



УДК 595.34: 591.05: 551.465.62 (262)

Е. С. Губарева¹, к. б. н., н. с., Л. С. Светличный¹, к. б. н., с. н. с.,
М. Ишинбилір², докт. наук, ассист. проф., Г. Бельмонте³, докт. наук, проф.

¹Институт биологии южных морей им А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

²Istanbul University, Fisheries Faculty, Istanbul, Turkey

³Dipartimento di Biologia, Stazione di Biologia Marina, CoNISMa, Università degli Studi di Lecce, Italy

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН КОПЕПОД *CALANUS EUXINUS* И *CALANUS HELGOLANDICUS* В МОРЯХ С РАЗЛИЧНЫМИ СОЛЁНОСТНЫМ И ТЕМПЕРАТУРНЫМ РЕЖИМАМИ

Исследованы онтогенетические изменения энергетического обмена у копепод *Calanus euxinus* из Чёрного и Мраморного морей и *Calanus helgolandicus* из Ионического моря, обитающих при различных солёностных и температурных режимах. Уровни энергетического обмена у черноморских и мраморноморских науплиусов *C. euxinus* оказались близкими, однако при одинаковых значениях температуры интенсивность дыхания у старших копеподитных стадий и самок из Мраморного моря (22 – 38.5 ‰) была в 1.8 раза выше, чем у особей этого вида из Чёрного моря (18 ‰). Интенсивность дыхания близкородственного *C. helgolandicus* из Ионического моря (39 ‰) в 2 раза превышала таковую черноморских *C. euxinus*. Температурный коэффициент скорости дыхания Q_{10} мраморноморских *C. euxinus* для всех стадий развития от науплиусов до самок составил в среднем 1.94 и не отличался от Q_{10} особей черноморской популяции каланусов. Можно предположить, что различие в уровнях энергетического обмена у старших копеподитных стадий и самок *C. euxinus*, развивающихся в Чёрном и Мраморном морях, обусловлено различием их солёностного режима обитания.

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, *Calanus helgolandicus*, энергетический обмен, солёность, температура, Чёрное море, Мраморное море, Ионическое море

Calanus helgolandicus Claus, 1863 – широко распространённый неритический вид Северной Атлантики, колонизировавший моря Средиземноморского бассейна, включая распреснённое Чёрное море. Длина тела особей из Чёрного моря сопоставима с таковой *C. helgolandicus* из Северного моря, но значительно превышает длину средиземноморских представителей этого вида. В дополнение к этому каланусы черноморской популяции имеют небольшие отличия в пропорциях тела и числе пор на генитальном сегменте абдомена, что в своё время послужило основанием для выделения черноморской популяции в самостоятельный вид *Calanus ponticus* Karavaev, 1894 [6]. Авторы цитируемой работы предположили возможность генетической модификации *C. helgolandicus* при адаптации к низким величинам солёно-

сти и средней температуры воды Чёрного моря. Позже видовое название черноморского калануса было изменено на *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 [7]. Однако генетические различия между *C. euxinus* и *C. helgolandicus* оказались характерными для обычных внутривидовых вариаций [10, 18]. Сравнительные морфофизиологические исследования *C. euxinus* в Чёрном и Мраморном морях [9] показали, что фенотипические вариации этого вида, обусловленные различными солёностным и температурным режимами обитания, совпадают с географическими вариациями *C. helgolandicus*, в том числе на уровне пропорций отдельных частей тела. На основании полученных результатов генетического и морфологического анализов было высказано предложение вернуть *C. euxinus* видовое название *C. helgolandicus*

с добавлением var. *euxinus* [9].

В Мраморном море различными авторами [4, 16, 17] отмечены как *C. helgolandicus*, так и *C. euxinus*, вероятно, в связи с нахождением в нём двух размерных групп *C. euxinus* [14]. По [9], крупные *C. euxinus* заносятся в Мраморное море из Чёрного с Босфорским течением, а мелкие представляют собой генерацию, развившуюся из крупных особей при более высокой солёности и температуре Мраморного моря.

Температурный и солёностный режимы обитания *C. euxinus* в Чёрном и Мраморном морях имеют резкие отличия. В Чёрном море, где солёность варьирует в пределах 18 – 20 ‰, калянусы развиваются преимущественно в холодных (~ 8°C) слоях моря [20]. Верхний слой Мраморного моря образован распреснённой водой Чёрного моря [5], толщина которого в прибосфорском районе варьирует от 10 до 25 м в зависимости от ветровых сгонно-нагонных явлений [1], а нижний – средиземноморской водой, имеющей высокую солёность (38.5 ‰) и постоянную температуру около 15°C.

Хотя имеющиеся данные [4, 9, 16, 17] свидетельствуют о том, что *C. euxinus* встречается в Мраморном море в течение всего года, вертикальное распределение этого вида в соответствии со структурой водных масс не исследовалось, и о непосредственном влиянии солёности на характеристики его развития ничего не известно.

Основной целью данной работы было изучение онтогенетических изменений энергетического обмена у *C. euxinus*, обитающих в Чёрном море при низких значениях солёности и температуры воды, и в Мраморном море с резким солёностным градиентом и более высокой средней температурой воды. В сравнительном анализе использованы данные об энергетическом обмене *C. helgolandicus*, обитающего в Ионическом море при постоянно высокой солёности. Полевыми исследованиями вертикального распределения *C. euxinus* в Мраморном море предполагалось подтвердить способ-

ность этого вида развиваться в глубоких слоях средиземноморской воды.

Материал и методы. Пробы зоопланктона собраны в апреле 2005 г. в Мраморном море у Принцевых о-вов (40°51'71 N, 28°57'90 E) замыкающей сетью Нансена (диаметр входного отверстия 50 см, размер ячеек газа 200 мкм) вертикальными ловами в слое 0 – 25 м (температура 11°C, солёность 22.1 ‰), в слое солёностного градиента 25 – 50 м и глубинном слое 50 – 200 м (температура 15°C, солёность 38.5 ‰). Материал фиксировали 4 % формалином и обрабатывали стандартным счётным методом. Количество особей *C. euxinus* на каждой стадии развития определялось во всей пробе.

Лабораторные эксперименты проведены в 2005 – 2008 гг. при температуре воды 8 и 20°C на науплиальных, копеподитных стадиях и самках *C. euxinus*, собранных в Мраморном море у Принцевых о-вов (солёность 22 – 38.5 ‰) и в Чёрном море у берегов Севастополя (44°37'21 N, 33°26'59 E) в слое 0 – 75 м (солёность 17 – 18 ‰). В марте 2009 г. лабораторные эксперименты были выполнены на *C. helgolandicus*, пойманных в слое 0 – 30 м (температура 13°C, солёность 39 ‰) в Ионическом море (залив Таранто).

В лаборатории рассортированных по стадиям развития *C. euxinus* и *C. helgolandicus* содержали при температуре 8°C и природной солёности в аквариумах объёмом 1 л с фильтрованной (0.45 мкм) морской водой, содержащей водоросли *Prorocentrum minimum* (300 мкг С л⁻¹). Скорость дыхания науплиусов, копеподитов, самок и самцов измеряли после акклимации к 20°C в течение 1ч.

Скорость дыхания науплиусов мраморноморских *C. euxinus* определяли как у особей, отловленных в море, так и у выращенных при температурах 8 и 20°C и солёности 22 ‰ из яиц, отложенных самками, собранными в глубоких слоях Мраморного моря. Энергетический обмен мраморноморских копеподитов и самок исследовали у свежепойманных особей и у длительно содержавшихся (до 13 сут.) при температуре 8°C, но при разных солёностях

воды, равных 22 и 38.5 ‰. Солёность морской воды определяли при помощи солемера «рЮ-Neer 65».

Определение температурного коэффициента дыхания Q_{10} выполнили путем последовательного определения скорости дыхания при 8 и 20°C у одних и тех же особей науплиусов, копеподитов и самок *C. euxinus*, содержащихся при 8°C.

Для изучения основного обмена самок *C. euxinus* и *C. helgolandicus* наркотизировали при комнатной температуре, помещая на 10 мин в раствор природной морской соли и хлорида магния (концентрация 15 г л⁻¹), изотоничной морской воде, в которой обитали калянусы в Чёрном (18 ‰), Мраморном (22 ‰) и Ионическом (39 ‰) морях. После полного прекращения двигательной активности копепод переносили пипеткой в респирометры с природной морской водой с более низкой концентрацией хлорида магния (5 г л⁻¹) и выдерживали 2–3 ч в термостате при 20°C. После опыта в отсутствие наркотанта копеподы полностью восстанавливали двигательную активность за 0.5–1.0 ч.

Скорость дыхания копепод *C. euxinus* и *C. helgolandicus* определяли методом замкнутых сосудов, используя в качестве опытных и контрольных респирометров стеклянные шприцы объёмом 2.0 мл. 20–30 науплиусов IV–VI стадии развития (NIV–NVI), 4–10 копеподитов I–IV (CI–CIV), одного копеподита V (CV), самку (CVIF) или самца (CVIM) каждого вида помещали в опытный шприц, снабжённый вставкой из мельничного сита (размер ячеек 200 мкм). Контрольный и опытный шприцы заполняли фильтрованной морской водой, соединяли пластиковой трубкой и несколько раз обменивали в них воду для создания одинаковой исходной концентрации кислорода и случайной взвеси. После этого респирометры разъединяли, закрывали пробками и помещали в термостат. Длительность экспозиции составляла 2–3 ч для науплиусов и копеподитов I–III и 1–2 ч для копеподитов IV–VI стадии развития. Каждый эксперимент выполняли в 10 повторностях, по 5 в утреннее (10 ч) и вечернее (16 ч) время.

Концентрацию растворённого в морской воде кислорода определяли при помощи полярографического датчика, имеющего над мембраной замкнутую измерительную ячейку переменного объёма 0–0.5 мл (шприц со стеклянным поршнем) с магнитной флажковой мешалкой [3]. Воду из респирометров вводили в измерительную ячейку датчика через иглу шестью порциями, из которых две первые были промывочными, а по следующим четырем определяли среднюю концентрацию кислорода в пробе.

Сырую массу (WW, мг) науплиусов *C. euxinus* определяли по формуле:

$$WW = V_b \rho,$$

где V_b – объём тела, мм³; ρ – средняя плотность тела, составляющая 1.06 мг см⁻³.

V_b для науплиусов III–VI стадии развития рассчитывали при помощи эмпирического уравнения:

$$V = 0.058L_{pr}^{2.66},$$

где L_{pr} – длина просомы, мм [13].

Сырую массу тела (W, мг) копеподитов и самок рассчитали по формуле:

$$W = V_b \rho,$$

где V_b – объём тела (мм³); ρ – средняя плотность тела (г см⁻³).

Объём тела копеподитов *C. euxinus* определяли по формуле:

$$V_b = kL_{pr}d_{pr}^2,$$

где d_{pr} – диаметр просомы, мм; k – эмпирический коэффициент, равный 0.64 у самцов и 0.58 у копеподитов и самок [2].

Среднюю плотность тела рассчитали по эмпирической формуле:

$$\rho = 1.06 - 0.0016 SV_s,$$

где SV_s – доля жирового мешка в объёме тела, % [12, 15].

Структурная углеродная масса (SCW, мг) копеподитов и взрослых особей черноморского *C. euxinus* определялась как:

$$SCW = CW - CWE,$$

где CW – общее содержание углерода в теле, мг; CWE – содержание углерода в восках, мг [15].

У копеподитов и самок *C. euxinus* из Мраморного моря SCW рассчитывали по эмпирическому уравнению, полученному для копеподитов *C. helgolandicus*: $SCW = 2.133 \cdot 10^{-8} L_{pr}^{2.79}$ [11]. SCW наушиусов черноморского и мраморноморского *C. euxinus* вычисляли по формуле $SCW = C = 3.93 \cdot 10^{-6} L_{pr}^{1.98}$, где C – общее содержание углерода в теле наушиусов *C. helgolandicus* [11], принимая во внимание то, что наушиусы этих двух родственных видов не способны аккумулятировать воска.

Для оценки степени достоверности обнаруженных различий применялся *t*-критерий Стьюдента. Результаты статистической обработки представлены в виде средних величин и их стандартных отклонений ($M \pm SD$).

Результаты. В конце апреля 2005 г. в Мраморном море у Принцевых о-вов на станции, где глубина моря составляла 200 м, основная часть популяции *C. euxinus* (61.6 %, 785 экз м⁻²) агрегировалась в верхнем слое 0 – 25 м (рис. 1).

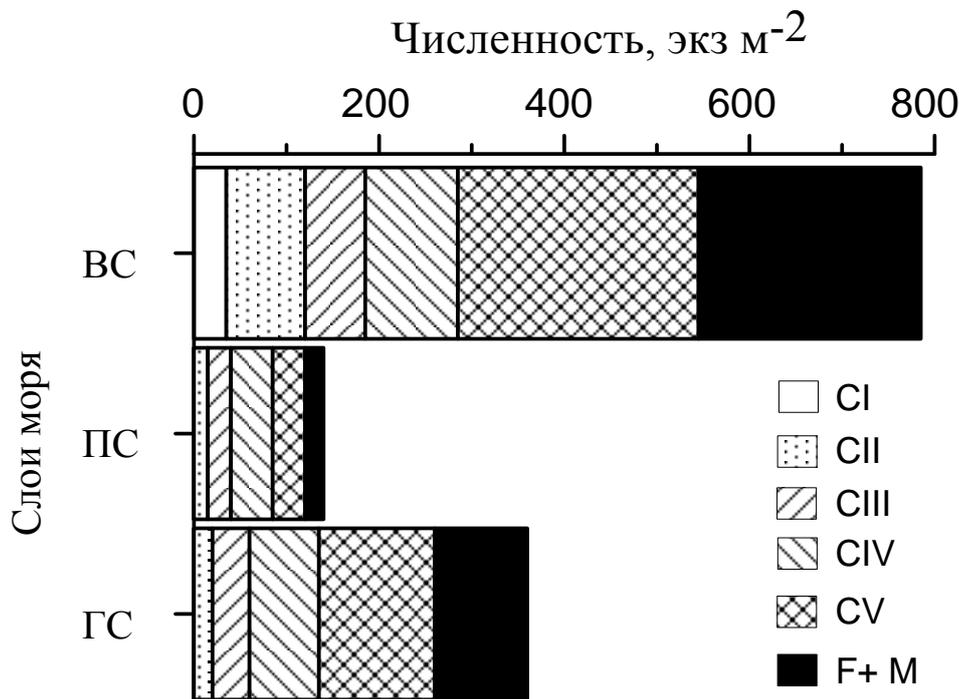


Рис. 1 Численность особей отдельных копеподитных стадий (CI-CV) и суммарная численность самок и самцов (F+M) в верхнем слое (BC, 0 – 25 м), промежуточном слое (PC, 25 – 50 м) и глубоком слое (GC, 50 – 200 м) Мраморного моря у Принцевых о-вов в апреле 2005 г.

Fig 1 Abundance of different copepodite stages (CI-CV) and total number of females and males (F+M) in upper layer (BC, 0 – 25 m), intermediate layer (PC, 25 – 50 m) and deep layer (GC, 50 – 200 m) of the Marmara Sea near the Prince Islands in April 2005

В слое солёностного градиента (25 – 50 м) находилось 10.2 % популяции (130 экз м⁻²), в слое глубже 50 м – 28.2 % (360 экз м⁻²). До фиксации формалином все животные были живы и только при просмотре под микроскопом осадка пробы, собранной в слое 50 – 200 м, было отмечено 3.9 % особей с помутневшими, разложившимися мышечными тканями.

Возрастной состав популяции в верхнем и нижних слоях оказался одинаковым, за

исключением первой копеподитной стадии (CI), обнаруженной только в слое 0 – 25 м. Пятая копеподитная стадия развития (CV), самки и самцы находились как в распреснённом верхнем слое, так и в воде с высокой солёностью. Средняя длина просомы CV, самок и самцов (1.94 ± 0.13 , 2.23 ± 0.15 и 2.09 ± 0.13 мм, соответственно) оказалась достоверно ($p < 0.001$) меньше, чем у CV (2.19 ± 0.11 мм), самок (2.59 ± 0.10 мм) и самцов (2.49 ± 0.11 мм), собранных

весной того же года в Чёрном море у берегов Севастополя. В то же время средняя длина просомы науплиусов шестой стадии развития NVI (0.56 ± 0.03 мм), CI (0.64 ± 0.03), CII ($0.96 \pm$

0.05), CIII (1.30 ± 0.06) и CIV (1.63 ± 0.11 мм), собранных в Мраморном море, достоверно не отличалась (t -test, $p > 0.05$) от длины просомы у черноморских особей этих стадий (табл. 1).

Табл. 1 Скорость дыхания (R, мкг O₂ экз⁻¹ ч⁻¹) при $20 \pm 1^\circ\text{C}$ науплиусов (N), копеподитов (CI – CV), самок (CVIF) и самцов (CVIM) *Calanus euxinus*, обитающих в Чёрном море при солёности 18 – 20 ‰ и в Мраморном море при солёности 18 – 38.5 ‰.

Table 1 Respiration rate (R, $\mu\text{g O}_2 \text{ ind}^{-1}\text{h}^{-1}$) at $20 \pm 1^\circ\text{C}$ in nauplii (N), copepodites (CI-CV), females (CVIF) and males (CVIM) of *Calanus euxinus* from the Black Sea (18–20 ‰) and Marmara Sea (18 – 38.5 ‰)

Стадия развития	Чёрное море				Мраморное море			
	n	L, мм	WW, мг	R, мкг O ₂ экз ⁻¹ ч ⁻¹	n	L, мм	WW, мг	R, мкг O ₂ экз ⁻¹ ч ⁻¹
N	7	0.58 ± 0.02	0.010 ± 0.0008	0.033 ± 0.006	5	0.56 ± 0.03	0.0092 ± 0.0006	0.024 ± 0.0049
					8	0.58 ± 0.02	0.0099 ± 0.0014	0.037 ± 0.0074
CI	5	0.79 ± 0.02	0.0259 ± 0.009	0.042 ± 0.017	6	0.82 ± 0.03	0.029 ± 0.007	0.046 ± 0.008
CII	8	1.06 ± 0.05	0.062 ± 0.005	0.069 ± 0.015	5	0.98 ± 0.02	0.049 ± 0.011	0.083 ± 0.013
					6	1.00 ± 0.01	0.054 ± 0.020	0.102 ± 0.007
					6	1.11 ± 0.05	0.071 ± 0.028	0.199 ± 0.065
CIII	8	1.32 ± 0.05	0.123 ± 0.008	0.088 ± 0.036	-	-	-	-
CIV	7	1.64 ± 0.04	0.238 ± 0.051	0.206 ± 0.079	7	1.40 ± 0.02	0.148 ± 0.041	0.273 ± 0.035
					8	1.76 ± 0.05	0.294 ± 0.011	0.219 ± 0.052
					8	1.82 ± 0.04	0.326 ± 0.013	0.306 ± 0.077
CV	12	2.02 ± 0.10	0.442 ± 0.065	0.416 ± 0.098	11	1.58 ± 0.09	0.212 ± 0.010	0.415 ± 0.111
					10	2.14 ± 0.07	0.531 ± 0.010	0.495 ± 0.107
					12	2.28 ± 0.11	0.640 ± 0.057	0.726 ± 0.225
CVIF	16	2.46 ± 0.10	0.807 ± 0.046	0.858 ± 0.190	21	1.87 ± 0.09	0.351 ± 0.021	0.614 ± 0.151
					13	2.62 ± 0.09	0.973 ± 0.056	0.879 ± 0.238
					19	2.76 ± 0.08	1.149 ± 0.025	1.116 ± 0.423
					17	2.93 ± 0.11	1.370 ± 0.097	1.378 ± 0.376
					25	2.3 ± 0.09	0.679 ± 0.028	1.290 ± 0.490
CVIM	12	2.33 ± 0.09	0.757 ± 0.094	0.900 ± 0.220	14	2.16 ± 0.10	0.542 ± 0.097	0.970 ± 0.260

Примечание: L – длина просомы, мм; WW – сырая масса, мг; n – количество опытов

Notes: L is the prosome length, mm; WW is the body wet weight, mg; n is the number of experiments

При 20°C скорость дыхания черноморских *C. euxinus* повышалась от 0.033 ± 0.058 мгO₂ экз⁻¹ч⁻¹ у NVI со средней длиной просомы 0.58 ± 0.03 мм (выращенных при 8°C из яиц) до 1.38 ± 0.38 мгO₂ экз⁻¹ч⁻¹ у самок, имеющих среднюю длину просомы 2.93 ± 0.11 мм (табл. 1). При этой же экспериментальной температуре скорость дыхания мраморноморских *C. euxinus* изменялась от 0.024 ± 0.0049 мгO₂

экз⁻¹ч⁻¹ у NVI ($L_{\text{pr}} = 0.56 \pm 0.03$ мм), выращенных при 8°C из яиц, отложенных глубоководными самками, до 1.290 ± 0.490 мгO₂ экз⁻¹ч⁻¹ у самок с максимальной длиной просомы 2.32 ± 0.09 мм.

При 8°C скорость дыхания черноморских *C. euxinus* повышалась от 0.014 ± 0.003 мгO₂ экз⁻¹ч⁻¹ у науплиусов до 0.70 ± 0.23 мгO₂ экз⁻¹ч⁻¹ у самок (табл. 2).

Табл. 2 Скорость дыхания (R, мкг O₂ экз⁻¹ ч⁻¹) черноморских *Calanus euxinus* при 8 ± 1⁰C
 Table 2 Respiration rate (R, μg O₂ ind⁻¹ h⁻¹) of *Calanus euxinus* from the Black Sea at 8 ± 1⁰C

Стадия развития	n	L, мм	WW, мг	R, мкг O ₂ экз ⁻¹ ч ⁻¹
N	7	0.55 ± 0.02	0.0097 ± 0.0009	0.014 ± 0.003
CI-CII	6	0.85 ± 0.17	0.045 ± 0.018	0.038 ± 0.017
СIII-CIV	5	1.54 ± 0.21	0.20 ± 0.075	0.15 ± 0.04
CV	6	2.05 ± 0.08	0.46 ± 0.037	0.33 ± 0.09
	11	2.17 ± 0.08	0.55 ± 0.049	0.35 ± 0.09
	9	2.31 ± 0.11	0.72 ± 0.053	0.43 ± 0.07
CVIF	18	2.54 ± 0.10	0.84 ± 0.038	0.53 ± 0.04
	14	2.66 ± 0.11	1.09 ± 0.082	0.70 ± 0.23

Примечание: L – длина просомы, мм; WW – сырая масса, мг; n – количество опытов
 Notes: L is the prosome length, mm; WW is the body wet weight, mg; n is the number of experiments

Температурные коэффициенты скорости дыхания (Q₁₀) у науплиусов и самок *C. euxinus* из Мраморного (1.97 и 1.96, соответственно) и Чёрного (1.89 и 1.85, соответственно) мо-

рей оказались близкими. Средняя величина Q₁₀ для всех стадий развития составляла 1.94 ± 0.2 (рис. 2).

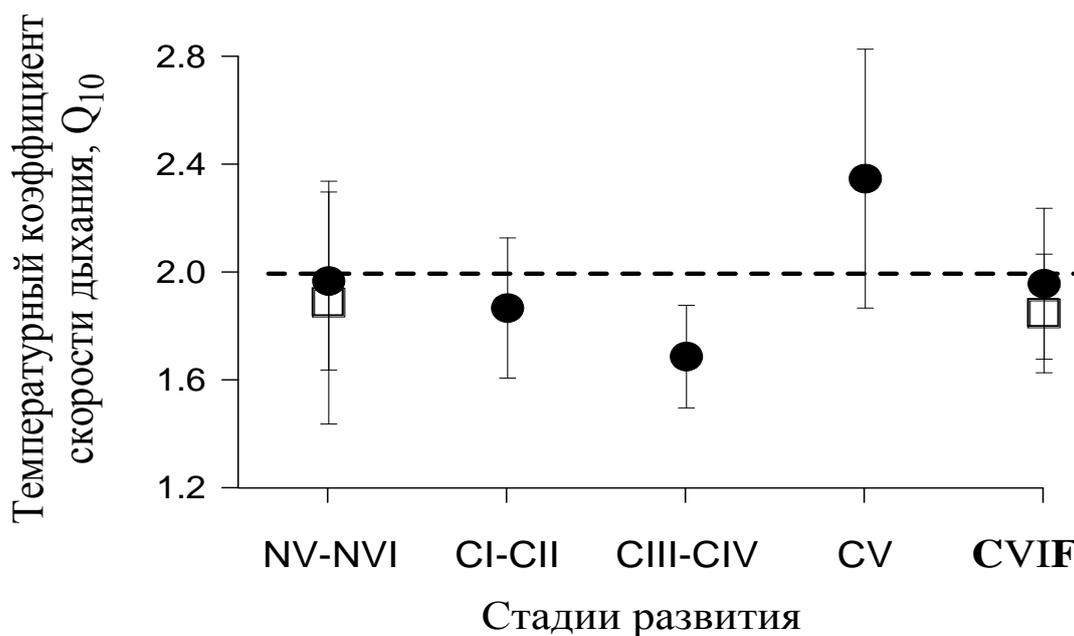


Рис. 2 Температурный коэффициент скорости дыхания у *Calanus euxinus* из Мраморного (●) и Чёрного (□) морей на разных стадиях развития

Fig 2 Temperature coefficient of respiration rate in *Calanus euxinus* from the Marmara (●) and Black (□) Seas for different developmental stages

В отличие от скорости дыхания, интенсивность дыхания *C. euxinus* при 20⁰C понижалась от 3.27 ± 0.57 мгO₂ мг⁻¹ч⁻¹ у NVI до 1.01 ± 0.27 мгO₂ мг⁻¹ч⁻¹ у самок черноморской популяции и от 3.73 ± 0.74 мгO₂ мг⁻¹ч⁻¹ у NVI до 1.91 ± 0.43 мгO₂ мг⁻¹ч⁻¹ у самок, собранных в

Мраморном море в слоях с высокой солёностью.

При экспериментальной температуре 20⁰C у NV, выращенных из яиц мелких мраморноморских самок при 22 ‰ и 7 – 8⁰C, интенсивность дыхания (2.76 ± 0.11 мгO₂ мг⁻¹ч⁻¹) достоверно не отличалась от таковой NV (2.55

$\pm 0.54 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), вылупившихся из яиц тех же самок при 22 ‰ и 17 – 20°C. Интенсивность дыхания мраморноморских CV и самок, переживших длительную (6 – 13 сут.) акклимацию к морской воде с солёностью 22 и 38.5 ‰, составила 1.85 ± 0.56 и $1.57 \pm 0.43 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, соответственно.

Интенсивность дыхания активных самок *C. helgolandicus*, собранных в марте 2009 г. в Ионическом море, имеющем постоянную со-

лённость 39 ‰, измеренная при 20°C, оказалась равна $2.02 \pm 0.34 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, а у наркотизированных – 1.10 ± 0.32 (рис. 3). У наркотизированных самок *C. euxinus*, обитающих в Мраморном море с градиентом солёности 22 – 38.5 ‰, интенсивность дыхания при 20°C была равна $0.8 \pm 0.15 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, а у черноморских (обитающих при постоянно низкой солёности 18 ‰) – $0.45 \pm 0.03 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$.

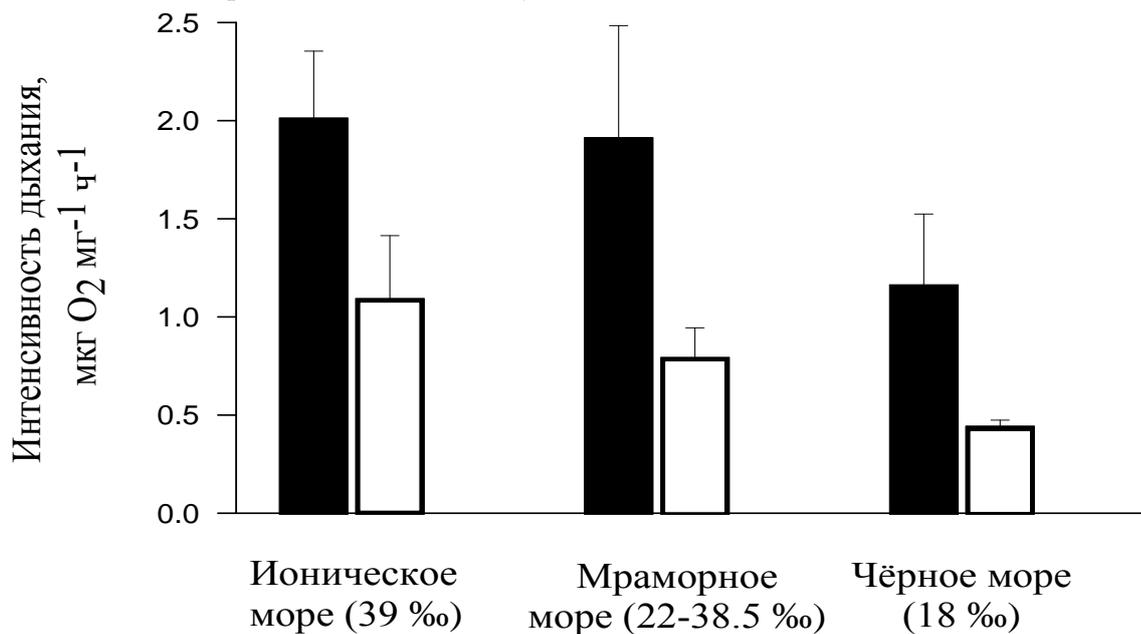


Рис. 3 Интенсивность дыхания при 20°C активных (■) и наркотизированных (□) самок *Calanus helgolandicus*, обитающих в Ионическом море при высокой солёности (39 ‰), и самок *Calanus euxinus*, живущих в Мраморном море при переменной солёности (22 – 38.5 ‰) и в Чёрном море при низкой солёности (18 ‰)

Fig 3 Weight-specific respiration rate at 20°C in active (■) and narcotized (□) females of *Calanus helgolandicus* from the Ionian Sea (39 ‰) and in females of *Calanus euxinus* from the Marmara Sea (22 – 38.5 ‰) and Black Sea (18 ‰)

Обсуждение. Согласно [9, 14], популяция *C. euxinus* в Мраморном море формируется потомками особей, заносимых в него из Чёрного моря через Босфорский пролив. Более высокие температура и солёность Мраморного моря ускоряют развитие калянусов, что приводит к уменьшению размеров тела и жирности вырастающих в нём особей.

По нашим данным, в апреле 2005 г. в Мраморном море у Принцевых о-вов обитали старшие копеподиты, самки и самцы *C. euxinus* с достоверно меньшими (на 12 – 16 %) средни-

ми размерами тела, чем в Чёрном море. Хотя основная часть популяции этого вида (61.6 %) агрегировалась днём в верхнем (0 – 25 м) слое черноморской воды с солёностью 22.1 ‰ и температурой 11°C, значительное количество копеподитов и взрослых самок и самцов (28.2 %) находилось в средиземноморской воде с солёностью 38.5 ‰ и температурой 15°C. По-видимому, особи мраморноморской популяции, адаптированные к градиентному солёностному режиму этого моря, могли мигрировать в пределах всего его слоя от дна до поверхности.

Это подтверждали результаты лабораторных экспериментов, в которых калянусы выдерживали прямой перенос из средиземноморской воду в черноморскую и были способны откладывать жизнеспособные яйца как при 22, так и при 39 %.

Однако, согласно результатам наших экспериментов, адаптация к высокой солёности вызывает повышение уровня энергетического обмена у старших копеподитов и взрослых особей, не связанное с температурой их акклимации. Так, у науплиусов *C. euxinus*, собранных в Чёрном море у Севастополя в марте 2008 г., интенсивность дыхания при экспериментальной температуре 20°C ($3.27 \pm 0.57 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) достоверно не отличалась от таковой науплиусов при 20°C ($2.76 \pm 0.11 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), выращенных при 7 – 8°C из яиц, отложенных мраморноморскими мелкими самками в ноябре 2008 г.

В то же время у копеподитов и самок, выросших в Мраморном море и содержащихся в течение 13 суток при 8°C и 22 %, интенсивность дыхания ($1.85 \pm 0.56 \text{ мгО}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) оказалась в 1.8 раза выше, чем у старших копеподитных стадий *C. euxinus* из Чёрного моря, обитающих преимущественно в холодных слоях моря с температурой около 8°C [15]. Заметим, что температурный коэффициент дыхания Q_{10} мраморноморских калянусов составлял в среднем 1.94 и не отличался от Q_{10} особей черноморской популяции (рис. 2).

По-видимому, более высокий уровень общего обмена у самок мраморноморских *C. euxinus* обусловлен в 1.8 раз более высоким, чем у черноморских особей, основным обменом. У самок *C. helgolandicus* из Ионического моря, живущих при солёности около 39 %, основной обмен в 2.4 раза превысил основной обмен самок *C. euxinus* из Чёрного моря (рис. 3). Это позволяет предположить, что различие уровней энергетического обмена старших копеподитных стадий и самок *C. euxinus*, развивающихся в Чёрном и Мраморном морях, обусловлено разными солёностными режимами их обитания.

30

Однако следует принять во внимание и различие метаболических стратегий развития калянусов в этих морях. В отличие от мраморноморских и средиземноморских калянусов, *C. euxinus* в Чёрном море уже на четвёртой копеподитной стадии развития начинает совершать суточные вертикальные миграции в холодные гипоксические слои и аккумулировать липиды в жировом мешке, объём которого достигает у CV 30 % объёма тела [15]. Основным липидным компонентом у черноморского *C. euxinus* являются метаболически инертные воска, используемые во время диапаузы или гаметогенеза [21]. У мраморноморских калянусов жировой мешок либо отсутствует, либо очень мал [9]; незначительное количество запасных липидов отмечено нами и у *C. helgolandicus* из Ионического моря. Поэтому удельное содержание метаболически активных тканей в теле этих калянусов должно быть выше, чем у черноморских особей.

Чтобы учесть различия в содержании метаболически активных тканей в теле при сравнении энергетического обмена мраморноморских и черноморских калянусов, мы представили онтогенетические изменения скорости дыхания (R) в виде зависимости от массы углерода, содержащегося в структурном веществе тела и не включающей углерод восков (CSW).

Скорость дыхания самых крупных (CSW = 0.054 мг) мраморноморских самок, равная $1.29 \pm 0.49 \text{ мгО}_2 \text{ экз}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, оказалась достоверно не отличимой от скорости дыхания наибольших черноморских самок ($1.38 \pm 0.37 \text{ мгО}_2 \text{ экз}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), имеющих в 2.1 раза большую углеродную структурную массу (CSW = 0.115 мг), или в 2.6 раза более высокой, чем скорость дыхания CV из Чёрного моря, имеющих такую же углеродную массу (рис. 4). Близкая скорость дыхания оказалась и у самок *C. helgolandicus* из Ионического моря (наши данные) и близкородственного вида *Calanus pacificus* [19], обитающих у американского побережья Тихого океана, (1.31 ± 0.19 и $1.47 \text{ мгО}_2 \text{ экз}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, соответственно), но имеющих вдвое меньший, чем у черноморских, CSW.

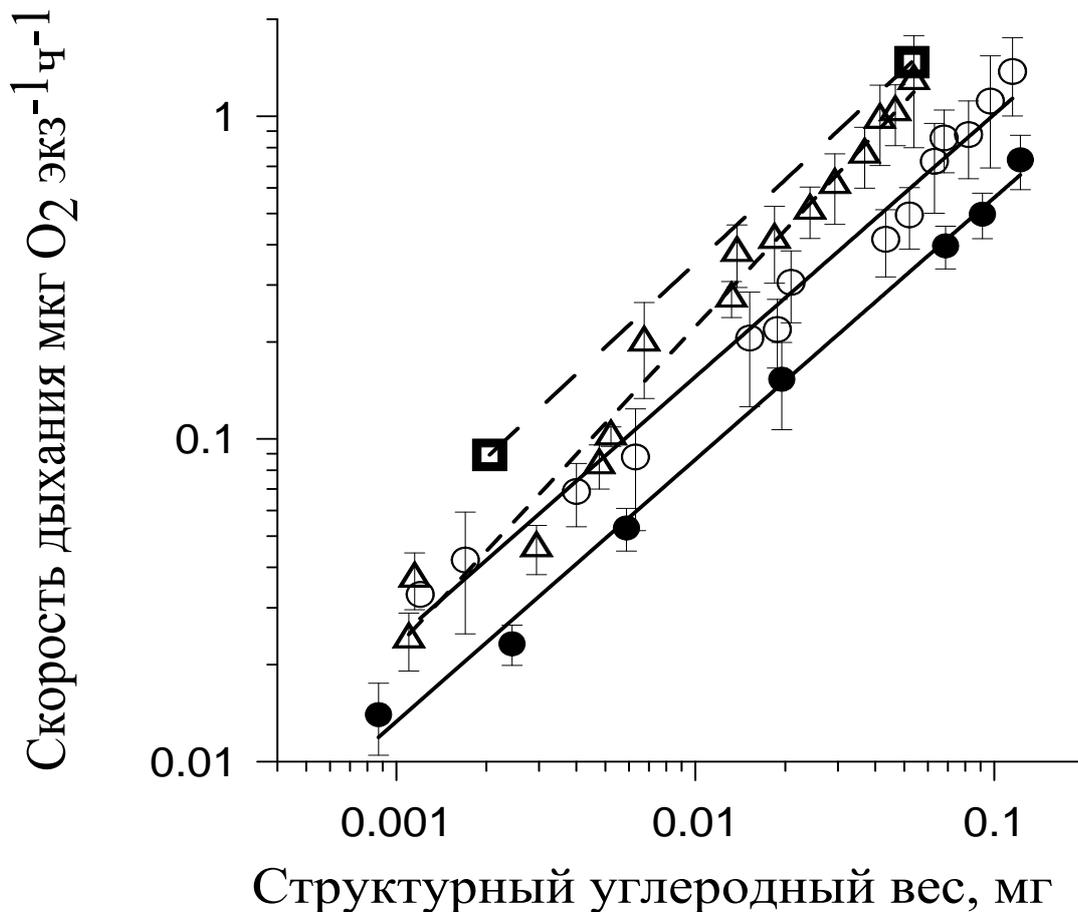


Рис. 4 Скорость дыхания науплиусов, копеподитов и самок черноморских *Calanus euxinus* при 8°C (●) и 20°C (○), науплиусов (выращенных из яиц, отложенных самками, собранными в глубоких слоях Мраморного моря), копеподитов и самок мраморноморских *Calanus euxinus* при 20°C (Δ) и копеподитов и самок *Calanus pacificus* (□), собранных в северо-восточной части Тихого океана [19]

Fig. 4 Respiration rate at 8°C (●) and 20°C (○) in nauplii, copepodites and females of *Calanus euxinus* (reared from eggs laid by females collected in deep layers of the Marmara Sea), in copepodites and females of *Calanus euxinus* at 20°C (Δ) and copepodites and females of *Calanus pacificus* (□) collected in the north-eastern Pacific Ocean [19]

Однако у младших копеподитов *C. pacificus* скорость дыхания была в 2 раза выше, чем у копеподитов *C. euxinus* из Чёрного и Мраморного морей, имеющих такую же углеродную массу. Степенные уравнения, аппроксимирующие связь R с CSW , имеют вид: $R = 6.6 CSW^{0.81}$ и $R = 4.7 CSW^{0.86}$ для черноморской популяции *C. euxinus* при 20 и 8°C, соответственно, и $R = 21.7 CSW^{1.0}$ для мраморноморской популяции при 20°C. Как известно, у планктонных копепод связь скорости дыхания с массой тела выражается степенным уравнением с показателем степени, близким 0.8 [8]. Такой характер связи R с CSW наблюдается у черноморского *C. euxinus* и тихоокеанского *C.*

pacificus [19], имеющего более высокий уровень обмена на всех копеподитных стадиях развития (рис. 4). Но у мраморноморских *C. euxinus* показатель степени уравнения регрессии R оказался значительно выше (1.0). Это обусловлено тем, что у науплиусов мраморноморских копеподитов уровень обмена оставался таким же низким, как у черноморских, обитающих при низкой солёности, тогда как в процессе развития мраморноморских копеподитов и самок он постепенно возрастал до уровня обмена средиземноморских и океанических особей, обитающих при постоянно высокой солёности. Такое ускорение энергетического обмена у старших копеподитных стадий мраморномор-

ских *C. euxinus* может быть следствием увеличения энергетических трат на дыхание при онтогенетической адаптации к высокой солёности Мраморного моря.

Заключение. 1. В Мраморном море развивается мелкоразмерная (по сравнению с черноморской) популяция *Calanus euxinus*, особи которой распределяются во всей толще воды (0 – 200 м), несмотря на резкий градиент солёности (22 – 38.5 ‰), разделяющий верхний слой распреснённой черноморской воды и нижний слой средиземноморской воды. По-видимому, они способны мигрировать в солёностном градиенте и расти как при низкой, так и при высокой солёности, что подтверждается результатами лабораторных экспериментов, в которых из яиц мелкоразмерных самок вылушались науплиусы, успешно развивавшиеся вплоть до VI стадии как при 22, так и при 38.5 ‰. **2.** Хотя уровни энергетического обмена черноморских и мраморноморских науплиусов оказались близкими, у копеподитов и самок *C. euxinus*, выросших в Мраморном море, интенсивность

дыхания при одинаковых значениях температуры была в 1.8 раза выше, чем у черноморских особей. В 2 раза более высокой оказалась и интенсивность дыхания близкородственного *C. helgolandicus*, собранного в Ионическом море с солёностью 39 ‰. Это различие проявлялось как на уровне общего, так и на уровне основного обмена. **3.** Поскольку температурный коэффициент дыхания Q_{10} мраморноморских *C. euxinus*, определённый на всех стадиях развития от науплиусов до самок, составил в среднем 1.94 и не отличался от Q_{10} особей черноморской популяции, можно предположить, что различие в уровнях энергетического обмена старших копеподитных стадий и самок *C. euxinus*, развивающихся в Чёрном и Мраморном морях, обусловлено различием солёностного режима этих морей.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке грантов NATO – CLG (ESP.NUKR.CLG 983036) и TUBITAK – NASU (107Y001). Авторы выражают глубокую благодарность к. б. н. Б. Е. Аннинскому за помощь в сборе зоопланктонных проб.

1. Богданова А. К., Шмелёва А. А. Гидрологические условия проникновения средиземноморских видов планктона в Чёрное море / Водяницкий В.А. Динамика вод и вопросы гидрохимии Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 156 – 166.
2. Светличный Л. С. Вычисление биомассы планктонных копепод при помощи коэффициентов пропорциональности между объёмом и линейными размерами тела // Экология моря. – 1983. – Вып.15. – С. 46 - 58.
3. Светличный Л. С., Губарева Е. С., Арашкевич Е. Г. Влияние концентрации кислорода на энергетический обмен у мигрирующих и диапаузирующих копепод *Calanus euxinus* в Чёрном море // Океанология. – 2002. – **42**, вып. 5. – С. 702 – 708.
4. Benli H. A., Tarkan A. N., Sever T. M. Comparison of the mesozooplankton composition the southwestern Black Sea, Sea of Marmara and eastern Aegean Sea // Turkish Journal of Marine Sciences. – 2001. – **7**. – P. 163 - 179.
5. Besiktepe S. T., Sur H. I., Ozsoy E. et al. The circulation and hydrography of the Marmara Sea // Progress in Oceanography. – 1994. – **34**, No. 4. – P. 285 – 334.
6. Fleminger A., Hulsemann K. Geographical variation in *Calanus helgolandicus* s.l. (Copepoda, Calanoida) and evidence of recent speciation of the Black Sea population // Biol. Oceanogr. – 1987. – **5**. – P. 43 – 81.
7. Hulsemann K. *Calanus euxinus*, new name, a replacement name for *Calanus ponticus* Karavaev, 1894 (Copepoda: Calanoida) // Proc. Biol. Soc. Wash. – 1991. – **104**, No. 3. – P. 620 – 621.
8. Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K. et al. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // Mar. Biol. – 2001. – **139**. – P. 587 – 596.
9. Isinibilir M., Svetlichny L., Hubareva E. et al. Population dynamics and morphological variability of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // Italian Journal of Zoology. – 2009. – **76**, No. 4. – P. 403 – 414.
10. Papadopoulos L. N., Peijnenburg K. T. C. A., Lutikhuisen P. C. Phylogeography of the calanoid copepods *Calanus helgolandicus* and *C. euxinus* suggests Pleistocene divergences between Atlantic, Mediterranean, and Black Sea populations // Mar. Biol. – 2005. – **147**. – P. 1353 – 1365.
11. Rey-Rassat C., Bonnet D., Irigoien X. et al. Secondary production of *Calanus helgolandicus* in the Western English Channel // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2004. – **313**. – P. 29 – 46.

12. Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Arashkevich E. G. Physiological and behavioural response to hypoxia in active and diapausing copepodites Stage V *Calanus euxinus* // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. – 1998. – **52**. – P. 507 – 519.
13. Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M. et al. Salinity tolerance of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // Mar. Ecol. Prog. Ser. (в печати).
14. Svetlichny L. S., Kideys A. E., Hubareva E. S. et al. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara Seas: Variabilities due to habitat conditions // Journal of Marine Systems. – 2006. – **59**. – P. 52 – 62.
15. Svetlichny L. S., Yuneva T. V., Hubareva E. S. et al. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2009. – **374**. – P. 199 - 213.
16. Tarkan A. N., Erguven H. The main copepod species of the Marmara Sea // Journal of Aquatic Products. – 1988. – **2**, No.2. – P. 71 - 84.
17. Tarkan A. N., Isinibilir M., Tarkan A. S. Seasonal variations of the zooplankton composition and abundance in the Istanbul Strait // Pakistan Journal of Biological Sciences. – 2005. – **8**, No. 9. – P. 1327 – 1336.
18. Unal E., Frost B. W., Armbrust V., Kideys A. E. Phylogeography of *Calanus helgolandicus* and the Black Sea copepod *Calanus euxinus*, with notes on *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) // Deep-Sea Res. II. – 2006. – **53**. – P. 1911 – 1922.
19. Vidal J. Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus* // Mar. Biol. – 1980. – **56**. – P. 195 – 202.
20. 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 // J. Plankton Res. – 1992. – **14**. – P. 447 – 458.
21. Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A. et al. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – **189**. – P. 195 – 204.

Поступила 15 февраля 2010 г.
После доработки 01 июня 2010 г.

Енергетичний обмін копепод *Calanus euxinus* та *Calanus helgolandicus* в морях з різними солоністим та температурним режимами. О. С. Губарєва, Л. С. Светлічний, М. Ішиннібилір, Г. Бельмонте. Досліджувалися онтогенетичні зміни енергетичного обміну копепод *Calanus euxinus* з Чорного та Мармурового морів та *C. helgolandicus* з Іонічного моря, що мешкають при різних солоністих та температурних режимах. Рівні енергетичного обміну чорноморських та мармуроморських наупліусів *C. euxinus* виявилися близькими, тоді як інтенсивність дихання у старших копеподитів та самок з Мармурового моря (22 – 38.5 ‰) була у 1.8 разів вище, ніж у Чорному морі (18 ‰). Іntenсивність дихання спорідненого *C. helgolandicus* з Іонічного моря (39 ‰) була також вдвічі вища ніж у чорноморського калянуса *C. euxinus*. Температурний коефіцієнт швидкості дихання Q_{10} мармуроморських *C. euxinus* для всіх стадій розвитку складав у середньому 1.94 та не відрізнявся від Q_{10} для чорноморської популяції калянусів. Можна припустити, що відмінності в рівнях енергетичного обміну старших копеподитних стадій та самок *C. euxinus*, що розвиваються у Чорному та Мармуровому морях, зумовлені розбіжностями солонісного режиму існування.

Ключові слова: *Calanus euxinus*, *Calanus helgolandicus*, енергетичний обмін, солоність, температура, Чорне море, Мармурове море, Іонічне море

Respiration rate of *Calanus euxinus* and *Calanus helgolandicus* from the seas with different salinity regimes.

E. S. Hubareva, L. S. Svetlichny, M. Isinibilir, G. Belmonte. Ontogenetic changes in respiration rate of *Calanus euxinus* from the Black and Marmara Seas and *C. helgolandicus* from the Ionian Sea under different salinity and temperature conditions were studied. Respiration rates in nauplii of *C. euxinus* from the Black and Marmara Seas were similar whilst at the same temperature weight-specific respiration rate in late copepodite stages and females from the Marmara Sea (22 – 38.5 ‰) was 1.8-fold higher than that in the individuals from the Black Sea (18 ‰). Weight-specific respiration rate in closely-related *C. helgolandicus* from the Ionian Sea (39 ‰) was 2-fold higher than that in *C. euxinus* from the Black Sea. Temperature coefficient of respiration rate Q_{10} for all stages from nauplii to females of the Marmara Sea *C. euxinus* on average amounted to 1.94 and did not differ from Q_{10} of the copepods from the Black Sea. The difference in respiration rates of late copepodite stages and females of *C. euxinus* from the Black and Marmara Seas seems to be due to various salinity regimes of their habitat.

Key words: *Calanus euxinus*, *Calanus helgolandicus*, salinity, temperature, Black Sea, Marmara Sea, Ionian Sea