особи *P. tergestina* отмечались с августа по октябрь, их максимальные биомассы в эти годы, составлявшие 0.5–27 мг/м³, наблюдались, как правило, в августе–сентябре. Гораздо дольше – с августа и до конца года, а в 2008–2010 гг. в течение, практически, всего года – встречались особи *P. polyphemoides*. Максимальные значения их биомассы (0.2–7.4 мг/м³) приходились на июнь. Среднегодовая биомасса Cladocera в течение 2002–2012 гг. составляла 10–25% общей биомассы мезопланктона.

Меропланктон. В составе этой группы наиболее многочисленными были личинки Gastropoda, Bivalvia, Polychaeta, Decapoda, Cirripedia, Bryozoa. Встречались меропланктонные организмы в течение всего года (рис. 1в). Наибольшая численность и биомасса приходились на теплый сезон, как правило, на период с мая по сентябрь. Относительная роль животных в эти годы попеременно менялась. Так, значительный вклад в биомассу сообщества в мае 2002 г. и 2003 г., вносили личинки по-

Таблица 2. Среднее и максимальное значение биомассы вида, мг/м³, в период его нахождения в планктоне, месяц, в который максимальное значение было получено и его доля, %, в суммарной биомассе мезопланктона

Год	<i>P. setosa</i>				<i>C. ponticus</i>				<i>O. dioica</i>			
	средн.	макс.	месяц	%	средн.	макс.	месяц	%	средн.	макс.	месяц	%
2002	0.37	3.11	09	12	0.73	3.60	10	37	0.1	1.22	10	7
2003	0.15	0.79	10	11	0.54	3.04	10	34	0.14	1.62	05	11
2004	0.16	0.81	08	12	0.47	3.53	08	28	0.04	0.12	04; 08	9; 13
2005	0.41	3.11	09	26	1.79	24.7	08	75	0.07	0.87	10	24
2006	0.75	4.61	09	37	1.85	11.2	10	56	0.49	6.0	09	9
2007	1.46	15.7	10	29	3.93	3.56	09	37	1.61	16.7	09	11
2008	0.53	4	09	18	0.49	2.3	09	12	0.69	3.08	11	48
2009	0.81	3.08	09	36	1.30	8.06	09	15	0.43	2.8	06; 10	19; 24
2010	0.47	3.09	08	15	0.90	6.43	10	40	0.20	1.71	09	5
2011	0.30	1.04	08	15	0.46	3.61	09	34	0.14	1.23	06	17
2012	1.06	13.6	08	24	2.34	14.2	10	66	0.31	1.85	07	18

лихет, в августе 2011 г. — декапод. Несмотря на немногочисленность каждой группы, в целом, среднегодовая биомасса меропланктона довольно стабильно составляла 0.8–2 мг/м³, что соответствовало 13–20% суммарной биомассы мезопланктона.

Paracalanus parvus. Максимальное значение биомассы *P. parvus* отмечалось в зимние месяцы — в декабре, январе и феврале (рис. 1г). В этот период в разные годы она достигала 3–18 мг/м³. Минимальное значение численности и биомассы — вплоть до исчезновения из планктона — приходилось, как правило, на июль–сентябрь в 2002–2005 гг. и 2011 г. Среднегодовая доля биомассы *P. parvus* в суммарной биомассе мезопланктона составляла в эти годы 8–22%.

Остальные виды голопланктона: *Oithona similis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Parasagitta setosa*, *Centropages ponticus*, *Oikopleura dioica* играли заметную меньшую роль в сообществе. Их среднегодовая доля в суммарной биомассе мезопланктона составляла 1–6%. Низкие значения среднегодовой биомассы этих животных объясняется кратковременностью периодов их относительно интенсивного развития. В течение таких периодов их биомасса могла быть сопоставимой с биомассой массовых видов. Особенно это относилось к *P. setosa*, *C. ponticus*, *O. dioica*. В табл. 2 даны значения биомассы этих животных, рассчитанные с учетом особенности их сезонной динамики.

Значительный вклад в биомассу сообщества вносили науплиусы и копепоидитные стадии *Sopropoda*. В течение всего года они были представлены, в основном, копепоидитами *A. clausi*, в летние месяцы увеличивалось значение копепоидитов *C. ponticus*, а в зимние — *P. parvus*. Максимальные показатели численности и биомассы этих

животных достигались весной (как правило, в период с начала года до июня–июля) и осенью (в октябре–ноябре). Продолжали они встречаться с разной частотой и в зимние месяцы. Среднегодовое значение их суммарной биомассы изменялось в течение 2002–2012 гг. в пределах 0.13 мг/м³–0.95 мг/м³, составляя 5–10% суммарной биомассы мезопланктона. В ходе сезонного развития суммарная доля науплиусов и копепоидитов в максимумах могла достигать 30% биомассы мезопланктона.

В некоторые годы в ряде случаев многочисленными оказывались обычно редко встречающиеся коловратки. В мае и июне 2003 г., феврале 2008 г. и марте 2011 г. при высокой численности (тысячи экз/м³) они могли доминировать по биомассе, достигая 40–90% биомассы всего мезопланктона.

В ноябре 2010 г. впервые в планктоне Голубой бухты был обнаружен новый вид *Sopropoda* — вселенец *Oithona davisae*. В 2011 г. он встречался в Голубой бухте почти весь год (кроме мая и июня) при среднегодовой биомассе равной 0.05 мг/м³. Самыми высокими были значения биомассы равные 0.6 мг/м³ в марте и 0.2 мг/м³ в октябре. В 2012 г. *O. davisae* наблюдался, в основном, начиная с июля. Его максимальная биомасса равная 0.7 мг/м³ отмечалась в августе. Максимальные значения численности *O. davisae* в Голубой бухте в течение 2011 и 2012 гг. составили, соответственно, 68 и 212 экз/м³.

Общей особенностью сезонного хода суммарной биомассы мезопланктона в течение 2002–2012 гг. было, отмечавшееся и ранее, ее повышение в летне-осенний период, главным образом, за счет развития *Cladocera* (рис. 1а–1д). В осенние и зимние месяцы до 90% суммарной биомассы мезопланктона могли составлять *P. parvus*, меропланктон, *P. setosa* и *C. ponticus*. Весной суммар-

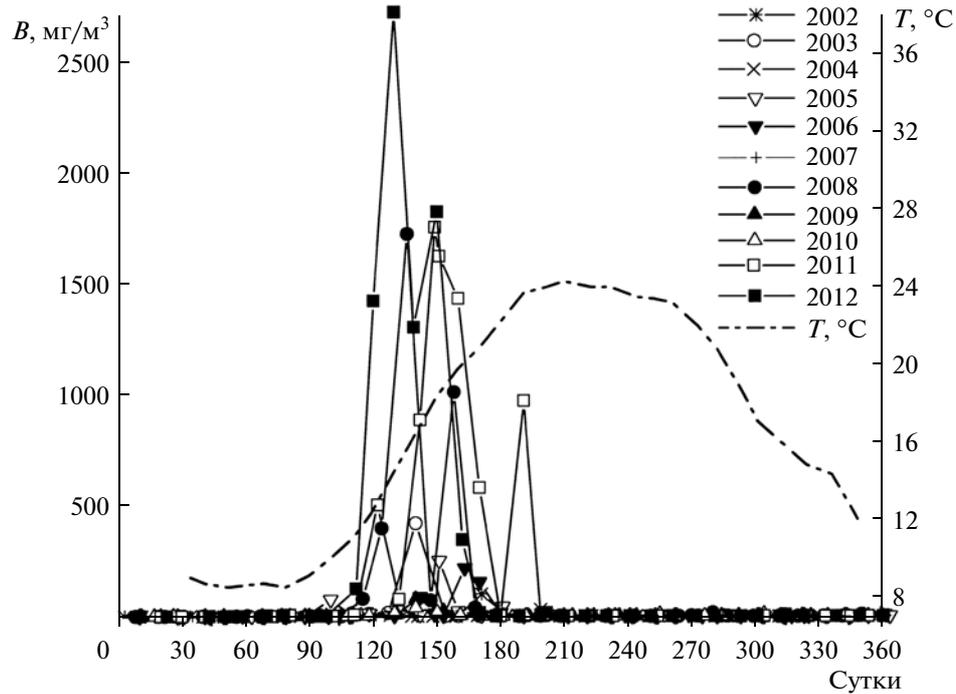


Рис. 2. Годовая динамика биомассы *Noctiluca scintillans* в 2002 – 2012 гг. По левой шкале биомасса ноктилюки (B , $\text{мг}/\text{м}^3$), в разные годы, по правой – средняя многолетняя температура поверхностной воды за эти годы.

ную биомассу в разные годы могли формировать *A. clausi*, *P. parvus*, меропланктон и копеподиты.

***Noctiluca scintillans*.** В прибрежном планктоне гетеротрофная динофлагеллята *N. scintillans* наблюдалась, обычно, начиная с середины апреля – начала мая и по июль (рис. 2). Весной при еще низкой температуре воды встречались ее единичные клетки. Первое заметное появление ночесветки (несколько десятков экземпляров в м^3) обычно совпадало с повышением температуры воды до $9\text{--}14^\circ\text{C}$. Интенсивное развитие приходилось, как правило, на температурный интервал от 15 до 23°C . Известно, что причиной массового появления *N. scintillans* на мелководье обычно является вынос клеток из районов с повышенной концентрацией, происходящий благодаря течениям, вихревым образованиям или прибрежному апвеллингу [2, 8, 9]. Высокие биомассы принесенной в прибрежье ночесветки наблюдались, как правило, или при штилевой погоде, или при относительно спокойной погоде при низкой повторяемости сильных ветров – со скоростью ветра выше $12\text{ м}/\text{с}$ [2].

Динамика численности и биомассы *N. scintillans* так же, как остальных элементов сообщества мезопланктона, существенным образом зависит от процессов, обычно описываемых балансовым равенством: скорости ее размножения, отмирания, гибели от хищников. О том, что *N. scintillans* в 2002–2012 гг. размножалась в прибрежье, свидетельствовало нахождение в пробах клеток, имею-

щих характерную для делящихся особей “перетяжку”. Анализ размерного состава *N. scintillans* показал, что в течение всех лет наблюдений размеры клеток находились в диапазоне $0.25\text{--}0.9\text{ мм}$. В период наиболее резкого увеличения численности (весенне-летний) $10\text{--}30\%$ клеток приходилось, как правило, на размеры менее 0.375 мм , $40\text{--}60\%$ – на размеры от 0.375 до 0.625 мм , крупные экземпляры составляли $10\text{--}20\%$. Такое распределение по размерам характерно для размножающихся клеток, ловившихся в утренние часы после ночного деления [4].

В течение года в зависимости от состояния клеток в популяции и количества делящихся особей средний размер *N. scintillans* менялся. На рис. 3 представлено изменение в течение года (за весь период 2002–2012 гг.) относительного размера клетки в долях от максимального размера в году. На рисунке также приведена усредненная за все годы результирующая кривая, сглаженная затем по трем точкам. Несмотря на разницу в поведении отдельных кривых видна общая тенденция уменьшения размера клеток в летне-осенний период. Появление мелких клеток в весенне-летние месяцы обуславливалось размножением *N. scintillans*. В поздне-летнее время и осенью из-за ухудшения условий среды размножение, практически, прекращалось. Численность приносимых на мелководье клеток снижалась, скорость роста клеток замедлялась, в пробах могли наблюдаться, в основном, немногочисленные мелкие особи. В последующем – в

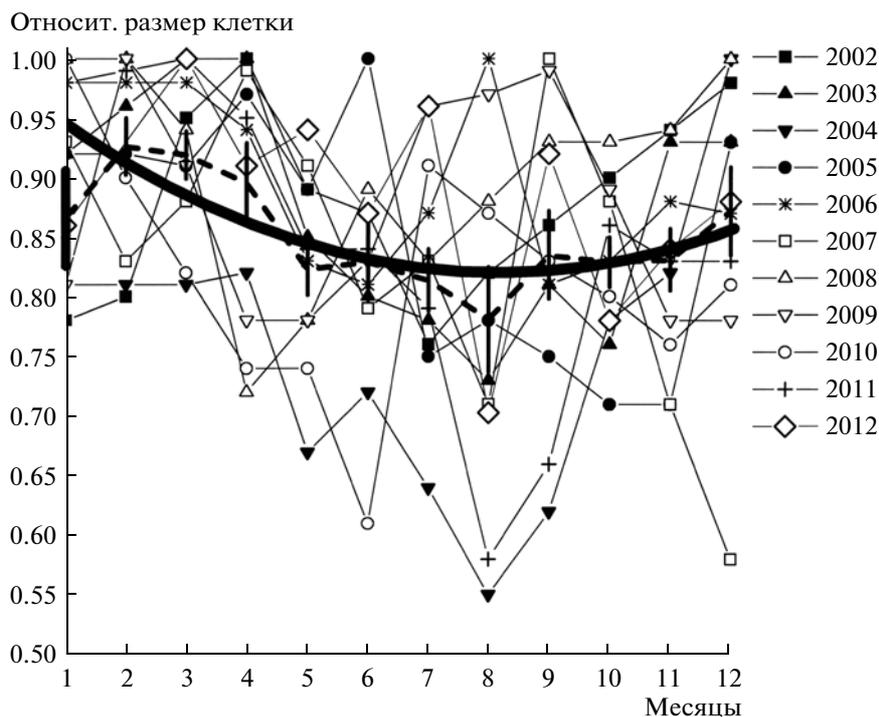


Рис. 3. Изменение в течение года относительного размера клетки ноктилюки за период с 2002 г. по 2012 г. По оси ординат — размер клетки в долях от максимального (принятого за единицу) в каждом году. Пунктирная линия — зависимость, осредненная по годам, жирная линия — зависимость, осредненная по годам и сглаженная по трем точкам. Отрезками вертикальных линий показаны стандартные ошибки средней арифметической.

осенне-зимнее время — средний размер клеток увеличивался или из-за их медленного роста, или гибели наиболее мелких клеток.

В ряде лет при высоких значениях численности (в 2002 г., 2004–2006 гг., 2008 г., 2009 г. и в 2012 г.) в пробах обнаруживались мертвые экземпляры, составлявшие 5–20% от численности живых. В 2012 г. 20–60% мертвых клеток составляли крупные “стареющие” (диаметром больше 0.6 мм) [5] и, по-видимому, отмирающие особи.

Самые высокие значения численности и биомассы *N. scintillans* отмечались в 2008, в 2011 и 2012 гг. Биомасса в эти годы составляла 111–238 мг/м³, что соответствовало 89–98% от суммарной биомассы мезопланктона и ноктилюки, численность, соответственно, 24600–39400 экз/м³. Самая низкая биомасса — 0.35 мг/м³ — пришлось на 2007 г., составив 2% общей биомассы.

Основными компонентами желетелого планктона были гребневики *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*.

***Mnemiopsis leidyi*.** Мнemiопсис в значительном количестве в толще воды наблюдался, как правило, в конце июня—в июле. Самое раннее появление было отмечено во второй половине мая в 2005 г. и 2008 г., когда были найдены его личинки в количестве 5–8 экз/м³. Присутствовал этот гребневик в планктоне, как правило, до сентября—октября в

зависимости от времени появления *B. ovata*, оставившего развитие популяции *M. leidyi*. Диапазон изменения общей численности *M. leidyi* (при длине гребневика <50 мм) в 2002–2012 гг. составил 20–250 экз/м³. В среднем, 83% общего числа особей (17–207 экз/м³) составляли личинки размером менее 2 мм. Максимальная численность личинок пришлось на 2002–2003 гг. — около 75 экз/м³ и на 2008 г. — 117 экз/м³. Максимальное значение общей численности *M. leidyi* было отмечено в 2002 г. — 90 экз/м³ (71 г/м³) и в 2008 г. — 262 экз/м³ (28 г/м³).

***Beroe ovata*.** В 2002–2008 гг. *B. ovata* появлялся в планктоне в августе. В последующие годы он встречался уже, начиная с июля. Как и *M. leidyi*, этот гребневик, был представлен в ловах, в основном, личиночными стадиями. Личинки появлялись в июле—августе, число их составляло, как правило, от 1 до 30 экз/м³. Это количество было превышено в сентябре 2002 г., в августе 2005 г., в октябре 2007 г. и в сентябре 2010 г. В эти годы численность личинок достигала, соответственно 82, 58, 402 и 94 экз/м³. Случаи, когда ловились более крупные гребневики — до 3 см длиной, происходили в 5 раз реже. Еще более крупные особи встречались не более одного-двух раз в год, когда, по-видимому, сеть случайно попадала в скопления этих подвижных животных.

В данной работе при сопоставлении динамики биомассы мезопланктона и гребневиков в расчет принималась биомасса личинок, т.к. малое число и активность поведения более крупных животных делает попадание их в пробы маловероятным. Как было показано ранее [7], о характере изменения биомассы гребневиков на прибрежных станциях можно судить по динамике численности их личинок. В период настоящих исследований биомасса личинок изменялась подобно изменению их численности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мезопланктонное сообщество в черноморском побережье находится под влиянием множества факторов: температуры воды, наличия хищников, особенностей гидродинамики, способствующих или затрудняющих обмен водными массами Голубой бухты и глубоководной части моря, а также силы и направления ветра, особенно сильно воздействующего на экосистему мелководья. В 2002–2012 гг. наиболее заметное, непосредственное влияние на динамику биомассы мезопланктона оказывала температура воды и присутствие в сообществе *M. leidy*, в свою очередь, зависящее от целого комплекса гидрофизических и биологических характеристик среды. Изменение во времени биомассы *M. leidy*, практически, все годы было противофазным изменению биомассы *B. ovata* (рис. 4а). В свою очередь, поведение *B. ovata* было аналогично ходу температурной кривой в эти годы.

В течение всего периода наблюдений степень воздействия на сообщество различных факторов изменялась. В 2002–2004 гг. динамика суммарной биомассы мезопланктона зависела, в основном, от присутствия в планктоне *M. leidy* (рис. 4б). В 2005–2008 гг. изменение биомассы мезопланктона определялось как влиянием *M. leidy*, так и температуры. Повышение температуры способствовало развитию основных компонент мезопланктонного сообщества – *A. clausi* и термофильных Cladocera, обладающих высокой скоростью роста [3]. Это в определенной мере компенсировало снижение суммарной биомассы мезопланктона, вызванное присутствием в сообществе хищного мнемииопсиса: к 2007 г. биомасса мезопланктона выросла в 2 раза по сравнению с 2005 г. В 2009–2012 гг. при снижении биомассы *M. leidy* характер изменения биомассы мезопланктона зависел, в основном, от температуры воды, практически, повторяя ее динамику.

На рис. 4а приведен график изменения в 2002–2012 гг. среднегодовой биомассы еще одного массового элемента прибрежного планктонного сообщества – *Noctiluca scintillans*. Среднегодовые значения биомассы ноктилюки в 2002–2010 гг. приходились, в основном, на диапазон 0.5–15 мг/м³. В 2011–2012 гг. наблюдался резкий всплеск концентрации ноче-

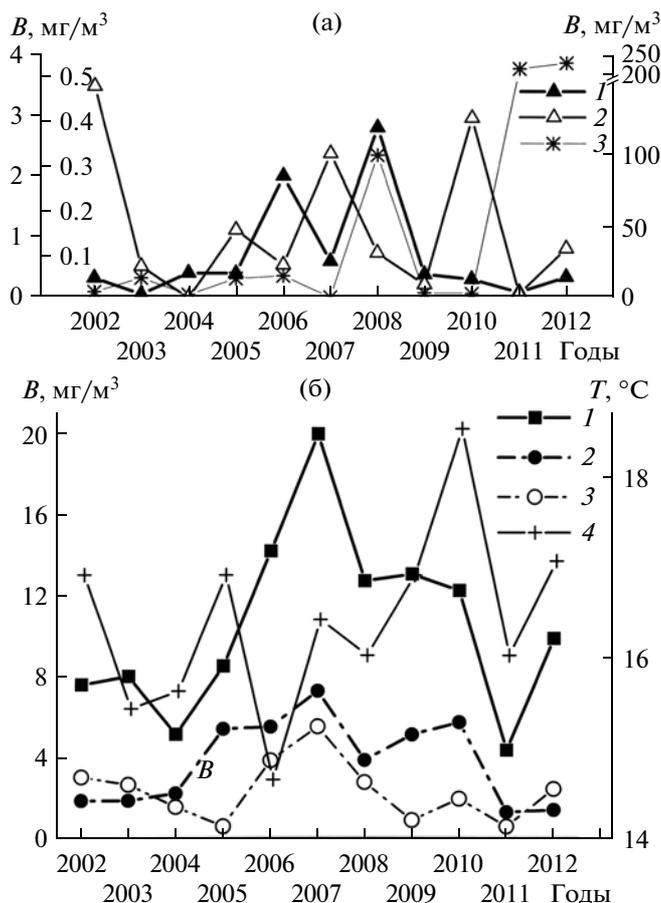


Рис. 4. Межгодовая изменчивость среднегодовой биомассы мезопланктона, желетельных организмов и ноктилюки в 2002–2012 гг.: (а) – по левой шкале *Mnetiopsis leidy* – 1, *Beroe ovata* – 2; по правой шкале ноктилюка – 3; (б) – по левой шкале суммарная биомасса мезопланктона – 1, биомасса Cladocera – 2, *Acartia clausi* – 3; по правой шкале – средняя многолетняя температура поверхностной воды – 4.

светки до 210–230 мг/м³. Возможно, одной из причин такого увеличения было значительное изменение в эти годы качества воды в Голубой бухте. Результаты гидрохимических наблюдений, выполненных в 2010–2012 гг., свидетельствуют о резкой эвтрофикации вод бухты в последние годы. В 2003–2009 гг. гидрохимический фон содержания азота и фосфора был стабилен при незначительной межгодовой изменчивости [12]. Начиная с 2010 г. был зафиксирован высокий рост концентраций минерального азота, в первую очередь, нитратов. Содержание нитратов в водах Голубой бухты в эти годы выросло в 6.5 раз – с 1.1 мкМ в 2009 г. до 7.2–7.7 мкМ в 2011–2012 гг.

Наблюдения, выполненные в 2002–2012 гг., явились продолжением мониторинга прибрежных сообществ, проводившегося ранее – с 1992 г. по 2001 г.

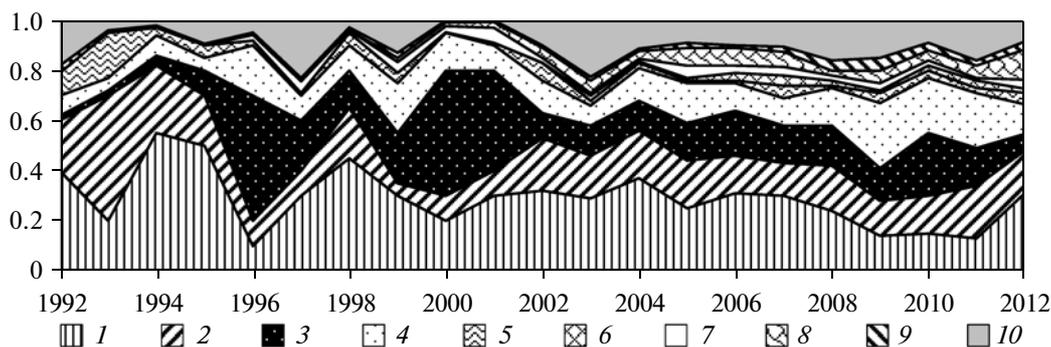


Рис. 5. Изменчивость структуры планктонного сообщества в период с 1992 по 2012 гг. По оси ординат – среднегодовая доля каждого вида от суммарной биомассы мезопланктона: 1 – *Acartia clausi*, 2 – Cladocera, 3 – меропланктон, 4 – *Paracalanus parvus*, 5 – *Oithona similis*, 6 – *Pseudocalanus elongatus*, 7 – *Parasagitta setosa*, 8 – *Centropages ponticus*, 9 – *Oikopleura dioica*, 10 – остатки.

В течение 1992–2012 гг. структура сообщества мезопланктона значительно изменялась. В начале первого десятилетия (до вселения *Beroe ovata* в 1999 г.) из-за сильнейшего пресса *M. leidy* биомасса основных структурных элементов (*Acartia clausi*, меропланктона, *Paracalanus parvus* и *Oithona similis*) уменьшилась в несколько раз, а *Parasagitta setosa* и *Centropages ponticus*, практически, исчезли из планктона. Начиная с 1996 г. сообщество стало восстанавливаться, вновь появились виды, исчезнувшие с вселением *M. leidy*. Стала массово встречаться *P. setosa*, составив в 1996–2000 гг., в среднем за год, 1–5% биомассы мезопланктона. В 1999–2000 гг. появился *C. ponticus*, чья среднегодовая доля в суммарной биомассе оказалась равной около 2%. *Oikopleura dioica* наблюдалась не только с мая по ноябрь, но и в холодные месяцы с долей от 0.8 до 1.2% биомассы мезопланктона. Появился, практически отсутствовавший до 1996 г., *Pseudocalanus elongatus*.

До инвазии *M. leidy* основным видом мезопланктонных животных была копепода *A. clausi*. На ее долю в 1976–1978 гг., в среднем за год, приходилось более 80% биомассы мезопланктона [10]. С появлением *M. leidy* уменьшилось количество *A. clausi* и увеличилось значение кладоцер. В 2002–2012 гг. среднегодовая биомасса кладоцер превосходила биомассу *A. clausi*, как правило, в 1.5–2 раза. Максимальная среднегодовая доля акарции в биомассе мезопланктона за эти годы составила 37%, кладоцер – 25%.

Структура мезопланктонного сообщества в прошедшие годы продолжала изменяться и за счет появления в черноморских водах новых видов животных. Как было сказано выше, в 2010 г. впервые в Голубой бухте была обнаружена копепода *O. davisae*. Исследования 2009–2010 гг. в бухтах, находящихся под значительным антропогенным влиянием (Новороссийской, Геленджикской и Анапской бухтах), показали полное доминирование *O. davisae* в этих водоемах. Ее максимальная

численность (без поправки на уловистость сети) в Новороссийской бухте в сентябре 2010 г. достигала 3 тыс. экз/м³ [11]. В прибрежных водах Крыма в 2004–2008 гг. максимальная численность этого рачка в Севастопольской бухте (40–65 тыс. экз/м³) на порядок превышала этот показатель в менее загрязненных водах шельфа [1]. Относительно низкие значения концентрации *O. davisae*, полученные в Голубой бухте (68–212 экз/м³), по-видимому, объясняются открытостью залива, в определенной мере нивелирующей влияние деятельности человека на прибрежную экосистему. Вместе с тем, появление этой копеподы в Голубой бухте в последние годы могло быть связано с изменением качества вод бухты, о чем свидетельствует упоминавшееся выше изменение гидрохимических показателей в 2011–2012 гг. по сравнению с предыдущими годами.

Анализ данных, полученных с 1991 по 2012 гг., свидетельствует о заметной стабилизации структуры планктонного сообщества Голубой бухты в этот период. На рис. 5 представлено изменение состава сообщества включавшего, кроме основных видов, также *P. setosa*, *C. ponticus*, *O. dioica* и *P. elongatus*. Если диапазон значений коэффициента вариации среднегодовой доли *A. clausi*, Cladocera, меропланктона, *P. parvus* и *O. similis* в суммарной биомассе мезопланктона в 1991–2001 гг. составлял 0.46–1.07, то в 2002–2012 гг. этот показатель оказался в 1.5–2 раза ниже: соответственно, 0.17–0.6. Вдвое – от 0.98 до 0.45 – снизился коэффициент вариации среднегодовых значений суммарной биомассы мезопланктона при переходе от первого периода ко второму.

Проведенный анализ показал, что прибрежное сообщество способно восстанавливаться после сильнейшего внешнего вмешательства и приспосабливаться к новым условиям существования. Средняя среднегодовая суммарная биомасса за последние 10 лет по сравнению с первыми увеличилась почти в два раза с 5.9 до 10.6 мг/м³. Макси-

мальная среднегодовая биомасса мезопланктона в оба периода оказалась почти равной и составила в первые и в последующие 10 лет около 20 мг/м³. Несмотря на происшедшее в последние годы значительное “оздоровление” сообщества — увеличение биомассы мезопланктона, появление почти исчезнувших видов — значение биомассы оставалось существенно ниже величины, отмечавшейся до вселения *M. leidyi*. До появления гребневика среднегодовая биомасса мезопланктона на станциях в районе Голубой бухты в 1978 г. составляла около 48 мг/м³ [10]. Среднегодовая биомасса мезопланктона в 2002–2012 гг. изменялась от 5 до 20 мг/м³.

Авторы благодарят Л.А. Паутову за полезные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дацьк Н.А., Романова З.А., Финенко Г.А. и др. Структура зоопланктонного сообщества в прибрежных водах Крыма (район Севастополя) и трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон — мнемнопсис в 2004–2008 гг. // Морський екологічний журнал. 2012. Т. XI. № 2. С. 28–38.
2. Завьялова Т.А., Лукашева Т.А., Москаленко Л.В. и др. Массовое развитие популяции *Noctiluca scintillans* в прибрежье северо-восточной части Черного моря в мае–июле 2011 г. // Череповецкие научные чтения. 2012. Естественные, экономические, технические науки и математика. С. 92–94.
3. Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. К.: Наукова думка, 1972. 145 с.
4. Заика В.Е. Динамика размерного состава ноктилюки *Noctiluca scintillans* в Черном море // Морський екологічний журнал. 2004. Т. III. № 4. С. 35–41.
5. Заика В.Е. Экология ноктилюки *Noctiluca scintillans* (Macartney) в Черном море // Морський екологічний журнал. 2005. Т. IV. № 4. С. 42–48.
6. Лебедева Л.П., Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. и др. Многолетняя трансформация структуры мезопланктона северо-восточного побережья Черного моря под воздействием гребневиков-вселенцев // Океанология. 2003. Т. 43. № 5. С. 710–715.
7. Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Анохина Л.Л. и др. Межгодовая изменчивость зоопланктона на шельфе северо-восточной части Черного моря в осенний период // Океанология. 2011. Т. 51. № 5. С. 867–878.
8. Маштакова Г.П., Сороколит Л.К., Иванченко О.П. Трофическая структура планктонного сообщества северо-западной части Черного моря в 1976–1977 гг. // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Киев.: Наукова думка, 1978. Ч. 1. С. 64–66.
9. Настенко Е.В. Формирование планктонных комплексов предустьевых акваторий северо-западной части Черного моря в условиях влияния антропогенных факторов // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Киев.: Наукова думка, 1978. Ч. 1. С. 70–71.
10. Пастернак А.Ф. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона у побережья Северного Кавказа // Сезонные изменения черноморского планктона / Отв. ред. Сорокин Ю.И., Ведерников В.И. М.: Наука, 1983. С. 139–177.
11. Селифонова Ж.П. Вселенец в Черное и Азовское моря — *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoidea) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 142–149.
12. Часовников В.К., Якушев Е.В., Меньшикова Н.М. и др. Изменчивость биогенных элементов в прибрежной зоне Черного моря // Комплексные исследования Черного моря. М.: Научный мир, 2011. С. 255–268.

Interannual Variability of the Zooplankton Communities of the Blue Bay (North-Eastern Part of the Black Sea) in 2002–2012

L. P. Lebedeva, T. A. Lukasheva, L. L. Anokhina, V. K. Chasovnikov

In the end of the last century due to invasion of ctenophore *Mnemiopsis* and *Beroe* crucial changes took place in the Black Sea ecosystem. These caused regular planktonic communities condition supervision. In this article the results of the coastal zooplankton communities structure and biomass variability research, received during the period since 2002–2012 are stated. This work is a continuation of the supervision executed in the years 1991–2001. Seasonal and interannual dynamics of the coastal community basic species biomass, its structure and variability during the period of the 2 last decades are analyzed.