

## СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ПЛОДОВИТОСТЬ САМОК *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA, OITHONIDAE) В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЁРНОГО МОРЯ \*

Серегин С. А.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
г. Севастополь, Российская Федерация,  
e-mail: [serg-seryogin@yandex.ru](mailto:serg-seryogin@yandex.ru)

**Аннотация:** Изучено соотношение полов и плодовитость самок черноморского вселенца — копеподы *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 в прибрежных водах Севастополя. Увеличение доли самцов в популяции вселенца наблюдалось обычно дважды в году (в июне — июле и ноябре — декабре) при низкой общей численности популяции. При максимальной численности популяции *O. davisae* наблюдалось существенное снижение количества самцов. Отмечено повышение доли самцов в более тёплых и трофных прибрежных акваториях. В осенний период среднее количество вынашиваемых самкой яиц составляло  $10,4 \pm 0,5$  и не зависело от трофности акваторий.

**Ключевые слова:** *Oithona davisae*, соотношение полов, плодовитость самок, трофические и температурные условия, Чёрное море

### Введение

Копеподы являются одной из наиболее «успешных» групп организмов в морской пелагической среде, играющих важнейшую роль в пищевых цепях и биогеохимических процессах. Представители рода *Oithona* — повсеместно обитающие и наиболее массовые из них. До 1989 г. в Чёрном море обитало 2 вида, относящиеся к этому роду: *Oithona nana* — круглогодичный массовый вид, обитающий в верхнем слое моря, и *Oithona similis* — холодолюбивый вид, предпочитающий в тёплое время года находиться под термоклинном. *Oithona nana* практически исчезла из Чёрного моря после вселения в 1980-е годы хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865.

Впервые несколько особей *Oithona davisae* были обнаружены в Чёрном море в 2001 г. в водах Севастопольской бухты [Загородняя, 2002]. Первоначально новый вид был определён как *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1891. С 2005 г. особи этого вида стали регулярно встречаться в пробах зоопланктона. За короткое время вид широко распространился в прибрежных водах Чёрного моря: вдоль Крымского полуострова [Алтухов, 2010], в бухтах Кавказского побережья [Селифонова, 2009], вдоль румынского [Timofte, Tabarcea, 2012] и болгарского [Mihneva, Stefanova, 2013] побережий на западе. После повторного определения вида [Temnykh, Nishida, 2012] он был идентифицирован как *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 и под этим названием его упоминают в более поздних публикациях. К настоящему времени *O. davisae* заняла экологическую нишу *O. nana* и стала наиболее массовой в сообществе прибрежного зоопланктона Чёрного моря, составляя порой до 90 % его общей численности в тёплый период года [Gubanova, Altukhov, 2007; Altukhov, Gubanova, Mukhanov, 2014; Seregin, Popova, 2016].

Изучение соотношения полов у ряда черноморских видов копепод (*Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Centropages ponticus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*) [Prusova, Galagovets, 2022]

\*Работа выполнена по госбюджетной теме ФИЦ ИнБЮМ РАН: «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана», регистрационный номер 124030100137-6.

показало, что у всех взрослых особей проанализированных видов оно было в разной степени смещено в сторону самок, что отражало особенности их морфологии и экологии. Наибольшая степень смещения соотношения полов у взрослых особей наблюдалась у *P. parvus* и *P. elongatus* — видов, для которых характерно наличие семяприёмников у самок, а у самцов атрофированы ротовые придатки.

Известно, что в исконных местах обитания *O. davisae* (внутреннее Японское море) большую часть половозрелых особей популяции составляют самки: 85 % в среднем за год и до 96 % в зимний сезон [Uye, Sano, 1995; Uye, Sano, 1998]. В Севастопольской бухте самцы отсутствовали зимой, а в деятельный сезон составляли в среднем 18–24 % от численности самок. В сезонной динамике численности самцов выявлено 2 пика относительного обилия: в июне и декабре, когда доля самцов возрастала до 30–70 % [Seregin, Popova, 2016; Svetlichny et al., 2016; Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018].

Как типичный представитель семейства Oithonidae, *O. davisae* откладывает яйца в парные яйцевые мешки, количество яиц в них варьирует в зависимости от сезона. Максимумы (12–20 шт.) наблюдаются в начальный период развития популяции (май — август) с последующим уменьшением в осенний период до  $4,2 \pm 2,0$  [Svetlichny et al., 2016].

Многие представители рода *Oithona*, в том числе и *O. davisae*, приспособлены к обитанию в трофных и загрязнённых акваториях и даже являются видами-индикаторами водоёмов, подверженных выраженному антропогенному влиянию [Serranito et al., 2016; Drira et al., 2018]. Ранее было показано, что абсолютная и относительная численность *O. davisae* в естественном градиенте трофности в акватории Севастопольской бухты значительно возрастает в направлении от открытого побережья — вглубь бухты [Серегин, Попова, 2023; Серегин, Попова, 2024]. Как влияет загрязнённость либо трофность водоёма на половую структуру популяции и плодовитость самок в условиях Чёрного моря — неизвестно. Задачей данного исследования было оценить соотношение полов и плодовитость самок в естественном градиенте уровня загрязнённости и трофности в прибрежных водах Чёрного моря.

### Материал и методы исследования

Материалом послужили данные 2017–2021 гг., полученные в ходе многолетнего исследования численности и видового состава метазойного микрозоопланктона (ММ) в побережье Юго-Западного Крыма (г. Севастополь). Пробы воды отбирали в поверхностном слое и слое 0–10 м от 2 до 4 раз в месяц на 4 станциях: в открытом взморье (ст. 1) и во внутренней части Севастопольской бухты (ст. 2–4) (рис. 1). Дополнительно за пределами Севастопольской бухты в октябре — ноябре 2022 г. были взяты сетные пробы в слое 0–10 м в открытом море, в 1 миле от берега (1), и в прибрежье, у входа в бухты Омега (5), Стрелецкая (3) и Карантинная (1 = ст. 1), а также внутри бухты Стрелецкая (4) (рис. 1). Поверхностные пробы брали зачёрпыванием воды пластиковым проботоборником в объёме 5–6 л. В слое 0–10 м водного столба пробы отбирали планктонной сетью Апштейна с площадью входного отверстия  $0,025 \text{ м}^2$  и фильтрующим конусом из нейлонового сита с ячейей 35 мкм; объём профильтрованной воды при отборе пробы составлял 250 л. За счёт мелкоячеистого сита данная сеть улавливает все возрастные стадии развития *O. davisae*, от орто- и метануплиусов, копеподитных стадий всех возрастов до половозрелых особей, что позволило получить полноценные данные о численности популяции во всём обловлённом слое. Во время отбора проб измеряли температуру поверхностного слоя вод (ТПС) гидрологическим термометром. В 2019 и 2021 гг. на станции 1 и внутри Севастопольской бухты отбирали пробы воды из поверхностного слоя для определения концентрации хлорофилла *a* (определение проведено В. Д. Чмыром, и данные любезно предоставлены нам).



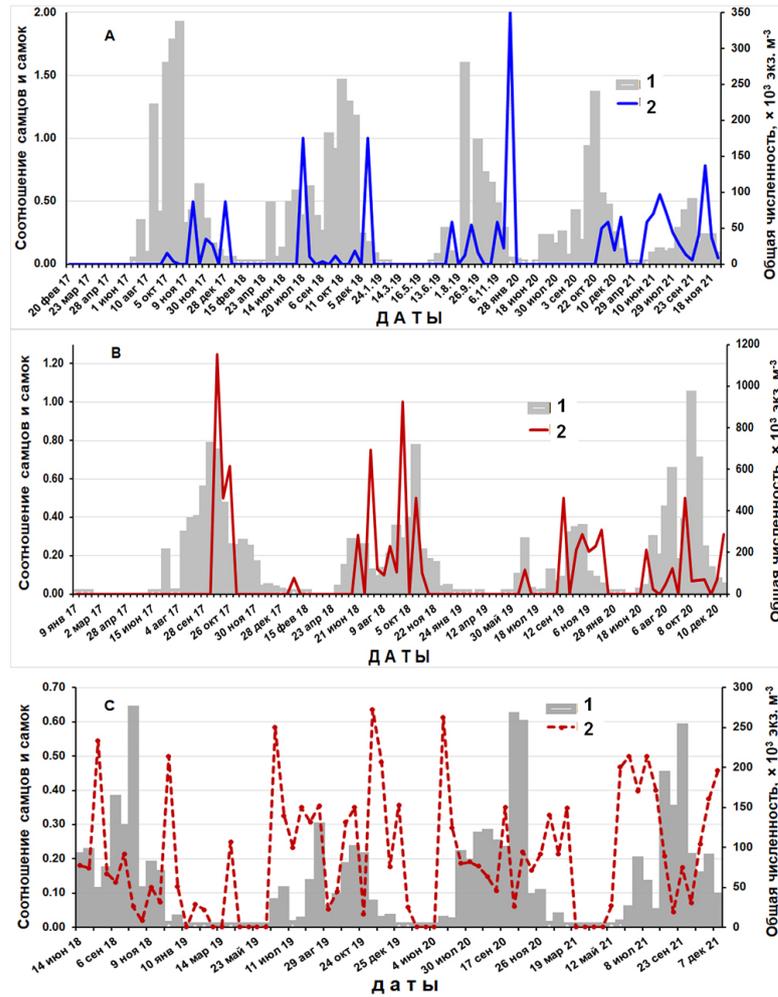


Рис. 2. Изменения общей численности популяции *Oithona davisae* (1) и соотношения самцов и самок (2) в поверхностном слое открытого взморья (А) (2017–2021 гг.) и устья бухты (В) (2017–2020 гг.), в слое 0–10 м устья Севастопольской бухты (С) (2018–2021 гг.)

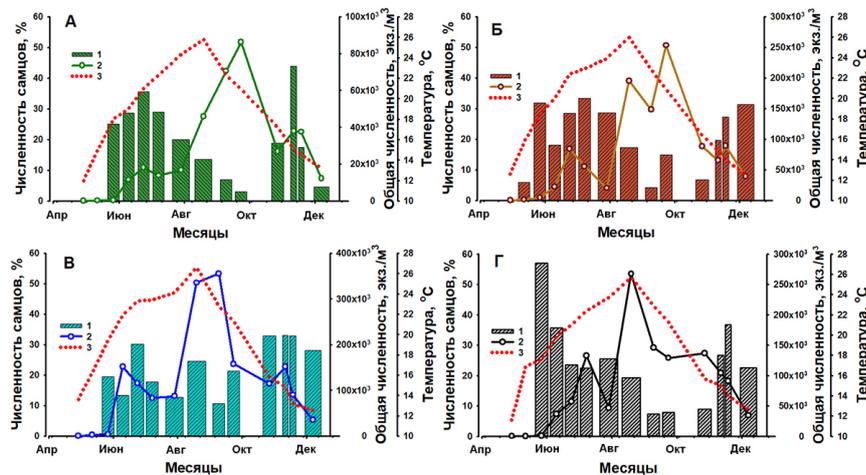
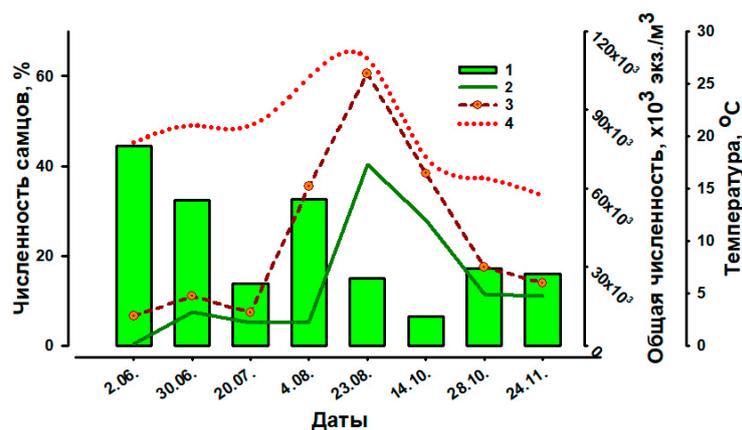


Рис. 3. Относительная численность самцов, % (1), общая численность популяции *Oithona davisae* (2) в слое 0–10 м и температура поверхности воды (3) в разных локальных акваториях: открытом побережье (А), в устье (Б) и в глубине (В) Севастопольской бухты, в Южной бухте (Г) в 2021 г.



**Рис. 4.** Относительная численность самцов, % (1), численность популяции *Oithona davisae* (2), общая численность метазойного микрозоопланктона (3) в слое 0–10 м и температура поверхности воды (4) в открытом побережье в 2022 г.

**Таблица 1**

Общая численность *Oithona davisae* ( $\times 10^3$  экз./м<sup>3</sup>), соотношение половозрелых самцов и самок в слое 0–10 м, средняя температура поверхности воды (°C) и содержание хлорофилла *a* (мг/м<sup>3</sup>) в разных локальных акваториях севастопольского побережья в 2021 г.

Параметры	Открытое побережье	Устье бухты	Внутренняя часть бухты	Южная бухта
Средняя численность и диапазон её изменений, $\times 10^3$ экз./м <sup>3</sup>	27,0 ± 26,2 (0,12–86,2)	76,3 ± 76,2 (0,03–253,1)	120,3 ± 110,1 (0,25–355,5)	84,6 ± 74,9 (0,23–267,7)
Среднее соотношение самцов и самок, ♂ / ♀	0,25 ± 0,23	0,26 ± 0,18	0,30 ± 0,16	0,33 ± 0,34
Средний % самцов в период высокой численности популяции	7,9 ± 5,4	10,8 ± 6,3	16,2 ± 7,4	10,9 ± 5,7
Средняя температура (медиана), °C	18,5 ± 4,3	19,3 ± 4,5	20,4 ± 4,7	19,0 ± 4,4
Средняя концентрация хлорофилла <i>a</i> * в 2019 и 2021 гг., мг/м <sup>3</sup>	0,55 ± 0,33 0,54 ± 0,48	1,15 ± 0,87 0,93 ± 0,57	1,50 ± 0,77 1,07 ± 0,86	– 1,61 ± 0,80

\*данные предоставлены В. Д. Чмыром

В период активного развития популяции *O. davisae* (июнь — октябрь) с увеличением общей численности рачков возрастало и количество взрослых самок в направлении от открытых вод — внутрь бухты. Так, в конце августа 2022 г. в направлении открытое взморье — Южная бухта — внутренняя часть Севастопольской бухты их численность составляла 9,7; 12,8 и 56,7 тыс. экз. м<sup>-3</sup>, а в среднем за летние месяцы — 2,3; 3,7 и 13,1 тыс. экз. м<sup>-3</sup> соответственно. Относительная численность самцов внутри бухты была заметно выше в это время по сравнению с открытым побережьем: 29,4 против 17,9 %. Прямой подсчёт самок с одним либо двумя яйцевыми мешками показал, что на одну самку в августе приходилось в среднем  $8,1 \pm 0,81$  вынашиваемых яиц. При учёте среднего числа яиц во всех яйцевых мешках, включая неприкреплённые, содержавшие в среднем  $4,7 \pm 0,5$  яиц, и парного их наличия у самок, величина кладки составляла  $9,4 \pm 0,5$ . Численность популяции *O. davisae* в этот период составляла от 56 % общего количества метазойного микрозоопланктона в открытых водах до 77–89 % его количества внутри бухты.

Основные показатели плодовитости самок *O. davisae* и соотношения ♂/♀ в разных акваториях открытого побережья у Севастополя и внутри Стрелецкой бухты осенью 2022 г. представлены в таблице 2. В среднем на 1 самку с учётом вышеприведённых расчётов приходилось  $10,4 \pm 0,5$  вынашиваемых яиц, независимо от места отбора проб. Относительная численность самцов при этом имела тенденцию к возрастанию в акваториях вблизи берега и внутри бухты аналогично данным, полученным в 2021 г. в Севастопольской бухте.

Таблица 2

Параметры плодовитости самок и относительное количество половозрелых самцов ( $\pm$  стандартное отклонение) в популяции *Oithona davisae* в осенний период (октябрь — ноябрь) 2022 г.

Локальная акватория	Самки без ЯМ*, %	Самки с 2 ЯМ, %	Самки с 1 ЯМ, %	Среднее количество яиц в ЯМ	Средняя величина кладки	M/F
1 миля	$55,2 \pm 9,1$	$33,4 \pm 11,6$	$11,4 \pm 3,6$	$5,1 \pm 0,1$	$10,2 \pm 0,3$	$0,09 \pm 0,01$
Траверз бухты Круглая	$55,9 \pm 19,2$	$33,9 \pm 14,9$	$10,2 \pm 4,4$	$5,0 \pm 0,5$	$10,0 \pm 0,9$	$0,14 \pm 0,12$
Траверз Стрелецкой бухты	$72,5 \pm 19,8$	$23,2 \pm 18,1$	$4,3 \pm 3,7$	$5,1 \pm 0,2$	$10,2 \pm 1,0$	$0,14 \pm 0,09$
Траверз Карантинной бухты (= ст. 1)	$67,6 \pm 13,0$	$23,4 \pm 12,2$	$9,0 \pm 1,2$	$5,1 \pm 0,2$	$10,2 \pm 0,4$	$0,16 \pm 0,08$
Стрелецкая бухта	$69,2 \pm 8,6$	$17,4 \pm 10,6$	$13,4 \pm 2,0$	$5,6 \pm 0,4$	$11,2 \pm 0,8$	$0,17 \pm 0,03$

\*яйцевой мешок

## Обсуждение

Значительное смещение соотношения половозрелых особей в пользу самок в популяции *O. davisae* отмечали и ранее [Uye, Sano, 1995; Uye, Sano, 1998; Seregin, Popova, 2016; Svetlichny et al., 2016; Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018]. Настоящая работа на примере многолетних рядов данных показала чётко выраженное преобладание самок в популяции *O. davisae*, что мы связываем с биологическими особенностями вида. Одной из них является наличие у самок семяприёмников, когда требуется только одно-два спаривания, чтобы оставаться фертильными и производить оплодотворённые яйца в течение длительного периода (иногда до конца жизни) без дальнейшего участия самцов [Barthélémy et al., 1998; Ohtsuka, Huys, 2001; Kiørboe, 2006]. Для таких видов характерно значительное преобладание самок в структуре естественных популяций [Kiørboe, 2006; Prusova, Galagovets, 2022]. Ещё одной особенностью *O. davisae* является более короткий срок жизни самцов, вероятно, за счёт более высоких энергетических затрат при поиске готовых к размножению самок и в процессе копуляции [Uye, Sano, 1995; Ceballos, Kiørboe, 2011; Heuschele, Kiørboe, 2012]: средняя продолжительность репродуктивной жизни самцов составляет всего 10 дней [Ceballos, Kiørboe, 2011]. Эти и другие особенности биологии вида приводят к появлению в течение сезона развития периодов повышенного и пониженного количества самцов в популяции. У *O. davisae* повышение относительной численности самцов наблюдалось в начале развития популяции на фоне относительно невысокой общей численности вида (июнь — июль, реже май — июль), когда происходило активное спаривание с самками, наблюдался высокий процент самок с яйцевыми мешками и максимальным количеством яиц в них [Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018].

Конкретные сроки этого периода в Чёрном море могут варьировать в разные годы в зависимости от температурных условий сезона, а именно от сроков весеннего прогрева вод до 17,5–18,0 °С [Seregin, Popova, 2016], когда перезимовавшие оплодотворённые самки начинали цикл сезонного размножения [Svetlichny et al., 2016; Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018]. При пиковой плотности популяции в августе — октябре «необходимость» в самцах падала и их численность резко снижалась. Следующий период относительного обилия самцов приходился на конец осени — начало зимы на фоне существенного снижения общей численности популяции. В дальнейший зимний период происходила значительная деградация популяции: полное исчезновение науплиусов, копеподитов и взрослых самцов в условиях Чёрного моря. Полученные в прибрежье Чёрного моря данные по соотношению полов хорошо согласуются как с результатами измерений во внутреннем Японском море, где самки в среднем за год составляли 85 % [Uye, Sano, 1995], так и с ранее опубликованными результатами по Чёрному морю, где соотношение половозрелых самцов и самок в популяции варьировало в среднем по годам от 0,14 до 0,40 [Seregin, Popova, 2016; Svetlichny et al., 2016; Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018].

На основе многолетних исследований [Гидролого-гидрохимический режим ... , 2006; Слепчук, Хмара, Маньковская, 2017; Совга, Мезенцева, Слепчук, 2020] акватория Севастопольской бухты была условно разделена на четыре зоны, наиболее загрязнёнными определены внутренняя часть Севастопольской бухты, и особенно Южная бухта [Кондратьев, Орехова, 2023]. Акватория открытого взморья вне Севастопольской бухты (станция в одной миле от берега), а также станций на траверзе бухт Карантинная, Круглая и Стрелецкая относится к условно чистым водам. Воды внутренней части б. Стрелецкая характеризуются высокой степенью загрязнения [Тихонова, Котельянец, Волков, 2018]. Поскольку в составе антропогенных загрязнителей существенную роль играют биогенные элементы, указанная выше схема деления акватории Севастопольской бухты на зоны справедлива и для фактора эвтрофированности [Слепчук, Хмара, Маньковская, 2017], что полностью подтвердили величины концентраций хлорофилла *a*, приведённые в табл. 1.

Изменение условий среды оказывает влияние на биоту даже на небольшом пространственном масштабе локальных акваторий, что было показано при исследовании сезонных изменений обилия и структуры сообществ мезозoopланктона и метазойного микрозоопланктона в Севастопольской бухте. Общая численность этих сообществ оказалась выше во внутренней акватории бухты по сравнению с открытым побережьем в весенний, летний и осенний сезоны. Изменение же биоразнообразия характеризовалось противоположной направленностью изменений: оно снижалось от открытых вод — вглубь бухты [Галаговец, Прусова, 2023; Серегин, Попова, 2023; Серегин, Попова, 2024]. Сезонная и пространственная динамика индексов биоразнообразия — Шеннона, Пиелу, Симпсона и др. — в градиентном пространстве Севастопольской бухты хорошо описывала уровни трофности локальных акваторий [Серегин, Попова, 2023; Серегин, Попова, 2024] и совпадала с выявленными ранее на основе комплексных гидрохимических измерений [Губанов, Стельмах, Клименко, 2002; Губанов, Губанова, Родионова, 2015; Совга, Мезенцева, Слепчук, 2020]. Значительную роль в изменении обилия метазойного микрозоопланктона и структуры его сообщества в бухте, влияющих на показатели биоразнообразия, играл вид-вселенец *O. davisae* [Серегин, Попова, 2017; Серегин, Попова, 2023; Серегин, Попова, 2024].

К числу основных факторов, способствующих успешному развитию *O. davisae* и увеличению её численности в градиенте открытое побережье — внутренняя часть бухты, относятся температурный, динамический и трофический — в их комплексном взаимодействии. Известно, что *O. davisae* в своей родной среде обитания внутреннего Японского моря устойчива в широком диапазоне изменений температур (от 8,9 до 28,2 °С) [Uye, Sano, 1995]. Ещё более широкий температурный диапазон (от –1,8 до 29 °С) характерен для новых местообитаний — североамериканских и европейских вод, заселённых видом в последние десятилетия [Zagami et al., 2018].

Высокую термотолерантность вид сохраняет и в условиях Чёрного моря, при этом самцы более чувствительны к снижению температуры по сравнению с самками [Svetlichny, Hubareva, Uttieri, 2021]. Также было показано, что межгодовые вариации численности вида напрямую связаны с общим количеством тепла, характерного для разных лет [Seregin, Popova, 2016; Seregin, Popova, 2019], и межгодовыми вариациями сезонных температур [Svetlichny, Hubareva, Okyar, 2018]. Термофильность *O. davisae* проявилась и в её высокой продуктивности, когда на тёплый период с июня по октябрь ( $t > 20$  °C) приходилось 94 % вновь созданной годовой биомассы [Uye, Sano, 1998]. Наши многолетние исследования в Севастопольской бухте показали, что в летний период существенным компонентом градиентных условий в её пространстве является градиент ТПС, достигающий нескольких градусов в направлении от открытого побережья с более низкой температурой до внутренних акваторий с более высокой (табл. 1). Таким образом, температурный фактор благоприятствует более массовому развитию *O. davisae* именно во внутренних акваториях бухты с более высокими летними температурами. При этом для самцов *O. davisae* как более «слабого звена» популяции (более высокая чувствительность к похолоданию [Svetlichny, Hubareva, Uttieri, 2021], меньший срок репродуктивной жизни [Ceballos, Kjørboe, 2011]) в этих более благоприятных условиях наблюдалась и более высокая относительная численность.

К тому же внутренние акватории бухты, более защищённые берегами от возмущающих воздействий ветра и волн по сравнению с пространством открытого побережья, представляют более спокойную среду обитания, комфортную для вида-вселенца. В экспериментах было показано, что самки *O. davisae* предпочитают оставаться в спокойной среде, где локальная скорость деформации меньше  $0,1 \text{ c}^{-1}$  [Liu et al., 2018]. По сравнению с калянидами (например, *Acartia*, *Centropages*), которые могут переключаться на различные режимы питания при изменении условий среды и менее подвержены воздействию подвижности воды, *O. davisae* более чувствительна к наличию турбулентности. Поскольку для этого вида характерен «засадный» тип поиска добычи и способность регистрировать слабые гидромеханические сигналы, пребывание в среде с пониженной турбулентностью более эффективно в процессе питания [Saiz, Calbet, Broglio, 2003]. Ойтона снижала активность питания и опускалась в более глубокие слои воды при неблагоприятных условиях, что происходило как в экспериментальных условиях, так и при натурных наблюдениях за вертикальным распределением в условиях штиля или ветрового волнения [Incze et al., 2001; Visser et al., 2001].

Наиболее часто потребляемые *O. davisae* объекты питания — различные нанопланктонные жгутиковые и инфузории [Uchima, Hirano, 1986; Gifford, Rollwagen-Bollens, Bollens, 2007; Saiz et al., 2014]. Сравнение спектра питания двух неритических видов копепод — *Acartia omorii* и *Oithona davisae* из района Токийского залива, богатого диатомовыми водорослями, показало, что акарция питается диатомовыми водорослями, а ойтона — недиатомовыми водорослями [Uchima, 1988]. А исследование питания *O. davisae* на природных сообществах фитопланктона из Севастопольской бухты и искусственном сообществе из 5 культивируемых видов фитопланктона продемонстрировало, что самая высокая скорость потребления достигалась при питании нанопланктонными криптомонадами [Khanaychenko et al., 2018]. Известно, что ряд их видов являются массовыми обитателями высокотрофных водоёмов, например Токийского залива и бухты Сан-Франциско [Han, Furuya, 2000], в которых *O. davisae* является доминирующим видом. Структурные изменения фитопланктонного сообщества в Чёрном море, произошедшие за последние десятилетия и выражающиеся в преобладании мелких видов жгутиковых [Nesterova et al., 2008], способствуют процветанию вида-вселенца *O. davisae*, особенно в высокотрофных акваториях.

Полученная нами средняя величина кладки яиц *O. davisae* в октябре — ноябре ( $10,4 \pm 0,5$ ) вполне соответствовала диапазону её сезонных изменений, отмеченных в литературе: от 10,9 до 28,5 во внутреннем Японском море [Uye, Sano, 1995], от 4,2 в декабре до 20,0 в июне — июле в прибрежье Чёрного моря [Svetlichny et al., 2016]. Svetlichny с соавторами (2016) отмечали, что максимальная величина кладки яиц наблюдалась в период с конца мая до конца июля при температуре воды в Чёрном море в диапазоне 22–25 °С. С октября по декабрь при падении температуры с 20 до 9 °С величина кладки уменьшалась с 14,2 до 4,2 яиц. В водах внутреннего Японского моря отмечалось 2 периода высокой величины кладки: основной (в конце мая — начале июня) и второстепенный (во второй половине октября) [Uye, Sano, 1995].

### Выводы

1. Повышение доли самцов в популяции вселенца *Oithona davisae* наблюдалось, как правило, 2 раза в год (в июне — июле и в ноябре — декабре) и происходило на фоне низкой общей численности популяции. В период максимального сезонного обилия вида отмечалось значительное снижение численности самцов. В градиентных условиях прибрежных вод (от открытого взморья — вглубь бухты) наблюдалась тенденция увеличения относительной доли самцов в более тёплых и трофных водах локальных акваторий.

2. Средняя величина кладки *Oithona davisae* в осенний период составляла  $10,4 \pm 0,5$  яиц на одну самку и не зависела от трофических условий локальных акваторий.

**Благодарности.** Выражаю признательность Холодову В. В. за помощь в сборе проб зоопланктона. Особую благодарность выражаю Поповой Е. В. за высокопрофессиональную таксономическую обработку зоопланктонных проб.

### Список литературы

1. Алтухов Д. А. Распространение популяции *Oithona brevicornis* (Copepoda: Cyclopoidea) вдоль побережья Крыма // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, №1. – С. 71. – <https://www.elibrary.ru/szintv>
2. Галаговец Е. А., Прусова И. Ю. Пространственно-временная динамика структуры сообщества зоопланктона в прибрежных водах у Севастополя в весенне-осенний период // Морской биологический журнал. – 2023. – Т. 8, № 2. – С. 3–17. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2023.08.2.01>
3. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т ; Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н. [и др.]. – Севастополь : МГИ, 2006. – 90 с.
4. Губанов В. И., Губанова А. Д., Родионова Н. Ю. Диагноз трофности вод Севастопольской бухты и взморья г. Севастополя // Актуальные проблемы аквакультуры в современный период : Материалы междунар. науч. конф., Ростов н/Д, 28.09–02.10.2015 / Федер. агентство по рыболовству, Азов. НИИ рыб. хоз-ва. – Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2015. – С. 64–67. – <https://www.elibrary.ru/zqvccd>
5. Губанов В. И., Стельмах Л. В., Клименко Н. П. Комплексные оценки качества вод Севастопольского взморья (Черное море) // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : Экоси – Гидрофизика, 2002. – Вып. 62. – С. 76–80. – <https://www.elibrary.ru/wiahvb>
6. Загородняя Ю. А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря / НАН Украины, Ин-т мор. биол. исслед. им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ИМБИ, 2002. – Вып. 61. – С. 43. – <https://www.elibrary.ru/wiahhf>

7. Кондратьев С. И., Орехова Н. А. Потенциальные угрозы экологическому состоянию вод Севастопольской бухты // Вестник Московского университета. Сер. 5, География. – 2023. – Т. 78, № 6. – С. 3–14. – <https://doi.org/10.55959/MSU0579-9414.5.78.6.1>
8. Селифонова Ж. П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda, Cyclopoidea) в акваториях портов северо-восточной части шельфа Черного моря // Биология внутренних вод. – 2009. – № 1. – С. 33–35. – <https://www.elibrary.ru/jwiwet>
9. Серегин С. А., Попова Е. В. Коротко-периодная изменчивость метазойного микрозоопланктона в прибрежье Чёрного моря: закономерности и определяющие факторы // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2, № 1. – С. 56–65. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.1.06>
10. Серегин С. А., Попова Е. В. Метазойный микрозоопланктон Севастопольской бухты в весенний период: видовое разнообразие и структура сообщества // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. – 2024. – Т. 47. – С. 27–44. – <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2024.47.27>
11. Серегин С. А., Попова Е. В. Обилие, видовое разнообразие и структура сообщества метазойного микрозоопланктона в градиенте бухта – взморье (на примере Севастопольской бухты, Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2023. – Т. 8, № 2. – С. 74–90. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2023.08.2.05>
12. Слепчук К. А., Хмара Т. В., Маньковская Е. В. Сравнительная оценка уровня трофности Севастопольской и Южной бухт с использованием индекса E-TRIX // Морской гидрофизический журнал. – 2017. – № 5. – С. 67–78. – <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2017-5-67-78>
13. Совга Е. Е., Мезенцева И. В., Слепчук К. А. Сравнение ассимиляционной емкости и индекса трофности различных частей акватории Севастопольской бухты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020. – № 3. – С. 63–76. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-3-63-76>
14. Тихонова Е. А., Котельянец Е. А., Волков Н. Г. Характеристика загрязнения донных отложений прибрежной акватории Севастополя на примере Стрелецкой бухты (Чёрное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2018. – № 1. – С. 74–80. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2018-1-74-80>
15. Altukhov D. A., Gubanova A. D., Mukhanov V. S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. – 2014. – Vol. 35, suppl. 1. – P. 28–34. – <https://doi.org/10.1111/maec.12168>
16. Barthélémy R.-M., Cuoc C., Defaye D., Brunet M., Mazza J. Female genital structures in several families of Centropagoidea (Copepoda: Calanoida) // Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences. – 1998. – Vol. 353, iss. 1369. – P. 721–736. – <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0238>
17. Ceballos S., Kjørboe T. Senescence and sexual selection in a pelagic copepod // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6, iss. 4. – Art. 18870. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018870>
18. Drira Z., Kmiha-Megdiche S., Sahnoun H., Tedetti M., Pagano M., Ayadi H. Copepod assemblages as a bioindicator of environmental quality in three coastal areas under contrasted anthropogenic inputs (Gulf of Gabes, Tunisia) // Journal of the Marine Biological Association of the UK. – 2018. – Vol. 98, spec.iss. 8. – P. 1889–1905. – <https://doi.org/10.1017/S0025315417001515>
19. Gifford S. M., Rollwagen-Bollens G., Bollens S. M. Mesozooplankton omnivory in the upper San Francisco Estuary // Marine Ecology Progress Series. – 2007. – Vol. 348. – P. 33–46. – <https://doi.org/10.3354/meps07003>

20. Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. – 2007. Vol. 2, iss. 4. – P. 407–410. – <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.10>
21. Han M. S., Furuya K. Size and species-specific primary productivity and community structure of phytoplankton in Tokyo Bay // Journal of Plankton Research. – 2000. – Vol. 22, iss. 7. – P. 1221–1235. – <https://dx.doi.org/10.1093/plankt/22.7.1221>
22. Heuschele J., Kiørboe T. The smell of virgins: mating status of females affects male swimming behaviour in *Oithona davisae* // Journal of Plankton Research, – 2012. – Vol. 34, iss. 11. – P. 929–935. – <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs054>
23. ICES. Zooplankton methodology manual / eds: Harris R. P. [et al.]. – London : Acad. Press, 2000. – 684 p.
24. Incze L. S., Hebert D., Wolff N., Oakey N., Dye D. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress // Marine Ecology – Progress Series. – 2001. – Vol. 213. – P. 229–240. – <http://dx.doi.org/10.3354/meps213229>
25. Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and feeding selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: Importance of cryptophytes // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2018. – Vol. 18, iss. 8. – P. 937–949. – [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18\\_8\\_02](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_8_02)
26. Kiørboe T. Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations // Oecologia. – 2006. – Vol. 148. – P. 40–50. – <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0346-3>
27. Liu B., Akiba T., Landeira J. M., Tanaka Y. Individual-level variability in the behavioral responses of female *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) to hydromechanical stimuli // La mer. – 2018. – Vol. 56, iss. 1/2. – P. 21–35. – <https://www.elibrary.ru/oxjkjd>
28. Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // Bioinvasions Records. – 2013. – Vol. 2, iss. 2. – P. 119–124. – <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2013.2.2.04>
29. Nesterova D., Moncheva S., Mikaelyan A., Vershinin A., Akatov V., Boicenco L., Akatan Y., Sahin F., Gvarishvili T. The state of phytoplankton // State of the environment of the Black Sea (2001–2006/7) : report / Commis. on the Protection of the Black Sea Against Pollution ; ed. T. Oguz. – Istanbul : Black Sea Commis. Publ., 2008. – Chap. 5. – P. 173–200.
30. Ohtsuka S., Huys R. Sexual dimorphism in calanoid copepods: morphology and function // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 453. – P. 441–466. – <https://doi.org/10.1023/A:1013162605809>
31. Prusova I. Yu., Galagovets E. A. Sex ratios of calanoid copepods in the northern Black Sea // Regional Studies in Marine Science. – 2022. – Vol. 55. – Art. 102576. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102576>
32. Saiz E., Calbet A., Broglio E. Effects of small-scale turbulence on copepods: the case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. – 2003. – Vol. 48, no. 3. – P. 1304–1311. – <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2003.48.3.1304>
33. Saiz E., Griffell K., Calbet A., Isari S. Feeding rates and prey: predator size ratios of the nauplii and adult females of the marine cyclopoid copepod *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. – 2014. – Vol. 59, iss. 6. – P. 2077–2088. – <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.6.2077>
34. Seregin S. A., Popova E. V. Different-scale variations in the abundance and species diversity of metazoan microzooplankton in the coastal zone of the Black Sea // Water Resources. – 2019. – Vol. 46, iss. 5. – P. 769–779. – <https://doi.org/10.1134/S009780781905018X>
35. Seregin S. A., Popova E. V. Long-term dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in coastal waters of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. –

2016. – Vol. 7, iss. 4. – P. 374–382. – <https://doi.org/10.1134/S207511171604007X>
36. Serranito B., Aubert A., Stemann L., Rossi N., Jamet J. L. Proposition of indicators of anthropogenic pressure in the Bay of Toulon (Mediterranean Sea) based on zooplankton time-series // *Continental Shelf Research*. – 2016. – Vol. 121. – P. 3–12. – <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2016.01.016>
37. Sorokin Yu. I., Kopylov A. I., Mamaeva N. V. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean // *Marine Ecology – Progress Series*. – 1985. – Vol. 24. – P. 27–41. – <https://www.elibrary.ru/svvzcv>
38. Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanov A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive strategy of thermophilic *Oithona davisae* in the cold Black Sea environment // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2016. – Vol. 16, iss. 1. – P. 77–90. – [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16\\_1\\_09](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16_1_09)
39. Svetlichny L., Hubareva E., Okyar M. I. Population dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in the Black Sea // *Turkish Journal of Zoology*. – 2018. – Vol. 42, no. 6. – P. 684–693. – <https://doi.org/10.3906/zoo-1804-48>
40. Svetlichny L., Hubareva E., Uttieri M. Ecophysiological and behavioural responses to salinity and temperature stress in cyclopoid copepod *Oithona davisae* with comments on gender differences // *Mediterranean Marine Science*. – 2021. – Vol. 22, no. 1. – P. 89–101. – <http://dx.doi.org/10.12681/mms.22496>
41. Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of "*Oithona brevicornis*" // *Aquatic Invasions*. – 2012. – Vol. 7, iss. 3. – P. 425–431. – <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.013>
42. Timofte F., Tabarcea C. *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida): first record in the Romanian Black Sea waters // *Journal of Environmental Protection and Ecology*. – 2012. – Vol. 13, iss. 3. – P. 1683–1687.
43. Uchima M. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method // *Marine Ecology – Progress Series*. – 1988. – Vol. 48. – P. 93–97. – <http://dx.doi.org/10.3354/meps048093>
44. Uchima M., Hirano R. Food of *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) and the effect of food concentration at first feeding on the larval growth // *Bulletin of the Plankton Society of Japan*. – 1986. – Vol. 33, iss. 1. – P. 21–28.
45. Uye S. I., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // *Marine Ecology – Progress Series*. – 1995. – Vol. 118, no. 1/3. – P. 121–128.
46. Uye S. I., Sano K. Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // *Marine Ecology – Progress Series*. – 1998. – Vol. 163. – P. 37–44. – <http://dx.doi.org/10.3354/meps163037>
47. Visser A. W., Saito H., Saiz E., Kiorboe T. Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea // *Marine Biology*. – 2001. – Vol. 138, iss. 5. – P. 1011–1019. – <http://dx.doi.org/10.1007/s002270000520>
48. Zagami G., Brugnano C., Granata A., Guglielmo L., Minutoli R., Aloise A. Biogeographical distribution and ecology of the planktonic copepod *Oithona davisae*: rapid invasion in Lakes Faro and Ganzirri (Central Mediterranean Sea) // *Trends in copepod studies: distribution, biology and ecology* / ed. M. Uttieri. – New York : Nova Sci. Publ., 2018. – Chap. 4. – P. 59–82.

**SEX RATIO AND FEMALE FECUNDITY IN THE BLACK SEA INVADER, *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA, OITHONIDAE):  
CHANGES IN COASTAL GRADIENT CONDITIONS**

**Seregin S. A.**

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,  
e-mail: [serg-seryogin@yandex.ru](mailto:serg-seryogin@yandex.ru)*

**Abstract:** The sex ratio and female fecundity of the Black Sea invader, the copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, were studied in situ conditions in the coastal waters of Sevastopol. An increase in the proportion of males in the invader population is usually observed twice a year: in June — July and in November — December, against the background of a low overall population size. During the period of maximum seasonal abundance of the species, a significant decrease in the number of males occurs. A tendency for a higher relative proportion of males is manifested in warmer and more trophic conditions of local water areas. The average number of eggs carried by a female in the autumn period was  $10.4 \pm 0.5$  and did not depend on the trophic conditions of the water areas.

**Keywords:** *Oithona davisae*, sex ratio, female fecundity, coastal zone, trophicity of water areas, Black Sea

Сведения об авторе

Серегин Сергей Александрович	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, <a href="mailto:serg-seryogin@yandex.ru">serg-seryogin@yandex.ru</a>
------------------------------------	---

*Поступила в редакцию 17.12.2024 г.  
Принята к публикации 20.02.2025 г.*