

EDN: QGUQOT

УДК 595.34–15(262.5)“321/323”

Intensity of Diel Vertical Migration of Calanoid Copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus euxinus* in the Northeastern Black Sea

Tatiana V. Liashko^{a*},
Alexandra D. Gubanova^a, Daria A. Litvinyuk^a,
Vladimir S. Mukhanov^a, Oksana A. Garbazey^a,
Evgenii G. Sakhon^a and Anastasia B. Amelina^b

^a*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS
Sevastopol, Russian Federation*

^b*P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS
Moscow, Russian Federation*

Received 16.11.2023, received in revised form 26.11.2024, accepted 03.12.2024

Abstract. The diel vertical migration of *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) and *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 (Copepoda, Calanoida) was investigated in the northeastern Black Sea in different seasons. The study was based on plankton sampling during cruises 114, 116, and 118 of RV “Professor Vodyanitsky”. The coefficient ($K_{L\%}$) was calculated to quantify and compare the intensity of diel vertical migrations of different copepod species, at different ages and in different seasons. The coefficient varied from a minimum of 0.4 % for *P. elongatus* copepodite stages C4-C5 in April 2021 to a maximum of 81 % for *C. euxinus* females in August 2021. The study showed that copepods of both species migrated most actively in August and September, while in April, migrations were weak. The coefficient of intensity of vertical migrations ($K_{L\%}$) of *C. euxinus* females was significantly higher than that of *P. elongatus* females during the study period. By contrast, the $K_{L\%}$ of older *C. euxinus* copepodites was lower compared to the $K_{L\%}$ of older *P. elongatus* copepodites. These distinctions are discussed as related to the biology of the study species.

Keywords: copepods, the Black Sea, diel vertical migration, coefficient of intensity of vertical migrations, intensity of migrations, *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tatyana.lyashko.00@mail.ru

ORCID: 0009-0001-6399-6912 (Liashko T.); 0000-0002-1018-4662 (Gubanova A.); 0000-0002-9732-1219 (Litvinyuk D.); 0000-0002-5324-045X (Mukhanov V.); 0000-0001-8969-7278 (Garbazey O.); 0000-0002-0145-3883 (Sakhon E.); 0000-0001-7320-0597 (Amelina A.)

Acknowledgements. The study was funded by the federal budget of the Russian Academy of Sciences, Projects No. 124030400057–4 and FMWE-2021–0007.

Citation: Liashko T. V., Gubanova A. D., Litvinyuk D. A., Mukhanov V. S., Garbazey O. A., Sakhon E. G., Amelina A. B. Intensity of diel vertical migration of calanoid copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus euxinus* in the northeastern Black Sea. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2024, 17(4), 438–456. EDN: QGUQOT



Интенсивность суточных вертикальных миграций каляноидных копепод *Pseudocalanus elongatus* и *Calanus euxinus* в северо-восточной части Черного моря

**Т. В. Ляшко^а, А. Д. Губанова^а,
Д. А. Литвинюк^а, В. С. Муханов^а,
О. А. Гарбазей^а, Е. Г. Сахонь^а, А. Б. Амелина^б**

^а*Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь*

^б*Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
Российская Федерация, Москва*

Аннотация. Исследована интенсивность вертикальных суточных миграций *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) и *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 (Copepoda, Calanoidea) в северо-восточной части Черного моря в разные сезоны 2020 и 2021 гг. Анализ выполнен на базе материалов 114, 116 и 118 рейсов НИС «Профессор Водяницкий». Для количественной оценки и сравнения суточных ритмов разных видов копепод, разных возрастов и в разные сезоны был рассчитан коэффициент интенсивности вертикальных миграций. Значения коэффициента изменялись от минимума 0,4 % у старших копеподитных стадий (C4-C5) *P. elongatus* в апреле 2021 г. до максимума 81 % у самок *C. euxinus* в августе 2021 г. Было установлено, что наиболее активно копеподы обоих видов мигрировали в августе и сентябре, а в апреле миграции были слабо выражены. Половозрелые особи *C. euxinus* мигрировали более интенсивно, чем *P. elongatus*: коэффициент интенсивности вертикальных миграций самок *C. euxinus* был достоверно выше, чем самок *P. elongatus*, во все месяцы исследования. В то же время коэффициент миграций у старших копеподитов *C. euxinus* был ниже, чем у старших копеподитов *P. elongatus*. Эти отличия обсуждаются в связи с биологией видов.

Ключевые слова: копеподы, Черное море, суточные вертикальные миграции, интенсивность миграций, *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ № 124030400057–4 «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменений климата» и ИО РАН FMWE-2021–0007 «Морские и океанские экосистемы в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия:

структура и биологическая продуктивность экосистемы Арктического бассейна и морей России, экосистемы и потенциальные биологические ресурсы открытого океана».

Цитирование: Ляшко Т. В. Интенсивность суточных вертикальных миграций каланоидных копепоид *Pseudocalanus elongatus* и *Calanus euxinus* в северо-восточной части Черного моря / Т. В. Ляшко, А. Д. Губанова, Д. А. Литвинюк, В. С. Муханов, О. А. Гарбазей, Е. Г. Сахонь, А. Б. Амелина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2024. 17(4). С. 438–456. EDN: QGUQOT

Введение

На вертикальное распределение зоопланктона значительное влияние оказывают суточные вертикальные миграции. Они характерны для зоопланктона всего Мирового океана (Bandara et al., 2021) и описаны даже в условиях арктической полярной ночи (Hobbs et al., 2018). Суточные перемещения зоопланктона являются одной из важнейших характеристик популяций. Для того чтобы их описать, используют разные подходы: многие авторы указывают численность и биомассу зоопланктона в определенных слоях (Богоров, Виноградов, 1961; Пионтковский, Гольдберг, 1985; Петипа, Островская, 1989; Кособокова, Перцова, 2012), другие приводят центр положения массы зоопланктона (Tremblay, Sinclair, 1990; Romero et al., 2012) или применяют акустические методы (Mutlu, 2005, 2006, 2007; Klevjer et al., 2016; Song et al., 2022a, 2022b; Ostrovskii et al., 2021). М. Е. Виноградовым был разработан способ расчета коэффициента интенсивности вертикальных миграций (в дальнейшем $K_{L\%}$) и использован им в ряде работ (Виноградов, Воронина, 1962; Виноградов, 1968; Vinogradov et al., 1972). В дальнейшем $K_{L\%}$ применялся другими авторами (Huntley, Brooks, 1982; Драпун, 2002; Базаркина, 2004, 2018; Базаркина, Маркевич, 2016). $K_{L\%}$ описывает суточные вертикальные миграции зоопланктона, показывая количество животных (в процентах от их общего числа в обловленном слое воды), которое при той же интенсивности миграций переместилось бы на всю глубину облавливаемого столба воды из самого нижнего слоя облова в самый верх-

ний. Коэффициент $K_{L\%}$ позволяет сравнивать интенсивность миграций у разных видов или у одного вида в разных районах, а также проводить дальнейшие расчеты энергетических затрат на миграцию.

Цель представленной работы – оценить интенсивность вертикальных миграций каланоидных копепоид *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 и *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) в северо-восточной части Черного моря в разные сезоны; сравнить $K_{L\%}$ половозрелых самок и старших копепоидитных стадий развития этих видов.

Материалы и методы

Пробы мезозоопланктона собирали на 13 станциях в северо-восточной части Черного моря в ходе 114 (сентябрь 2020 г.), 116 (апрель-май 2021 г.) и 118 (август 2021 г.) рейсов НИС «Профессор Водяницкий» в разное время суток (рис. 1).

Сбор проб осуществляли серией вертикальных послонных ловов сетью Джеди (диаметр входного отверстия 0,37 м, размер ячеи фильтрующего конуса 150 мкм) в границах аэробной зоны (до 140 м). Измерение температуры, солености, условной плотности проводили бортовым гидрологическим CTD-зондом IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus MK (IDRONAUT, Италия), оснащенным датчиком кислорода (116, 118 рейсы). Нижнюю границу отбора проб устанавливали до значений условной плотности $\sigma_{(t)} = 16,2$ – границы субкислородной зоны в Черном море (Vinogradov et al., 1992; Oguz et al., 2000).

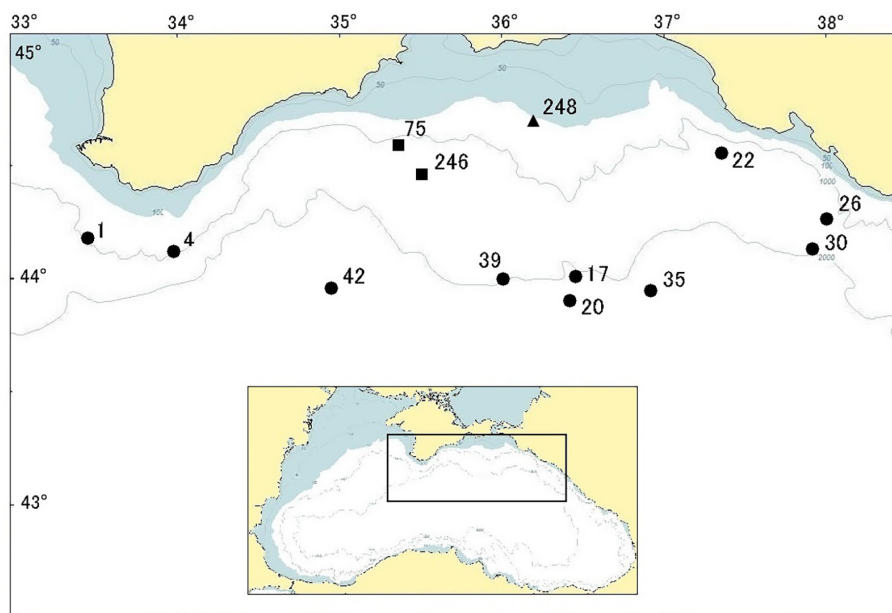


Рис. 1. Станции отбора проб в северо-восточной части Черного моря в 2020–2021 гг. ▲ – 114 рейс, ■ – 116 рейс, ● – 118 рейс НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 1. The sampling positions in the northeastern Black Sea in 2020–2021: ▲ – cruise 114, ■ – cruise 116, ● – cruise 118 of RV “Professor Vodyanitsky”

Дата, время и слои отбора проб приведены в табл. 1.

На суточных станциях в 114-м и 116-м рейсах пробы собирали каждые 4 часа по местному времени. В 118-м рейсе пробы собирали дважды в сутки, днем и ночью (табл. 1).

Пробы фиксировали нейтрализованным формальдегидом до 4 % конечной концентрации и обрабатывали в лаборатории под стереомикроскопом Leica M 50 по стандартной методике для мезозопланктона (Postel et al., 2000; Alexandrov et al., 2014). Для каждого обловленного слоя было проанализировано не менее 200 организмов каждой группы (самки *C. euxinus*, копеподиты С 5 *C. euxinus*, самки *P. elongatus* и С 4-С 5 *P. elongatus*). Копепод идентифицировали до вида на всех стадиях развития (С1-С6).

В настоящей работе определяли коэффициент интенсивности вертикальных ми-

граций ($K_{L\%}$) у двух черноморских видов: *C. euxinus* и *P. elongatus*. Оценке подлежали старшие копеподитные стадии и самки, которые относятся к наиболее активным мигрантам в Черном море (Петипа и др., 1963). Мы сравнивали $K_{L\%}$ между этими двумя видами и у каждого из них между самками и старшими копеподитными стадиями в разные сезоны года: в апреле-мае 2021 г., в августе 2021 и в сентябре 2020 г. Младшие стадии С1-С3 в исследуемой акватории не мигрировали, поэтому расчетов для них не проводили.

Коэффициент интенсивности вертикальных миграций ($K_{L\%}$) рассчитывали по формуле 1:

$$K_{L\%} = (M_L / M_{Lmax}) \cdot 100 \%, \quad (1)$$

где M_L – интенсивность миграций, зависящая от глубины облова L , рассчитывается по формуле 2; M_{Lmax} – максимальная возможная ин-

Таблица 1. Дата, время и слои облова на станциях в северо-восточной части Черного моря в 2020–2021 гг.

Table 1. Sampling date, time, and depth in the northeastern Black Sea in 2020–2021

Дата	Время	Слой облова, м						
Рейс 114								
23.09.2020	09:00	0–13	13–35	35–69	69–111			
	13:00	0–10	10–35	35–69	69–111			
	17:00	0–11	11–38	38–71	71–114			
	21:40	0–11	11–35	35–67	67–111			
24.09.2020	01:00	0–10	10–34	34–69	69–112			
Рейс 116								
23.04.2021	14:10	0–25	25–55	55–81	81–89	89–104	104–132	132–169
	20:25	0–20	20–36	36–65	65–73	73–83	83–107	107–137
24.04.2021	10:02	0–18	18–32	32–49	49–56	56–68	68–92	92–122
	15:10	0–18	18–33	33–55	55–61	61–72	72–97	97–129
	23:55	0–17	17–33	33–52	52–59	59–72	72–100	100–130
	03:05	0–18	18–32	32–50	50–60	61–70	70–101	101–130
06.05.2021	23:18	0–10	10–26	26–49	49–58	58–65	65–88	
07.05.2021	02:57	0–20	20–32	32–43	43–51	51–64	64–87	
	07:37	0–20	20–30	30–48	48–55	55–65	65–86	
	12:25	0–20	20–27	27–45	45–53	53–62	62–85	
	16:09	0–20	20–25	25–47	47–53	53–67	67–91	
	20:08	0–10	10–30	30–46	46–54	54–69	69–88	
Рейс 118								
15.08.2021	10:10	0–10	10–20	20–46	46–78	78–93	93–120	
	20:53	0–14	14–36	36–61	61–71	71–85		
18.08.2021	22:06	0–14	14–25	25–55	55–64	64–75		
19.08.2021	09:17	0–16	16–27	27–56	56–67	67–80		
	18:14	0–15	15–25	25–48	48–56	56–70		
	23:00	0–16	16–25	25–48	48–57	57–70		
21.08.2021	09:12	0–19	19–50	50–89	89–115	115–126	126–140	
	21:00	0–20	20–51	51–74	74–106	106–120	120–140	
22.08.2021	09:35	0–14	14–40	40–71	71–107	107–117	117–140	
	21:00	0–14	14–25	25–56	56–100	100–107	107–120	
23.08.2021	09:40	0–14	14–25	25–51	51–97	97–107	107–120	
	21:23	0–10	10–20	20–28	28–56	56–64	64–80	
24.08.2021	09:29	0–6	6–17	17–27	27–56	56–75		
	21:30	0–7	7–18	18–56	56–68	68–80		
25.08.2021	08:56	0–5	5–20	20–55	55–66	66–80		
	21:00	0–9	9–20	20–33	33–57	57–67	67–82	

тенсивность миграций при данной глубине облова L , рассчитывается по формуле 3.

Показатель M_L позволяет сравнивать интенсивность миграций только в том случае, если сбор материала проводился до одной и той же глубины:

$$M_L = (a_1 - b_1) \cdot l_1 + [(a_1 + a_2) - (b_1 + b_2)] \cdot l_2 + [(a_1 + a_2 + a_3) - (b_1 + b_2 + b_3)] \cdot l_3 + \dots + [(a_1 + a_2 + a_3 + \dots + a_{n-1}) - (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{n-1})] \cdot l_{n-1}, \quad (2)$$

где $a_1, a_2, a_3, \dots, a_{n-1}$ – количество зоопланктона в дневное время (% от общей численности организмов в обловленном столбе воды); $b_1, b_2, b_3, \dots, b_{n-1}$ – количество зоопланктона в ночное время (% от общей численности организмов в обловленном столбе воды); $l_1, l_2, l_3, \dots, l_{n-1}$ – расстояние между серединами слоев облова.

При разных глубинах M_L показывает разную интенсивность у одного и того же вида в одном и том же месте. Поэтому М.Е. Виноградовым была сформирована рекомендация сравнивать не величины интенсивности миграций (M_L), а отношение M_L/M_{Lmax} , что есть не что иное, как коэффициент интенсивности миграций ($K_{L\%}$). M_{Lmax} рассчитывается по формуле:

$$M_{Lmax} = 100 \cdot (l_1 + l_2 + \dots + l_{n-1})\%. \quad (3)$$

Значение $M_{Lmax}/100$ %, выраженное в метрах, мы можем оценивать как размах миграций – максимальное расстояние, которое, в теории, преодолевают организмы во время суточного перемещения.

Коэффициент интенсивности миграций равен тому количеству планктона (в процентах от всей его численности в обловленном слое воды), которое при той же интенсивности миграций переместилось бы на всю глу-

бину облавливаемого столба воды из самого нижнего слоя облова в самый верхний.

Коэффициент $K_{L\%}$ удобен для сравнения миграций разных видов или одного вида в разных районах, так как он объединяет и амплитуду перемещения, и количество переместившегося планктона. Зная $K_{L\%}$ и количество планктона под 1 м² поверхности во всем столбе воды, охватываемом миграцией, можно определить интенсивность миграций, выраженную в килограммометрах, т.е. определить работу, совершаемую мигрирующими организмами. Отсюда уже легко перейти к расчету энергетических затрат на миграцию.

Для точности оценки миграций нами был выбран 12-часовой интервал (9:00 и 21:00). Если данные не позволяли удовлетворить этим условиям, учитывали максимальный доступный интервал. Статистическую оценку проводили с помощью программного обеспечения Past (v.4.13) (Hammer et al., 2001).

Результаты

Особенности термохалинной структуры вод на исследованных станциях в дневное и ночное время представлены на рис. 2, кроме ст. 1, 4, 20, 22, 42 (118 рейс). Вертикальная стратификация в сентябре 2020 г., апреле-мае и августе 2021 г. характеризовалась наличием сезонного термоклина. Глубина залегания ядра слоя температурного скачка варьировала от 12–20 м в апреле до 8–10 м – в августе-сентябре (рис. 2). Однако на некоторых станциях в летнее время термоклин начинался от поверхности.

При сохранении общих закономерностей суточных перемещений копепод, характер их миграций мог меняться в зависимости от вида, стадии развития, сезона. Так, в течение всего периода исследований младшие стадии обоих видов С1-С3 не мигрировали, тогда как самки и старшие копеподиты ак-

тивно перемещались в течение суток. Численности и вертикальное распределение каждой исследуемой группы в относительном выражении (в процентах от общей численности в обловленном слое) приведены на рис. 3.

По нашим наблюдениям, наиболее активно мигрировали самки *C. euxinus* в сентябре: ночью их численность на суточной станции 248 в верхних слоях была высокой,

днем почти все особи опускались в глубокие слои. В апреле (станция 75) и мае (станция 246) в темное время суток часть самок рассредоточивалась в разных слоях. В апреле (на станции 75) 67 % самок калянуса ночью находились в верхнем перемешанном слое, 8 % – поднимались до термоклина, 24 % – оставались в зоне под термоклинном. Днем в верхнем перемешанном слое находилось

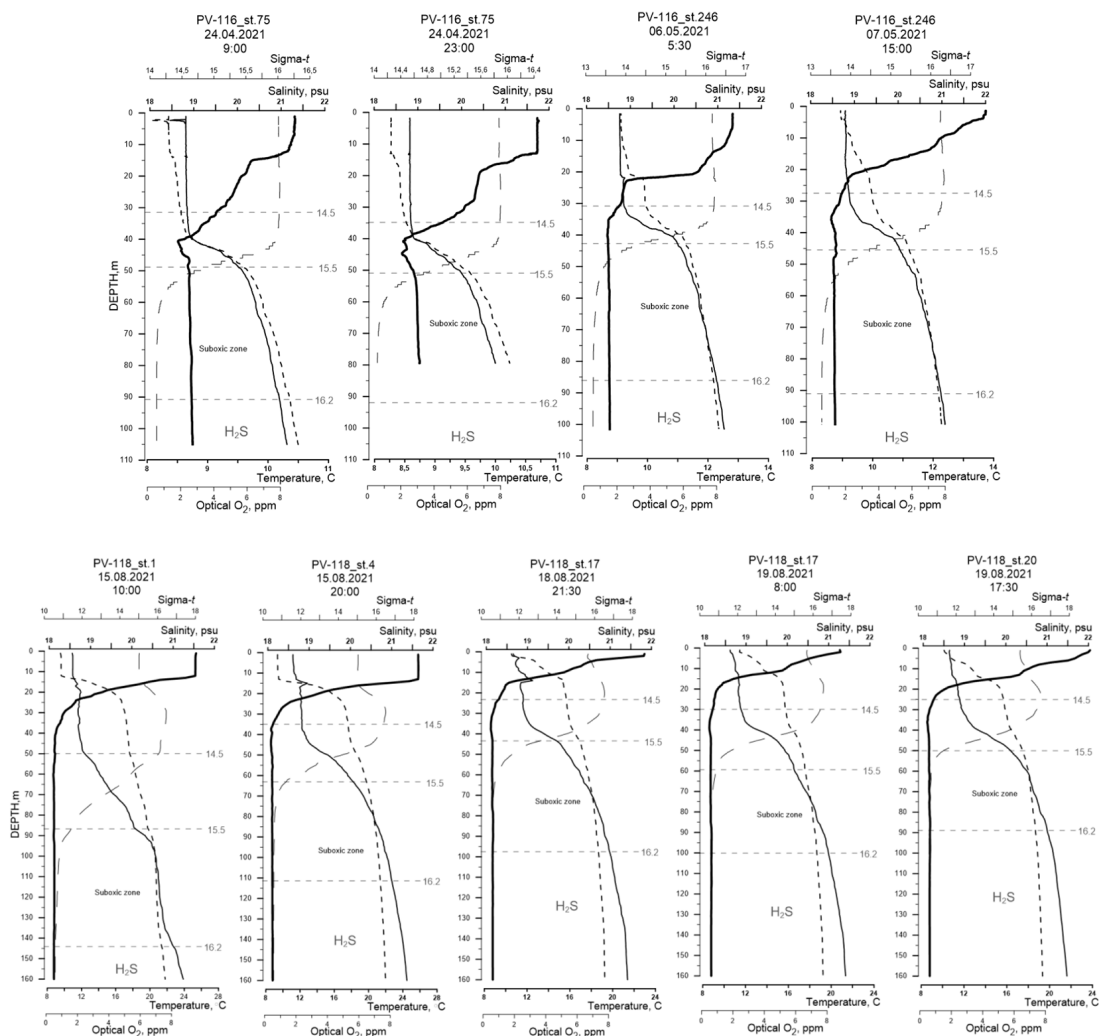


Рис. 2. Вертикальные профили распределения температуры (—), солёности (—), условной плотности (---) и растворенного кислорода (—) на разных станциях в апреле, мае (116 рейс), августе (118 рейс) 2021 г. и сентябре (114 рейс)

Fig. 2. Vertical distribution of (—) temperature (°C), (—) salinity (psu), (---) density (σ), (—) oxygen (ppm) at different positions in April and May (cruise 116), August (cruise 118), and September (cruise 114)

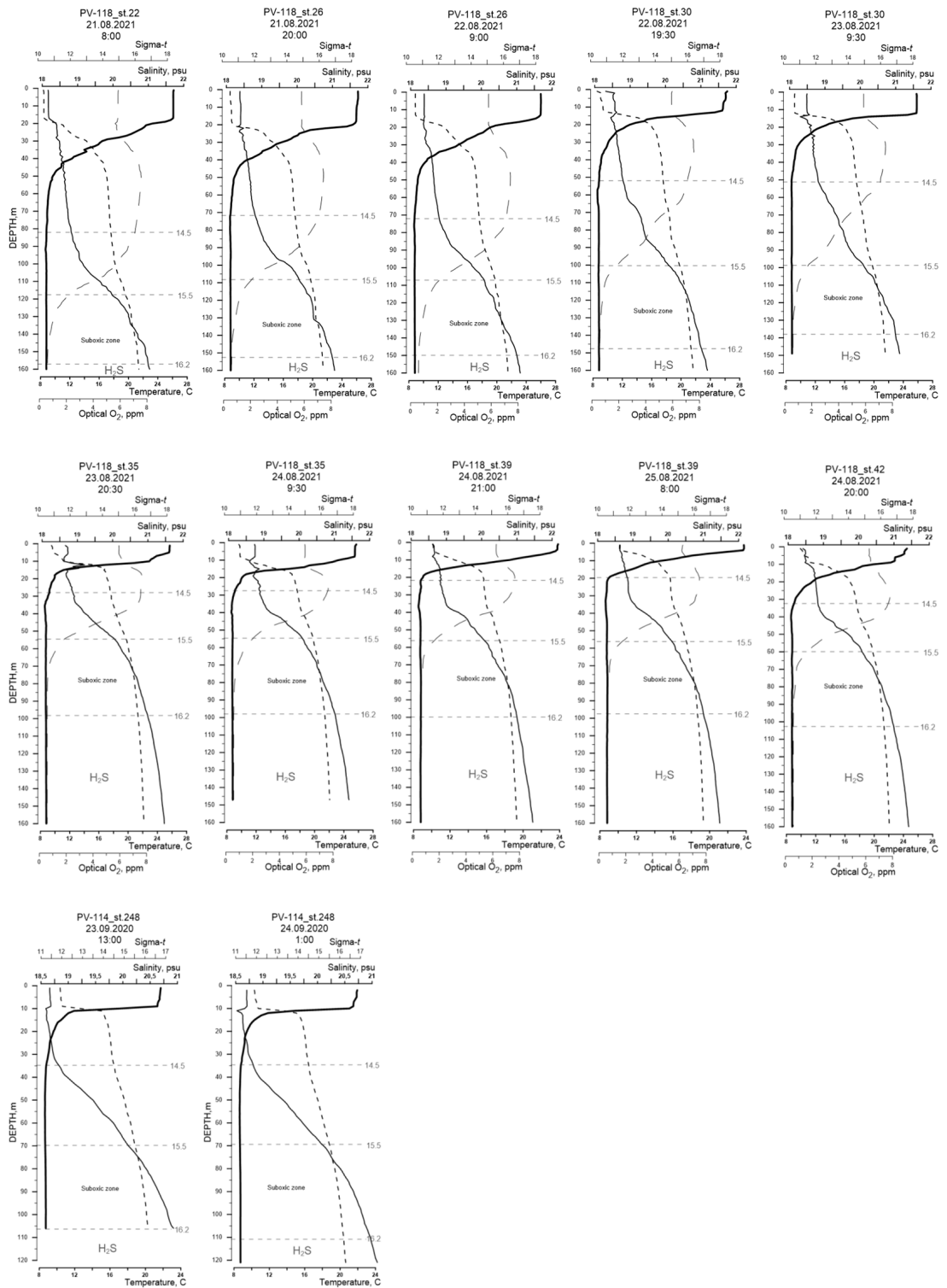


Рис. 2. Продолжение
Fig. 2. Continued

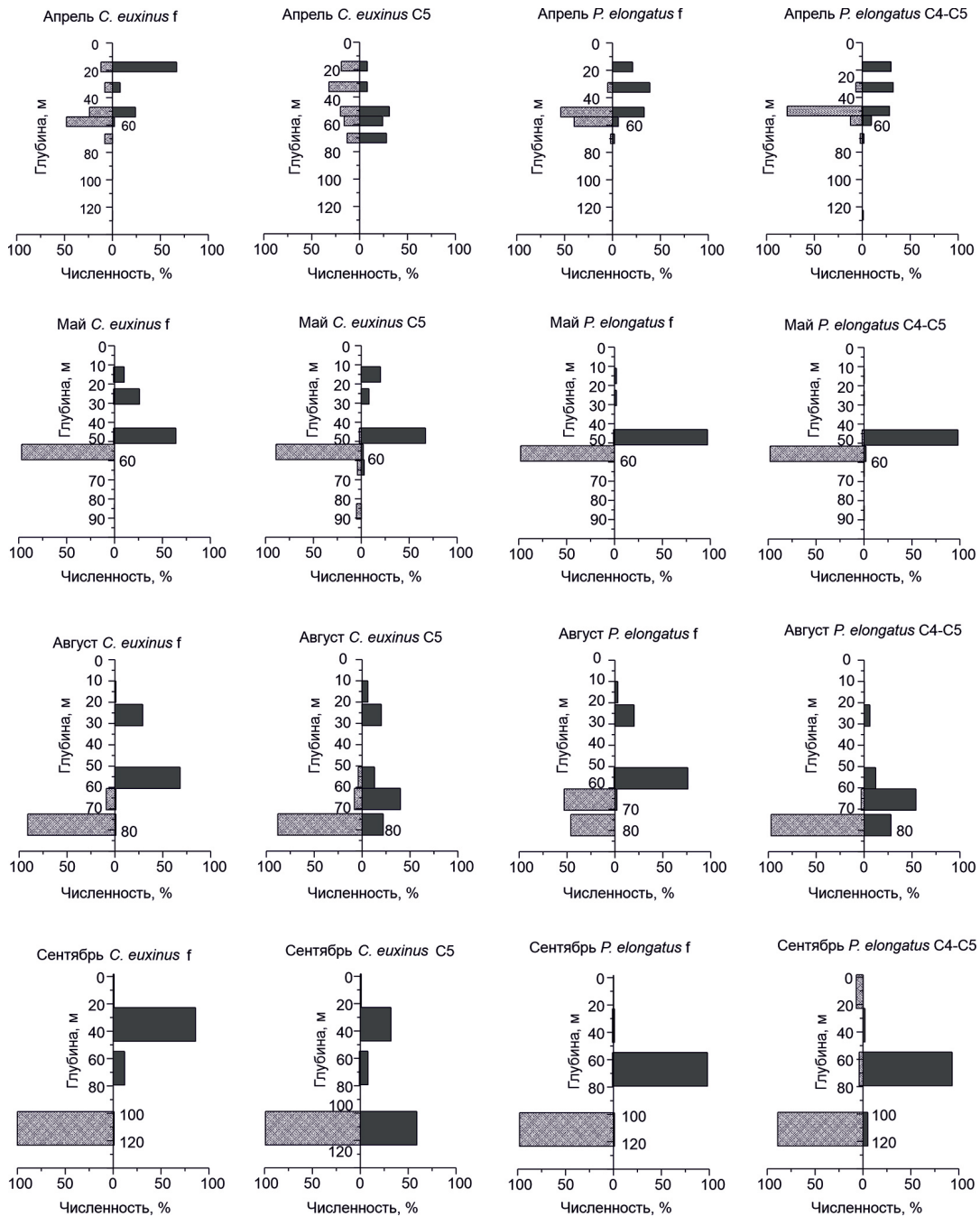


Рис. 3. Вертикальное распределение *C. euxinus* и *P. elongatus* в дневное (слева) и ночное (справа) время
 Fig. 3. Daytime (left) and nighttime (right) vertical distribution of *C. euxinus* and *P. elongatus*

12 % особей, в термоклине – 8 %, в зоне под термоклинном – 24 %, 48 % – в зоне оксиклина. В зону кислородного минимума опускалось 8 % самок. Похожую ситуацию наблюдали в мае на станции 246: ночью самки равномерно распределялись в верхних слоях (10 %, 26 % и 64 % в верхнем перемешанном слое, термоклине и зоне под термоклинном, соответственно), тогда как днем почти вся популяция (97 % особей) находилась в оксиклине. В августе на станции 39 миграция была еще более выражена: ночью 29 % самок поднимались в термоклин, 68 % оставались под термоклинном, тогда как в светлое время суток 91 % особей опускались в зону кислородного минимума. В сентябре (станция 248) днем и ночью самки калянуса демонстрировали высокую интенсивность миграций: ночью 86 % самок поднимались в зону термоклина, под ним оставалось всего 12 %, тогда как днем в глубокий слой кислородного минимума опустились 100 % популяции.

Копеподиты C5 *C. euxinus* проявляли иной характер суточных миграций по сравнению с самками. В апреле ночью на станции 75 копеподиты не концентрировались в одном слое, а были равномерно распределены по нескольким слоям: 8 % особей находились над термоклинном, 8 % – в термоклине, 31 % – в зоне под термоклинном, 24 % – в области оксиклина, 28 % – в зоне кислородного минимума. Днем копеподиты калянуса также присутствовали во всех слоях приблизительно в одинаковых пропорциях: в верхнем перемешанном слое находилось 19 % особей, в термоклине – 32 %, в зоне под термоклинном – 20 %, в оксиклине – 16 %, в зоне низкого содержания кислорода – 13 %. В мае на станции 246 «стратификация» распределения копеподитов C5 калянуса была более выражена: ночью над термоклинном обнаружено 20 % особей, в зоне термоклина – 8 %, в области

под ним – 67 % копепод. Днем практически все копеподиты опускались в зону оксиклина (89 %), а 9 % перемещались еще ниже. В августе на станции 39 ночью копеподиты были распределены по слоям, как и в апреле: в верхнем перемешанном слое присутствовало 6 % особей, в термоклине – 20 %, под термоклинном – 13 %, в оксиклине – 40 %, в зоне кислородного минимума – 22 %. При этом в августе днем 88 % калянусов C5 опускалось в зону кислородного минимума, а 8 % оставалось в оксиклине. В сентябре на станции 248 ночью 32 % копеподитов находилось в области термоклина, 59 % – в зоне кислородного минимума. Днем в слое с дефицитом кислорода концентрировалось 99 % популяции (рис. 3).

Самки *P. elongatus* демонстрировали меньший размах миграции. В апреле на станции 75 в темное время суток они находились близко к поверхности (21 % в верхнем перемешанном слое, 39 % – в области термоклина, 33 % – под термоклинном). Днем они не опускались на большую глубину, предпочитая оставаться в слое под термоклинном (54 %) и оксиклине (40 %). В мае на станции 246 вся популяция мигрировала синхронно, однако на небольшое расстояние: днем 98 % находилось в оксиклине, ночью 97 % поднимались в область под термоклинном. В августе на станции 39 самки псевдокалянуса также поднимались ночью в область термоклина (20 %) и оксиклина (76 %), а в верхнем перемешанном слое были обнаружены единичные экземпляры. Днем 53 % находилось в оксиклине, а 46 % опускалось в зону кислородного минимума. Аналогично в сентябре на станции 248 в глубокие слои с дефицитом кислорода в светлое время суток перемещалось 98 % популяции, а ночью они поднимались выше – в область оксиклина (рис. 3).

Схожие закономерности были обнаружены у копеподитов C4-C5 *P. elongatus*.

В апреле на станции 75 30 % копепоидов находились ночью в верхнем перемешанном слое, 32 % – в области термоклина, 28 % – под термоклином. Днем также особи концентрировались под термоклином (78 %), и только 12 % опускались в зону оксиклина. В мае на станции 246 98 % копепоидов поднимались под термоклин ночью, а днем опускались в слой оксиклина, где их относительная численность также составляла 98 %. В августе на станции 17 ночью под термоклином обнаружено 12 % копепоидов псевдокалянуса, в оксиклине – 54 %, в зоне кислородного ми-

нимума – 28 %. Днем почти все особи (97 %) опускались в зону кислородного минимума. В сентябре на станции 248 ночью копепоиды C4-C5 *P. elongatus* поднимались в слой под термоклином (93 %), а днем опускались в зону кислородного минимума, где их численность составляла 89 %.

Наше исследование показало, что наиболее активными мигрантами являлись самки *C. euxinus*, коэффициент миграции которых изменялся в сентябре от 73 до 76 %, в апреле-мае – от 22 до 55 %, в августе – от 49 до 81 % (табл. 2). Также довольно высокий коэффициент мигра-

Таблица 2. Коэффициент интенсивности миграций (K_L ,%) и теоретический размах миграций ($M_{Lmax}/100$ %) *C. euxinus* и *P. elongatus* в 2020–2021 гг. в северо-восточной части Черного моря

Table 2. The coefficient of intensity of vertical migrations (K_L ,%) of *C. euxinus* and *P. elongatus* in the northeastern Black Sea in 2020–2021

Рейс	Дата	Время	$M_{Lmax}/100$ %	K_L ,%	K_L ,%	K_L ,%	K_L ,%
				<i>C. euxinus</i> f	<i>C. euxinus</i> C5	<i>P. elongatus</i> f	<i>P. elongatus</i> C4-C5
114	23 и 24.09.2020	13:00–21:40	83	75	29	44	35
		13:00–01:00	83	74	25	65	61
		17:00–21:40	83	74	29	44	43
		17:00–01:00	83	73	25	65	68
		09:00–21:40	84	76	34	68	48
116	23 и 24.04.2021	10:02–23:55	102	25	12	16	15
		10:02–03:05	102	24	6	5	2
		15:10–03:05	105	22	7	2	0,4
		15:10–23:55	105	23	2	13	13
		14:10–20:25	125	40	32	20	13
	06 и 07.05.2021	12:25–23:18	68	31	32	22	21
		12:25–02:57	65	55	21	13	13
		12:25–20:08	69	29	22	9	7
		16:09–02:57	67	54	19	13	13
		16:09–23:18	70	31	31	22	21
		16:09–20:08	71	30	21	9	7
		07:37–20:08	72	27	18	8	6
		07:37–23:18	71	28	28	21	19
07:37–02:57	68	53	18	12	12		
118	15.08.2021	10:10–20:53	86	81	33	54	48
	18 и 19. 08.2021	09:17–22:06	64	75	31	46	38

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Рейс	Дата	Время	$M_{Lmax}/100\%$	$K_L, \%$		$K_L, \%$	
				<i>C. euxinus</i> f	<i>C. euxinus</i> C5	<i>P. elongatus</i> f	<i>P. elongatus</i> C4-C5
118	19.08.2021	18:14–23:00	56	70	14	44	23
	21.08.2021	09:12–21:00	122	68	19	52	44
	22.08.2021	09:35–21:00	114	58	45	28	4
	23.08.2021	09:40–21:23	87	53	34	29	19
	24.08.2021	09:29–21:30	67	66	11	51	27
	25.08.2021	08:56–21:00	70	49	10	17	8

ции был отмечен у самок *P. elongatus* в сентябре (44–68 %) и в августе (17–54 %), в апреле-мае он был заметно ниже, составляя 2–22 %. По сравнению с самками копепоиды обоих видов мигрировали, как правило, менее интенсивно. Так, $K_L, C5$ *C. euxinus* составлял в сентябре 25–34 %, в апреле-мае – 2–32 %, в августе – 10–45 %, а у копепоидов *P. elongatus* – 35–68 %, 0,4–21 % и 4–48 % соответственно.

В среднем значения коэффициентов миграции самок *C. euxinus* за весь период исследований составляли 51 %, копепоидов

C. euxinus – 22 %, самок *P. elongatus* – 31 %, копепоидов *P. elongatus* – 25 %.

На рис. 4 представлены изменения интенсивности $K_L, \%$ в среднем для каждого месяца исследований. При этом очевидны различия между видами, возрастными и сезонными (рис. 4).

Так, для самок *C. euxinus* $K_L, \%$ в апреле изменялся в диапазоне от 22 до 40 %, для копепоидов C5 – от 2 до 32 %. Слабо мигрировали особи *P. elongatus*: самки ($K_L, \%$ – от 2 до 20 %) и копепоиды C4-C5 (от 0,4 до 15 %). В мае все

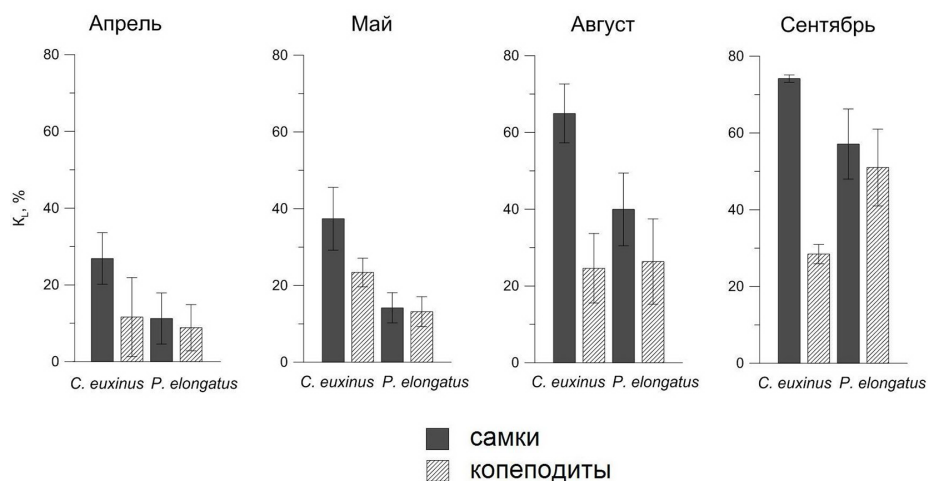


Рис. 4. Сезонные изменения коэффициента интенсивности миграций *C. euxinus* и *P. elongatus* в северо-восточной части Черного моря

Fig. 4. Seasonal variations of the coefficient of intensity of vertical migrations of *C. euxinus* and *P. elongatus* in the northeastern Black Sea

исследуемые группы копепод мигрировали интенсивнее. Коэффициент миграции самок *C. euxinus* составил от 27 до 55 %, копеподитов C5 *C. euxinus* – от 18 до 32 %. Для самок *P. elongatus* этот показатель составлял от 8 до 22 %, для копеподитов C4-C5 *P. elongatus* – от 6 до 21 %. В августе интенсивность миграции стала еще выше. Для самок *C. euxinus* значения $K_{L\%}$ изменялись в диапазоне от 49 до 81 %, для копеподитов C5 *C. euxinus* – от 10 до 45 %, для самок *P. elongatus* – от 17 до 54 %, для копеподитов C4-C5 *P. elongatus* – от 4 до 48 %. Самой высокой интенсивность миграций была в сентябре. $K_{L\%}$ для самок калануса составляли от 73 до 76 %, для копеподитов C5 – от 25 до 34 %. Активно мигрировали самки (44 до 68 %) и копеподиты C4-C5 *P. elongatus* (от 35 до 68 %).

Сравнение значения $K_{L\%}$ для разных месяцев показало достоверность различий во все месяцы по критерию Манна-Уитни (U-test, $p \leq 0,05$), кроме августа и сентября. По-видимому, в августе и сентябре интенсивность миграции копепод была близкой (табл. 2).

Таким образом, от апреля к августу-сентябрю $K_{L\%}$ увеличивался у всех рассмотренных групп копепод (рис. 4). В мае, августе и сентябре самки *C. euxinus* мигрировали более интенсивно ($p \leq 0,05$), чем копеподиты C5. Разница в интенсивности миграций самок и копеподитов *P. elongatus* не была значима ($p > 0,05$) в течение всего периода исследования. Значения $K_{L\%}$ самок *C. euxinus* были достоверно выше, чем самок *P. elongatus*, во все месяцы наблюдений, причем различия были наиболее выражены в апреле, мае и августе. При этом копеподиты *C. euxinus* мигрировали активнее копеподитов *P. elongatus* только в апреле-мае. В августе и сентябре, напротив, $K_{L\%}$ был выше у C4-C5 *P. elongatus*, причем в сентябре различия были более значимы и достоверны.

Обсуждение

В настоящем исследовании был проведен анализ интенсивности суточных вертикальных миграций копепод *C. euxinus* и *P. elongatus* в апреле-сентябре 2020–2021 гг. в северо-восточной части Черного моря. Эти виды относятся к активным мигрантам среди черноморских копепод. Было показано, что $K_{L\%}$ зависит от вида копепод, от того, на каких стадиях развития они находятся, и от сезона года.

По нашим данным, интенсивность миграций меняется с возрастом: наибольшая зарегистрирована у самок, тогда как у старших копеподитных стадий C4-C5 она была меньше, а младшие копеподиты C1-C3 не мигрировали. Эти данные согласуются с результатами, полученными в районе Курило-Камчатской впадины (Виноградов, 1968). Так, у вида *Metridia pacifica* величина $K_{500\%}$ (интенсивность миграций в процентах от максимально возможной интенсивности при амплитуде 500 м) на суточной станции в районе Курило-Камчатской впадины составляла 99 % у половозрелых самок и только 15 % – у копеподитов. Сходные результаты были получены И.Е. Драпун (2002), которая рассчитывала $K_{500\%}$ при фиксированной глубине, равной 500 м, для планктонных остракод в Южной Атлантике. Среди остракод наиболее активно мигрировали половозрелые самки *Mikroconchoecia curta* (от 36 до 74 %), *Discoconchoecia elegans* (от 17 до 69 %), *Obtusoecia antarctica* (от 17 до 41 %). Личинки младших стадий (C2-C3) не мигрировали (Драпун, 2002).

Термически стратифицированные слои пелагиали могут выступать в качестве барьера для мигрирующего зоопланктона. Поэтому многие пресноводные и морские организмы остаются ниже термоклина в дневное время, когда стратификация наиболее выражена (Bandara et al., 2021). Было показано,

что копеподы в Черном море во время суточных вертикальных миграций в теплое время года не пересекали термоклин (Алтухов и др., 2021). А поскольку коэффициент интенсивности миграции зависит от расстояния, которое преодолевали организмы, то в этом случае $K_{L\%}$ снижается. Напротив, с более глубоким залеганием термоклина связаны низкие значения коэффициента интенсивности вертикальных миграций весной по сравнению с летом и осенью. Так, в апреле термоклин залегал на глубине 18–25 м, в мае – 10–20 м, в августе и сентябре – 10–11 м. При неглубоком залегании термоклина увеличивается расстояние, на которое мигрируют организмы, что отражается на росте $K_{L\%}$.

Калянусы мигрировали интенсивнее, являясь активными мигрантами, способными достигать высоких скоростей перемещения. Например, в апреле 1995 года скорость перемещения самок *C. euxinus* вверх достигала 25 м ч⁻¹, вниз – 75 м ч⁻¹ (Besiktepe et al., 1997). В сентябре 1995 года скорость восходящих миграций была 34 м ч⁻¹, а вниз копеподы опускались со скоростью 102 м ч⁻¹. Экспериментальные исследования скорости миграций *Calanus* показали, что скорость опускания мигрирующих калянусов была в 3 раза выше, чем скорость поднятия вверх, и составляла в экспериментальных условиях до 66 м ч⁻¹ при поднятии вверх и 107 м ч⁻¹ при опускании вниз (Hardy & Vainbride, 1954).

По нашим данным, самки обоих видов мигрировали интенсивнее копеподитов. Это соотносится с общеизвестными фактами, что половозрелые особи мигрируют активнее и с большей амплитудой, чем копеподиты, особенно младших стадий (Hays, 1995; Ohman & Romagnan, 2016). У *P. elongatus* и *Calanus* spp. (*C. finmarchicus* и *C. helgolandicus*) увеличение амплитуды миграции с возрастом было отмечено в Ирландском море (Irigoiien et al., 2004).

Более высокую активность миграций самок калянусов, по сравнению с псевдокалянусами, можно объяснить опусканием первых в зону кислородного голодания, где копеподы получают энергетическую выгоду за счет замедления метаболических процессов (Svetlichny et al., 1998, 2000, 2006; Svetlichny & Hubareva, 2005). Амплитуда миграций у псевдокалянусов меньше – особи концентрируются в слое плотности $\sigma = 15,7\text{--}15,4$, не опускаясь в зону кислородного минимума, а при подъеме в верхние слои не достигают верхнего перемешанного слоя (Erkan et al., 2000; Ostrovskii et al., 2021; Besiktepe, 2001; Eiane & Ohman, 2004; Mutlu, 2020).

Низкую интенсивность миграций копеподитов *C5 C. euxinus*, по сравнению с его самками и копеподитами *C4-C5 P. elongatus*, можно связать с наличием диапаузы, характерной для старших копеподитов *C5* калянусов, часть которых в течение 7 месяцев (с апреля по октябрь) находится в зоне кислородного голодания и образует немигрирующее диапаузирующее стадо (Vinogradov et al., 1992; Ostrovskii et al., 2021). По нашим данным, в августе и сентябре численность копеподитов *C5 C. euxinus* была высокой в нижних слоях не только днем, но и ночью. Мы предполагаем, что эта немигрирующая часть копеподитов *C5* находилась в диапаузе. Этим объясняются низкие значения коэффициента интенсивности миграций копеподитов по сравнению с самками. Однако мы не проводили более углубленных морфологических исследований, чтобы подтвердить, находились ли эти копеподы в диапаузе. Полученные нами значения согласуются с литературными данными: весной (в апреле и мае) было отмечено небольшое количество диапаузирующих копеподитов *C5*, а летом-осенью оно достигало 30–70 % от популяции (Виноградов и др., 1992). Численность особей, находящихся в диапаузе, достигает

пики в августе и начале сентября. Предварительно накопив запас липидов, копеподиты C 5 *C. euxinus* перестают питаться с середины весны и опускаются к нижней границе кислородной зоны (Vinogradov et al., 1992; Svetlichny et al., 1998, 2009). При этом в диапаузу впадает только часть популяции, а другая – активно питается, совершая суточные вертикальные миграции (Arashkevich et al., 1998; Ostrovskii et al., 2021).

В нашем исследовании мы связываем различие в интенсивности миграций у калянусов и псевдокалянусов с разными размерами тела. В ряде работ отмечено, что с увеличением размера тела рачков растет амплитуда и скорость их миграции (Irigoién et al., 2004; Holliland et al., 2012; Ohman & Romagnan, 2016; Pinti et al., 2019; Gastauer et al., 2022).

Среди главных факторов, влияющих на суточные вертикальные миграции в Черном море, мы выделяем освещенность, температуру, избегание хищников, добычу пищевых ресурсов, наличие сероводородного слоя. Так, освещенность является триггером, побуждающим копепод совершать вертикальные миграции. Температура воды в разных слоях – также важный фактор, ограничивающий амплитуду миграций. *C. euxinus* и *P. elongatus* – холодолюбивые виды, в теплое время года они не поднимаются выше

термоклина. Поиск пищи (ради которого организмы совершают ночной подъем к поверхности), а также защита от хищников играют важную роль в стабилизации суточных вертикальных миграций. При этом из-за наличия сероводородного слоя в Черном море размах миграций ограничен.

Заключение

Впервые рассчитан коэффициент интенсивности вертикальных миграций ($K_{L\%}$) свободноживущих копепод *C. euxinus* и *P. elongatus* в северо-восточной части Черного моря. Самый высокий коэффициент миграций был обнаружен у самок *C. euxinus*, у самок *P. elongatus* он был несколько ниже. В целом половозрелые самки обоих видов перемещались активнее, чем копеподиты. $K_{L\%}$ старших копеподитов *C. euxinus* был достоверно ниже, чем у самок во все месяцы, за исключением апреля. Интенсивность миграции копеподитов C4-C5 и самок *P. elongatus* была одинаковой, достоверных отличий не обнаружено во все месяцы исследования. Младшие стадии C1-C3 обоих видов не мигрировали. Коэффициент интенсивности миграций копепод увеличивался от апреля к августу-сентябрю. Статистические различия между его значениями в сентябре 2020 и августе 2021 г. не были обнаружены.

Список литературы / References

Алтухов Д. А., Литвинюк Д. А., Губанова А. Д., Муханов В. С., Ляшко Т. В., Гарбазей О. А. (2021) Вертикальное распределение и суточные миграции планктонных копепод в глубоководных районах Черного моря в 2019–2021 гг. *Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тезисы докладов Международной научной конференции, посвященной 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация*. Севастополь, ФИЦ ИнБЮМ, с. 223–224 [Altukhov D. A., Litvinyuk D. A., Gubanova A. D., Mukhanov V. S., Liashko T. V., Garbazei O. A. (2021) Vertical distribution and diel migrations of planktonic copepods in deep-sea areas of the Black Sea in 2019–2021. *Study of aquatic and terrestrial ecosystems: History and contemporary state: Book of abstracts of*

the International Scientific Conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station – A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas and to the 45th anniversary of research vessel “Professor Vodyanitsky”, 13–18 September 2021, Sevastopol, Russian Federation. Sevastopol, IBSS RAS, p. 223–224 (in Russian)]

Базаркина Л. А. (2004) Сезонные и суточные вертикальные миграции планктонных ракообразных в пелагиали озера Азабачье. *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*, 7: 103–110 [Bazarkina L. A. (2004) Vertical seasonal and diurnal migrations of plankton crustaceans in the pelagic zone of Azabachye Lake. *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* [Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana], 7: 103–110 (in Russian)]

Базаркина Л. А. (2018) Многолетние изменения гидрологического режима озера азабачьего (бассейн р. Камчатки). *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*, 51: 47–59 [Bazarkina L. A. (2018) Longterm changes of hydrological regime of Azabachye Lake (Kamchatka River Basin). *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* [Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana], 51: 47–59 (in Russian)]

Базаркина Л. А., Маркевич Г. Н. (2016) К вопросу о суточных вертикальных миграциях планктона в пелагиали Толмачевского водохранилища (Южная Камчатка). *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XVII Международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН*. Петропавловск-Камчатский, Камчатпресс, с. 19–22 [Bazarkina L. A., Markevitch G. N. (2016) To the question about daily vertical migrations of plankton in the pelagic Tolmachevsky reservoir (southern Kamchatka). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of the XVII international scientific conference, dedicated to the 25th anniversary of Kamchatka Research Institute of Ecology and Management FEB RAS*. Petropavlovsk-Kamchatsky, Kamchatpress, p. 19–22 (in Russian)]

Богоров В. Г., Виноградов М. Е. (1961) Некоторые черты распределения биомассы планктона в поверхностных водах Индийского океана зимой 1959–1960 гг. *Океанологические исследования*, 4: 66–71 [Bogorov V. G., Vinogradov M. E. (1961) Some features of the distribution of plankton biomass in the surface waters of the Indian Ocean in the winter of 1959–60. *Journal of Oceanological Research* [Okeanologicheskie issledovaniya], 4: 66–71 (in Russian)]

Виноградов М. Е. (1968) *Вертикальное распределение океанического зоопланктона*. Москва, Наука, 320 с. [Vinogradov M. E. (1968) *Vertical distribution of oceanic zooplankton*. Moscow, Nauka, 320 p. (in Russian)]

Виноградов М. Е., Воронина Н. М. (1962) Некоторые черты распределения зоопланктона северной части Индийского океана. *Труды Института океанологии АН СССР. Том 58*. Москва, Издательство Академии наук СССР, с. 80–113 [Vinogradov M. E., Voronina N. M. (1962) Some features of the distribution of zooplankton in the northern part of the Indian Ocean. *Proceedings of the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences. Vol. 58*. Moscow, Academy of Sciences of the USSR, p. 80–113 (in Russian)]

Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. (1992) *Экосистема Черного моря*. Москва, Наука, 110 с. [Vinogradov M. E., Sapozhnikov V. V., Shushkina E. A. (1992) *The Black Sea ecosystem*. Moscow, Nauka, 110 p. (in Russian)]

Драпун И. Е. (2002) Вертикальное распределение и суточные вертикальные миграции остракод Южной Атлантики. *Экология моря*, 61: 53–58 [Drapun I. E. (2002) Vertical distribution and daily vertical migrations of ostracods within the South-Atlantic subtropical circulation. *Ecology of the Sea* [Ekologiya morya], 61: 53–58 (in Russian)]

Кособокова К. Н., Перцова Н. М. (2012) Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ. *Система Белого моря. Том II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера*. Москва, Научный мир, с. 640–674 [Kosobokova K. N., Pertsova N. M. (2012) Zooplankton of the White Sea: structure, dynamics and ecology. *The White Sea system. Volume II. Water column and atmosphere, cryosphere, the river runoff, and the biosphere interacting with it*. Moscow, Nauchnyi mir, p. 640–674 (in Russian)]

Петипа Т. С., Островская Н. А. (1989) Новый способ оценки активного обмена и эффективности использования химической энергии на миграцию у копепод. *Экология моря*, 33: 54–56 [Petipa T. S., Ostrovskaya N. A. (1989) A new way for estimating active exchange and efficiency of chemical energy use in migration of copepods. *Ecology of the Sea* [Ekologiya morya], 33: 54–56 (in Russian)]

Петипа Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. (1963) Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море. *Труды Севастопольской биологической станции. Том 16*. Москва, Издательство Академии наук СССР, с. 119–137 [Petipa T. S., Sazhina L. I., Delalo E. P. (1963) Vertical distribution of zooplankton in the Black Sea. *Proceedings of the Sevastopol Biological Station. Vol. 16*. Moscow, Academy of Sciences of the USSR, p. 119–137 (in Russian)]

Пионтковский С. А., Гольдберг Г. А. (1985) Пространственно-временная структура поля мезопланктона слоя 0–150 м по данным тотальных ловов. *Экология моря*, 19: 57–61 [Piontkovsky S. A., Goldberg G. A. (1985) Time-spatial structure of the mesoplankton field of the 0–150 m layer by the data of total fishing. *Ecology of the Sea* [Ekologiya morya], 19: 57–61 (in Russian)]

Alexandrov B., Arashkevich E., Gubanova A., Korshenko A. (2014) *Black Sea monitoring guidelines: mesozooplankton. EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS)*. 31 p.

Arashkevich E., Svetlichny L., Gubareva E., Besiktepe S., Gücü A. C., Kideys A. E. (1998) Physiological and ecological studies of *Calanus euxinus* (Hulsemann) from the Black Sea with comments on its life cycle. *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea*. Ivanov L. I., Oguz T. (Eds.) Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 351–365

Bandara K., Varpe Ø., Wijewardene L., Tverberg V., Eiane K. (2021) Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biological Reviews*, 96(4): 1547–1589

Besiktepe S. (2001) Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the south-western part of the Black Sea. *Journal of Marine Systems*, 28(3–4): 281–301

Besiktepe S., Kideys A. E., Unsal M. (1997) In situ grazing pressure and diel vertical migration of female *Calanus euxinus* in the Black Sea. *Hydrobiologia*, 363(1–3): 323–332

Eiane K., Ohman M. D. (2004) Stage-specific mortality of *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* and *Oithona similis* on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 268: 183–193

- Erkan F., Gücü A. C., Zagorodnyaya J. (2000) The diel vertical distribution of zooplankton in the southeast Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 24(4): 417–428
- Gastauer S., Nickels C.F., Ohman M.D. (2022) Body size- and season-dependent diel vertical migration of mesozooplankton resolved acoustically in the San Diego Trough. *Limnology and Oceanography*, 67(2): 300–313
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 4
- Hardy A.C., Bainbridge R. (1954) Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 33(2): 409–448
- Hays G. C. (1995) Ontogenetic and seasonal variation in the diel vertical migration of the copepods *Metridia lucens* and *Metridia longa*. *Limnology and Oceanography*, 40(8): 1461–1465
- Hobbs L., Cottier F.R., Last K. S., Berge J. (2018) Pan-Arctic diel vertical migration during the polar night. *Marine Ecology Progress Series*, 605: 61–72
- Holliland P.B., Ahlbeck I., Westlund E., Hansson S. (2012) Ontogenetic and seasonal changes in diel vertical migration amplitude of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia* spp. in a coastal area of the northern Baltic proper. *Journal of Plankton Research*, 34(4): 298–307
- Huntley M., Brooks E. R. (1982) Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. *Marine Biology*, 71(1): 23–31
- Irigoien X., Conway D. V. P., Harris R.P. (2004) Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 267: 85–97
- Klevjer T.A., Irigoien X., Røstad A., Fraile-Nuez E., Benítez-Barrios V. M., Kaartvedt S. (2016) Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports*, 6: 19873
- Mutlu E. (2005) A comparison of the contribution of zooplankton and nekton taxa to the near-surface acoustic structure of three Turkish seas. *Marine Ecology*, 26(1): 17–32
- Mutlu E. (2006) Diel vertical migration of *Sagitta setosa* as inferred acoustically in the Black Sea. *Marine Biology*, 149(3): 573–584
- Mutlu E. (2007) Acoustical scattering layers of two mesozooplanktons as a tool for hydrographic features of the Black Sea. *Journal of Applied Biological Sciences*, 1(3): 1–8
- Mutlu E. (2020) Offshore diel vertical distribution of meso/macro-holo/mero zooplankton in the Southern Black Sea. *Journal of Applied Biological Sciences*, 14(3): 249–267
- Oguz T., Ducklow H. W., Malanotte-Rizzoli P. (2000) Modeling distinct vertical biogeochemical structure of the Black Sea: Dynamical coupling of the oxic, suboxic, and anoxic layers. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(4): 1331–1352
- Ohman M.D., Romagnan J.B. (2016) Nonlinear effects of body size and optical attenuation on Diel Vertical Migration by zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 61(2): 765–770
- Ostrovskii A. G., Arashkevich E. G., Solovyev V. A., Shvoev D. A. (2021) Seasonal variation of the sound-scattering zooplankton vertical distribution in the oxygen-deficient waters of the NE Black Sea. *Ocean Science*, 17(4): 953–974
- Pinti J., Kiørboe T., Thygesen U.H., Visser A. W. (2019) Trophic interactions drive the emergence of diel vertical migration patterns: a game-theoretic model of copepod communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1911): 20191645

Postel L., Fock H., Hagen W. (2000) Biomass and abundance. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M. (Eds.) London, UK, Academic Press, p. 83–192

Romero M.R., Walker K.M., Cortez C.J., Sanchez Y., Nelson K.J., Ortega D.C., Smick S.L., Hoese W.J., Zacherl D.C. (2012) Larval diel vertical migration of the marine gastropod *Kelletia kelletii* (Forbes, 1850). *Journal of Marine Sciences*, 2012: 386575

Song Y., Wang C., Sun D. (2022a) Both dissolved oxygen and chlorophyll explain the large-scale longitudinal variation of deep scattering layers in the tropical Pacific Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 9: 782032

Song Y., Yang J., Wang C., Sun D. (2022b) Spatial patterns and environmental associations of deep scattering layers in the northwestern subtropical Pacific Ocean. *Acta Oceanologica Sinica*, 41(7): 139–152

Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Erkan F., Gucu A.C. (2000) Physiological and behavioral aspects of *Calanus euxinus* females (Copepoda: Calanoida) during vertical migration across temperature and oxygen gradients. *Marine Biology*, 137(5–6): 963–971

Svetlichny L.S., Hubareva E.S. (2005) The energetics of *Calanus euxinus*: locomotion, filtration of food and specific dynamic action. *Journal of Plankton Research*, 27(7): 671–682

Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Arashkevich E.G. (1998) Physiological and behavioural response to hypoxia in active and diapausing stage V copepodites of *Calanus euxinus*. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues: Advances in Limnology*, 52: 507–519

Svetlichny L.S., Kideys A.E., Hubareva E.S., Besiktepe S., Isinibilir M. (2006) Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: variabilities due to habitat conditions. *Journal of Marine Systems*, 59(1–2): 52–62

Svetlichny L.S., Yuneva T.V., Hubareva E.S., Schepkina A.M., Besiktepe S., Kideys A.E., Bat L., Sahin F. (2009) Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 374: 199–213

Tremblay M.J., Sinclair M. (1990) Diel vertical migration of sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* in a shallow embayment. *Marine Ecology Progress Series*, 67(1): 19–25

Vinogradov M.E., Arashkevich E.G., Ilchenko S.V. (1992) The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 14(3): 447–458

Vinogradov M.E., Menshutkin V.V., Shushkina E.A. (1972) On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean. *Marine Biology*, 16(4): 261–268