



Реакция планктонных копепод Белого моря на изменения солености воды в острых и хронических экспериментах

Мартынова Д.М.^{1*}, Иванкович Ю.В.^{2**}

¹ Беломорская биологическая станция РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

² Мурманский государственный технический университет, 183010, Россия, г. Мурманск, ул. Спортивная, д. 13

*daria.martynova@gmail.com

**yuriivankovich@gmail.com

Поступила в редакцию: 27.04.2020

Принята к печати: 03.06.2020

Опубликована онлайн: 05.11.2020

DOI: 10.23859/estr-200427

УДК 574.2

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online

Перевод: Мартынова Д.М.

Обитающие в Белом море планктонные веслоногие ракообразные *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp., *Triconia borealis* и *Metridia longa* обычно не считаются толерантными к уменьшению солености воды, а *Oithona similis*, как правило, причисляется к эвригалинным видам. Однако жизненный цикл первых двух родов включает активное питание во время весеннего таяния льда, когда большая часть их источников пищи сосредоточена в верхнем слое воды, характеризующемся соленостью менее 18‰. *M. longa* и *T. borealis* – мезопелагические виды. Первый размножается осенью и, таким образом, меньше всего зависит от весеннего цветения фитопланктона; размножение второго происходит весной в глубоких слоях воды, однако оба они находятся в фотическом слое в весенний период. С целью выявления способности всех вышеперечисленных видов веслоногих ракообразных получать достаточно энергии для роста и размножения, используя опресненные, но насыщенные пищей слои воды, в июле 2019 г. и марте 2020 г. была проведена серия хронических и острых экспериментов. Смертность копепод изучали при 25/26‰ (контроль), 18‰ и 15‰ (эксперимент). У *C. glacialis* и *Pseudocalanus* spp. в краткосрочных 24-часовых экспериментах уровень смертности был невысок и составлял от 0 до $1.1 \pm 0.2\%$. Смертность данных видов достигала максимума после пяти дней постепенного уменьшения солености воды до 15‰ ($12.1 \pm 1.8\%$), при этом в контроле (25/26‰) и при 18‰ этот показатель был вдвое меньше ($6.4 \pm 0.5\%$ и $6.9 \pm 0.6\%$, соответственно). *T. borealis* была самым стеногалинным видом, демонстрируя 100% смертность уже при 18‰ после 2 часов экспозиции. *M. longa* не переносила солевого стресса при 15‰, достигая 100% смертности через 24 часа экспозиции. *O. similis* хорошо переносила снижение солености и, таким образом, проявляла эвригалинность, как и указывается для этого вида в различных областях его ареала.

Ключевые слова: устойчивость к изменению солености, эпипелагические копеподы, мезопелагические копеподы, *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Metridia*, *Triconia*, *Oithona*.

Введение

Устойчивость к изменению солености играет важную роль в биологии и жизненных циклах многих видов веслоногих ракообразных. В целом фауна Белого моря исторически адаптирована к солености 24–28‰ (Berger et al., 2001), более низкой по сравнению с океанической, составляющей в среднем 32–35‰. Виды *Acartia bifilosa*, *A. longiremis* и *Oithona similis* отличаются толерантностью к широкому диапазону концентрации солей, что способствует успеху их популяций в различных средах обитания: от солоноватых до океанических вод (Dutz and Christensen, 2018; Hubareva and Svetlichny, 2016; Lance, 1963); они также обитают и в Белом море. В то же время считается, что представители группы стеногалинных видов обычно испытывают сильный стресс, связанный с низкой соленостью. В Белом море *Calanus glacialis*, *Metridia longa*, *Triconia borealis* и *Pseudocalanus minutus* относят к стеногалинным морским формам (Кособокова и Перцова, 2012; Berger et al., 2003; OBIS, 2020). В Белом море недавно обнаружен второй представитель рода *Pseudocalanus*, *P. acuspes* (Markhaseva et al., 2012). Большинство биогеографических баз данных относят его к стеногалинным морским видам (OBIS, 2020; Razouls et al., 2005–2020; WoRMS..., 2020). Однако в Балтийском море этот вид копепод способен переносить снижение солености до 7‰ (Renz and Hirche, 2006; Renz et al., 2007).

Способность функционировать в водах с низкой соленостью может иметь важное значение для некоторых эпипелагических неритических копепод, населяющих высокие широты, поскольку период их размножения приурочен к весеннему цветению фитопланктона (Nicolajsen et al., 1983), происходящему во время таяния льда. С одной стороны, можно предположить высокую концентрацию пищи в тонком слое воды подо льдом, обусловленную высвобождением ледовых водорослей (Gradinger, 2009; Hirche and Bohrer, 1987); с другой – этот богатый пищей слой также испытывает значительное опреснение благодаря тому же процессу таяния льда (Durbin and Casas, 2014; Runge and Ingram, 1991). В Белом море это может служить лимитирующим фактором для видов *C. glacialis* и *Pseudocalanus* sp., начинающих формировать гонады и даже размножаться уже в марте (Прыгункова, 1974); их рацион в это время максимален (Conover et al., 1986). Пик размножения этих видов приходится на короткий период, длящийся около месяца и совпадающий с таянием льда (Tourangeau and Runge, 1991). Успех плодовитости и размножения у этих веслоногих ракообразных обычно зависит от кормовой базы в до-нерестовый и нерестовый периоды (Daase et al., 2011; Hirche and Bohrer, 1987; Lischka and Hagen, 2005). Для того чтобы использовать как можно больше источников пищи, эпипелагические

виды, обитающие в замерзающих морях, могут развивать особенности, помогающие им переносить кратковременное воздействие распресненной воды.

Цель работы – проверить способность копепод Белого моря, характеризующихся различной экологией, противостоять осмотическому стрессу.

Материалы и методы

Отбор проб производился в губе Чупа Кандакшского залива Белого моря (N 66°19'50", E 33°40'06") в июле 2019 г. (с борта судна) и в марте 2020 г. (со льда). Перед отбором проб зоопланктона температуру и соленость воды измеряли зондом MIDAS CTD + (Valeport Ltd., Великобритания), концентрацию хлорофилла *a* – погружным датчиком Cyclops-6K (Turner Designs, США). Данные немедленно загружали в ноутбук для получения вертикального профиля измеряемых параметров в программах C-soft и Valeport Terminal X2. Затем пробы зоопланктона отбирали стандартной планктонной сетью Джеди (диаметр отверстия 36 см, диаметр ячеи фильтрующего конуса 100 мкм) в слоях 0–10 м, 10–25 м и 25–50 м. После отбора для проб проводилась экспресс-оценка наиболее распространенных видов. Эти данные соотносили с профилями показателей водной среды. Нативную морскую воду отбирали с соответствующих глубин батометрами системы Niskin и переливали в стеклянные бутылки Pyrex объемом 2.0 л (по 1.8 л морской воды в каждой), соблюдая осторожность, чтобы избежать стресса для фито- и микрозоопланктона (источника пищи копепод). Пробы живого мезозоопланктона (копепод) для эксперимента отбирали только после того, как все вышеописанные приготовления были закончены. Живых копепод отлавливали стандартной планктонной сетью Джеди (диаметр отверстия 36 см, диаметр ячеи фильтрующего конуса 100 мкм) в соответствующем слое воды (см. методику выделения слоя выше) и выливали с максимальной осторожностью в предварительно заполненные нативной водой стеклянные бутылки Pyrex. Объем воды был достаточен для того, чтобы животные не испытывали нехватки кислорода во время транспортировки. До момента прибытия в лабораторию бутылки хранили в темном прохладном месте, чтобы избежать теплового и светового стресса (Ludvigsen et al., 2018; Rahlf et al., 2017) у копепод.

Эксперименты были направлены на изучение реакции копепод на осмотический стресс, поэтому все иные возможные стрессовые факторы были сведены к минимуму. Это достигалось за счет крайне осторожного обращения с пробами на всех этапах подготовки к эксперименту, включая отбор проб и транспортировку в лабораторию, а также на этапе запуска эксперимента. Все манипуляции с образцами живого зоопланктона проводились

с наибольшей осторожностью в холодной лаборатории (0–4 °C) при 1% фотосинтетически активной радиации (ФАР). Свежеотобранные пробы разбавляли в пропорции 1:5 морской водой той же температуры, полученной из того же слоя воды, сразу после доставки материала в лабораторию. Пробы оставляли на 24 часа для снятия стресса поимки, затем всех мертвых копепод (если таковые имелись) осторожно удаляли пипеткой со дна. Первичную (нативную) пробу в бутылки использовали для эксперимента без первичной сортировки рачков по видам и стадиям, чтобы избежать светового стресса и стресса поимки при разборе живого материала под бинокуляром. Первичную пробу разделяли на аликвоты по 150 мл и осторожно помещали в стеклянные бутылки Pyrex объемом 2.0 л, предварительно заполненные нативной морской водой (400 мл).

Эксперименты проводили при 2 °C (для арктических видов *C. glacialis*, *M. longa*, *T. borealis*) и 4 °C (для эврибионта *O. similis* и аркто-бореальных *Pseudocalanus* spp.) в июле 2019 г., а также при 0 °C в марте 2020 г. (для *C. glacialis* и *M. longa*). Освещенность во всех экспериментах составляла 1% ФАР (сумеречная зона). Температура в эксперименте была установлена в соответствии с температурой воды того слоя, в котором наблюдалась максимальная численность конкретного вида на момент отбора проб. Выполнение исследований в разные сезоны (весной и летом) было предпринято для поиска возможных различий в толерантности к

осмотическому стрессу, связанных со стадией развития копепод. Смертность веслоногих ракообразных изучали при 25.0‰ (контроль, июль 2019 г.), 26.0‰ (контроль, март 2020 г.), 18.0‰ и 15.0‰ (эксперимент, оба сезона). По предварительным данным (Смуров и др., неопубл.), у большинства видов беломорских беспозвоночных, исследованных к настоящему времени, нижний предел толерантности к солености составляет около 18‰, серьезное угнетение жизненных функций наблюдается при 15‰.

В июле 2019 г. были применены три разные экспериментальные схемы: (№ 1) острое разведение от 25‰ до 18/15‰ в 0 ч, проверка в 0 ч, 1 ч, 3 ч, 6 ч, 12 ч и 24 ч.; (№ 2) постепенное разведение от 25‰ до 18/15‰ в 0 ч, 1 ч, 3 ч, 6 ч и 12 ч (проверка в 0 ч, 1 ч, 3 ч, 6 ч, 12 ч и 24 ч); и (№ 3) постепенное разбавление с 25‰ до 18/15‰ в течение пяти дней с проверкой каждые 24 часа (Табл. 1, 2).

В марте 2020 г. из-за небольшого количества живого материала был проведен один хронический эксперимент (№ 3 с некоторыми модификациями): в начале эксперимента было применено одномоментное разведение до 15‰ и 18‰, наблюдения велись пять суток. Во всех экспериментах для разбавления использовали свежую дистиллированную воду (0‰) той же температуры. Чтобы повторить «механический» стресс разбавления и избежать отрицательного влияния фактора ограниченного объема, в контрольные бутылки добавляли аналогичный объем термостатированной морской воды, т. е. в каждой емкости был одинако-

Табл. 1. Схема разведения воды в острых экспериментах. Курсивом выделены значения солености воды (‰) в экспериментальных бутылках в данный момент времени.

Соленость	Время экспозиции, ч					
	0	1	3	6	12	24
Острый эксперимент № 1						
15‰	15	15	15	15	15	15
18‰	18	18	18	18	18	18
Острый эксперимент № 2						
15‰	23	21	19	17	15	15
18‰	24	22.5	21	19.5	18	18

Табл. 2. Схема разведения воды в хроническом эксперименте. Курсивом выделены значения солености воды (‰) в экспериментальных бутылках в данный момент времени.

Соленость	Время экспозиции, ч					
	0	24	48	72	96	120
Хронический эксперимент № 3						
15‰	23	21	19	17	15	15
18‰	24	22.5	21	19.5	18	18

вый определенный объем воды на каждой стадии эксперимента. Для каждой градации фактора солености закладывали три повторности; например, общее количество бутылей в эксперименте № 3 было $45 = 3$ (градации фактора солености) $\times 5$ (дни, проверка ежедневно) $\times 3$ (повторность).

Эксперимент снимали в два этапа. На первом этапе избыток воды осторожно удаляли из бутылки с помощью силиконового шланга; при этом, чтобы избежать потери копепод с током воды, накопник, помещенный в бутылку, закрывали газом с размером ячеек 100 мкм. После уменьшения начального объема примерно до 100 мл остаточное количество воды с рачками анализировали под бинокуляром. Второй этап заключался в подсчете рачков каждого вида и стадии в круглой камере с площадью дна 9.4 см², с нанесенной сеткой (сторона квадрата 0.5 см). Подсчет животных вели на пяти случайно выбранных квадратах (0.5 $\times$ 0.5 см), затем их количество усредняли и пересчитывали на общую площадь камеры. Данная процедура была применена для *Pseudocalanus* spp., *T. borealis* и *O. similis*. Крупные виды веслоногих (*C. glacialis* и *M. longa*) подсчитывали полностью. На этом этапе определяли вид, стадию развития и статус рачка (мертвые, живые, подвергшиеся стрессу). Мертвые животные лежали на дне и не двигались, даже если к ним прикасались пипеткой. Живые – активно плавали и избегали тока воды к пипетке. Животные в состоянии стресса либо двигались слишком медленно по сравнению с другими копеподами того же вида / стадии, либо лежали на дне с антеннами, сложенными вдоль тела, но двигались, если их касалась пипетка. Количество рачков каждого вида / стадии в одной бутылке было не менее 10 экз. для крупных видов веслоногих ракообразных *C. glacialis* и *M. longa* и превышало 30 экз. для мелких (*Pseudocalanus* spp., *T. borealis* и *O. similis*).

Различия между контрольной и экспериментальной группами каждого вида были протестированы по критерию Стьюдента при уровне значимости $p = 0.05$. Значения представлены как среднее $\pm$ стандартное отклонение ($m \pm SD$).

В тексте используются общепринятые сокращения стадий развития копеподита: CI – CV – неполовозрелые копеподиты стадий I–V, CF – самки, CM – самцы.

Результаты

Гидрологические условия в июле 2019 г. и марте 2020 г.

В июле 2019 г. и марте 2020 г. кривые температуры и солености воды на месте отбора проб (Рис. 1) были обычными для сезона (Usov et al., 2013). Как правило, соленость воды в июле 2019 г. варьировала от 25.0 до 27.8‰, а в марте 2020 г. в большей части толщи воды составляла 26.0–

27.1‰, за исключением приповерхностного слоя протяженностью около 1 м, где минимальное значение составляло 4.9‰, постепенно увеличиваясь вдоль этого слоя до нормальных значений.

Концентрация хлорофилла *a* в приповерхностном слое в марте 2020 г. достигала очень высоких значений, превышающих 9 мкг/л, однако в более глубоких слоях этот показатель составлял не более 0.5 мкг/л (Рис. 1 **С**). Таким образом, в пределах сильно распресненного слоя имелась хорошо выраженная линза, богатая пищей, в то время как более глубокие воды характеризовались низкой концентрацией пищи. В июле 2019 г. самая высокая концентрация хлорофилла *a* (4.3 мкг/л) наблюдалась в слое воды 0–15 м, что довольно обычно для летнего периода (Usov et al., 2013).

Реакция копепод на изменение солености воды в эксперименте

Pseudocalanus spp.

Эксперименты проводили в июле 2019 г. с копеподитами CIII – CV стадий, массово представленными в сообществе планктона (552–1644 экз. на повторность). Данные по CIII, CIV и CV в июле были объединены для анализа, поскольку соотношение стадий во всех бутылках было почти одинаковым ($31.4 \pm 2.4\%$, $34.7 \pm 1.1\%$ и $33.4 \pm 2.2\%$ соответственно).

В остром эксперименте № 1 70.1% животных находились в состоянии глубокого стресса после первого часа экспозиции при 15‰. Однако большинству из них был присвоен «живой» статус в следующие два часа (77.8%), а через 6 часов все выжившие рачки двигались нормально. Смертность была низкой (2.2%), но статистически значимой при 15‰ после первого часа воздействия; после 6 ч и 24 ч экспозиции в экспериментальных бутылках (15‰ и 18‰) смертность составляла менее 2% (Рис. 2 **А**). Стоит отметить, что мертвые животные не были обнаружены после 3 ч и 12 ч экспозиции. В остром эксперименте № 2 наблюдалась нулевая смертность на всех этапах эксперимента при всех разведениях и в контроле.

Наиболее выраженная динамика смертности отмечалась в ходе хронического эксперимента № 3. Постепенное и медленное разбавление со скоростью около 2‰ в день, по сравнению с быстрым разведением 2‰ в час (острый эксперимент № 2), привело к нулевой смертности в течение первых 72 часов эксперимента (Рис. 2 **В**). После того как соленость воды достигла 19‰ (при разведении до 15‰) и 21‰ (при разведении до 18‰), смертность составила 2–3% после 24 ч экспозиции. По мере уменьшения солености смертность увеличивалась, достигая примерно 4% при 17‰/19.5‰ (с 3 по 4 день) и превышая 14%, когда соленость снижалась до 15‰ (с 4 по 5 день). Следует отметить, что показатели смертности в кон-

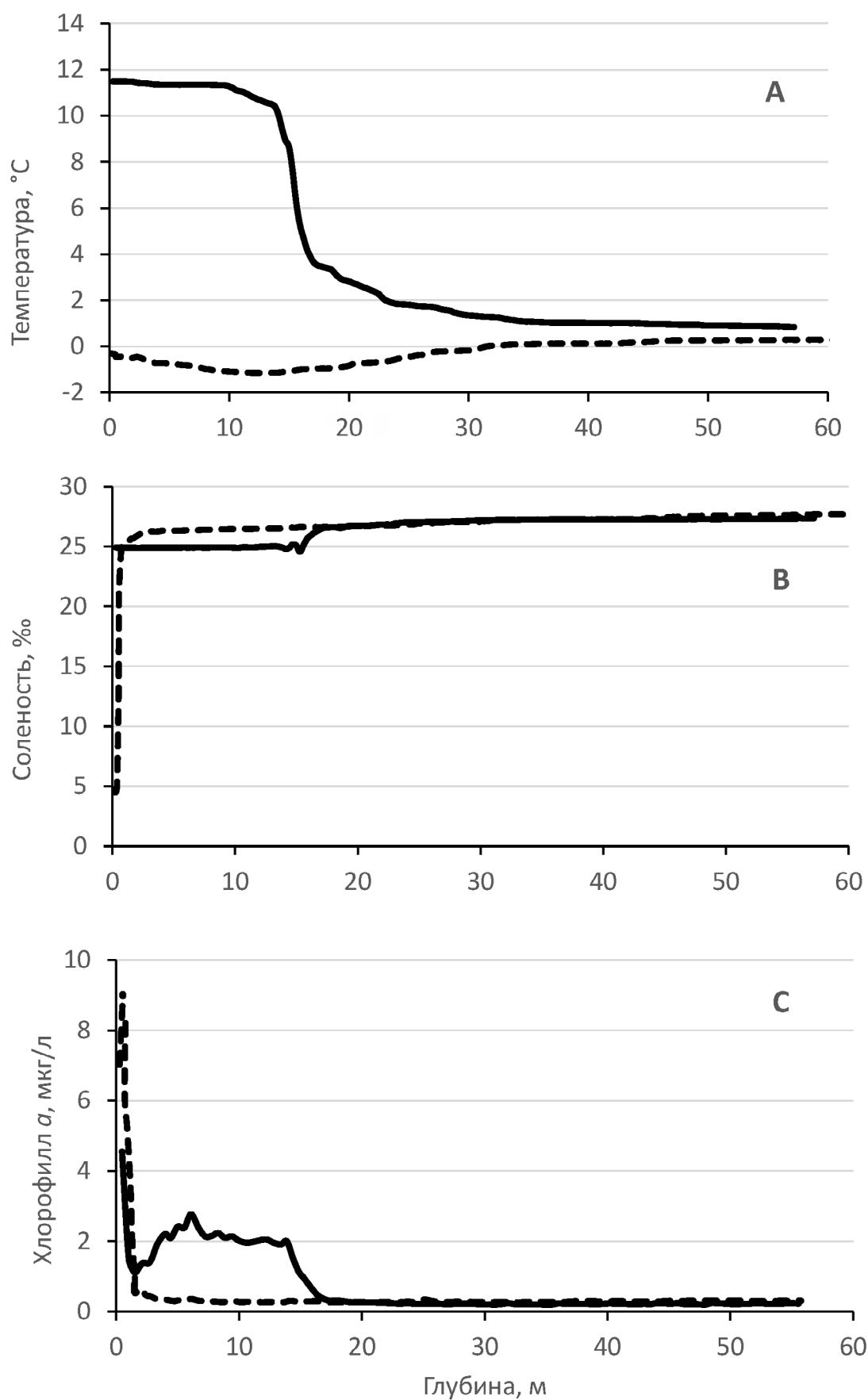


Рис. 1. Температура воды (А), соленость воды (В) и концентрация хлорофилла (С) в июле 2019 г. (сплошная линия) и марте 2020 г. (пунктирная линия) в точке отбора проб.

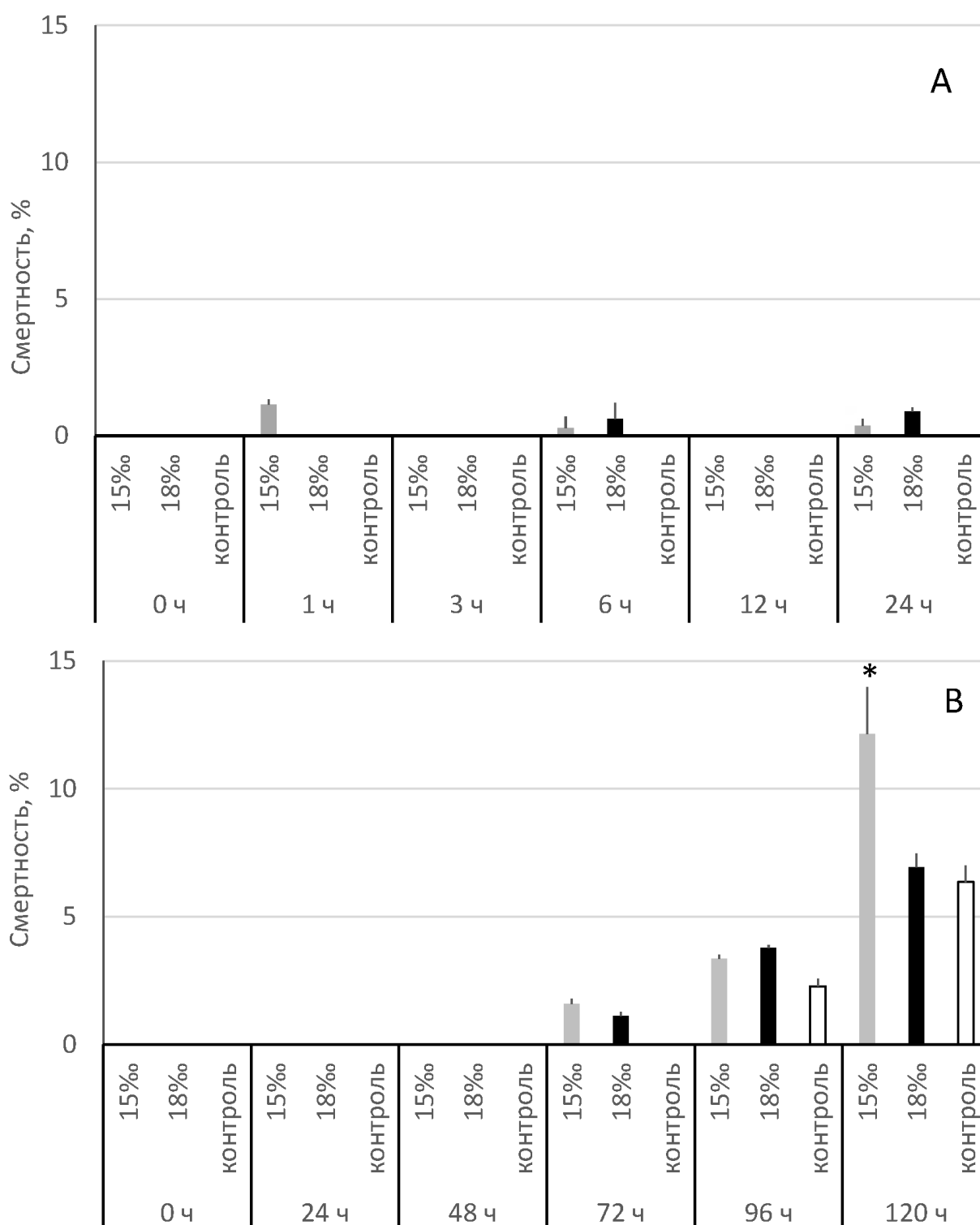


Рис. 2. Смертность *Pseudocalanus* spp. в остром эксперименте № 1 (А) и хроническом эксперименте № 3 (В) в июле 2019 г. Звездочкой (*) обозначены достоверные различия (критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

трольных бутылках на 4 и 5 день были аналогичны наблюдаемым при 18‰ в те же дни: в среднем $3.8 \pm 0.1\%$ и $6.9 \pm 0.6\%$ (18‰, день 4 и день 5) и $2.3 \pm 0.3\%$ и $6.4 \pm 0.5\%$ (контроль, день 4 и день 5).

В марте 2020 г. данный вид веслоногих ракообразных был представлен на месте отбора проб небольшим количеством CV и CF, недостаточным для статистики.

Calanus glacialis

В июле 2019 г. копеподиты CIII составляли большую часть популяции *C. glacialis*. Количество копеподитов на повторность было от 66 до 143. В остром эксперименте № 1 29.8% животных находились в состоянии стресса после первого часа острого воздействия солёности 15‰. Однако большинство из них вернулись в нормальное состояние в течение следующих двух часов (97.3%), и через 6 часов все рачки двигались как обычно. Нулевая смертность наблюдалась в течение 6 часов во всех бутылках (и контроль, и эксперимент), но через 12 ч/24 ч картина резко изменилась, и при 15‰ погибли до 23.5% CIII, а при 18‰ – до 4.0% (Рис. 3 А). В остром эксперименте № 2 наблюдалась 100% выживаемость на протяжении всего эксперимента при всех вариациях солёности, то есть постепенное снижение солёности в течение 12 ч даже до 15‰ не влияло на эту стадию вообще. В хроническом эксперименте № 3 смертность через 5 дней не превышала 6.6% при 18‰ и 7.6% при 15‰, а в контроле данный показатель составлял всего лишь 1.1% (Рис. 3 В).

В марте 2020 г. в хроническом эксперименте № 3 с модификациями (13–18 экз. на повторность) были учтены только самки *Calanus glacialis*, поскольку другие стадии либо отсутствовали (CI – CIII) в сообществе планктона, либо были представлены единичными экземплярами (CIV, CV и CM). Исследуемая когорта (CF) хорошо переносила острое снижение солёности до 18‰: после 48 ч экспозиции смертность составляла 0%, через 72 ч – 42.9%. При 15‰ смертность составила $44.4 \pm 11.0\%$ и $57.1 \pm 17.1\%$ через 24 ч и 48 ч, соответственно; 100% – через 72 ч.

Metridia longa

В июле 2019 г. в пробах присутствовали единичные особи, поэтому их не учитывали в экспериментах. В марте 2020 г. данный вид веслоногих ракообразных был представлен широким спектром различных стадий развития: от копеподитов II (CII) до самок (CF), от 14 до 30 животных каждой стадии на повторность (хронический эксперимент № 3 с модификацией). Младшие копеподиты (CII) были наиболее уязвимы к снижению солёности до 15‰; их смертность составила 100% после 24 часов воздействия (Рис. 4 А). Копеподиты более старших возрастов (CIII, CIV и CV) и самки оказались более толерантны к осмотическому стрессу, их смертность после первого дня экспозиции в 15‰ состав-

ляла в среднем $65.5 \pm 11.9\%$ и варьировалась от 50.0% (самки) до 83.3% (CIV), никогда не достигая 100% за этот период. Особое внимание следует обратить на нулевую смертность для всех стадий при 18‰ в течение первых суток экспозиции. После 48 часов экспозиции при 18‰ все CV и CF были живы, однако смертность среди более ранних стадий развития (CII – CIV) была четко выражена (Рис. 4 В). У всех стадий развития наблюдалась 100% смертность после 72 ч экспозиции при 18‰.

Triconia borealis

В июле 2019 г. анализировали смертность только среди неполовозрелых копеподитов. Эти стадии почти отсутствовали в планктоне в марте 2020 г.; количество CF и CM в пробах как в июле 2019 г., так и в марте 2020 г. также было недостаточным для статистики. В июле 2019 г. на повторность приходилось от 32 до 67 неполовозрелых копеподитов. Все животные погибли (100% смертность) в остром эксперименте № 1 после двух часов экспозиции как при 15‰, так и при 18‰. В хроническом эксперименте № 3 и остром эксперименте № 2 все животные испытывали стресс после постепенного снижения солёности воды ниже 20‰; когда же солёность снизилась до 18‰ и ниже, была зарегистрирована 100% смертность.

Oithona similis

Эксперименты проводили в июле 2019 г. с неполовозрелыми стадиями; в марте 2020 г. объем материала был недостаточен для проведения эксперимента. Число копеподитов на повторность составляло 40–171 экз. В ходе исследований (применялись все три экспериментальные схемы) отмечалась 100% выживаемость *O. similis*, за исключением единичных рачков, погибших после пяти дней постепенного снижения солёности до 15‰ (смертность <1%).

Обсуждение

Толерантность к изменению (снижению) солёности была описана для многих видов морских веслоногих родов *Acartia* (Cervetto et al., 1999; Dutz and Christensen, 2018; Lance, 1963), *Tigriopus* (Damgaard and Davenport, 1994), *Eurytemora* (Karlsson et al. al., 2018; Lee and Petersen, 2002) и *Oithona* (Hansen et al., 2004), населяющих устьевые или прибрежные биотопы. Однако данные об устойчивости к осмотическому стрессу у видов, не распространенных в районах с низкой солёностью, крайне скудны. Наше исследование направлено на изучение реакции (смертности) некоторых видов морских веслоногих ракообразных, которым до сих пор уделялось недостаточно внимания в отношении краткосрочных изменений в окружающей среде (осмотический стресс). Порог 15‰, по-видимому, является критическим для морских мезопелагических копепод, что является более высоким значением по сравнению с 12‰, отмеченным как

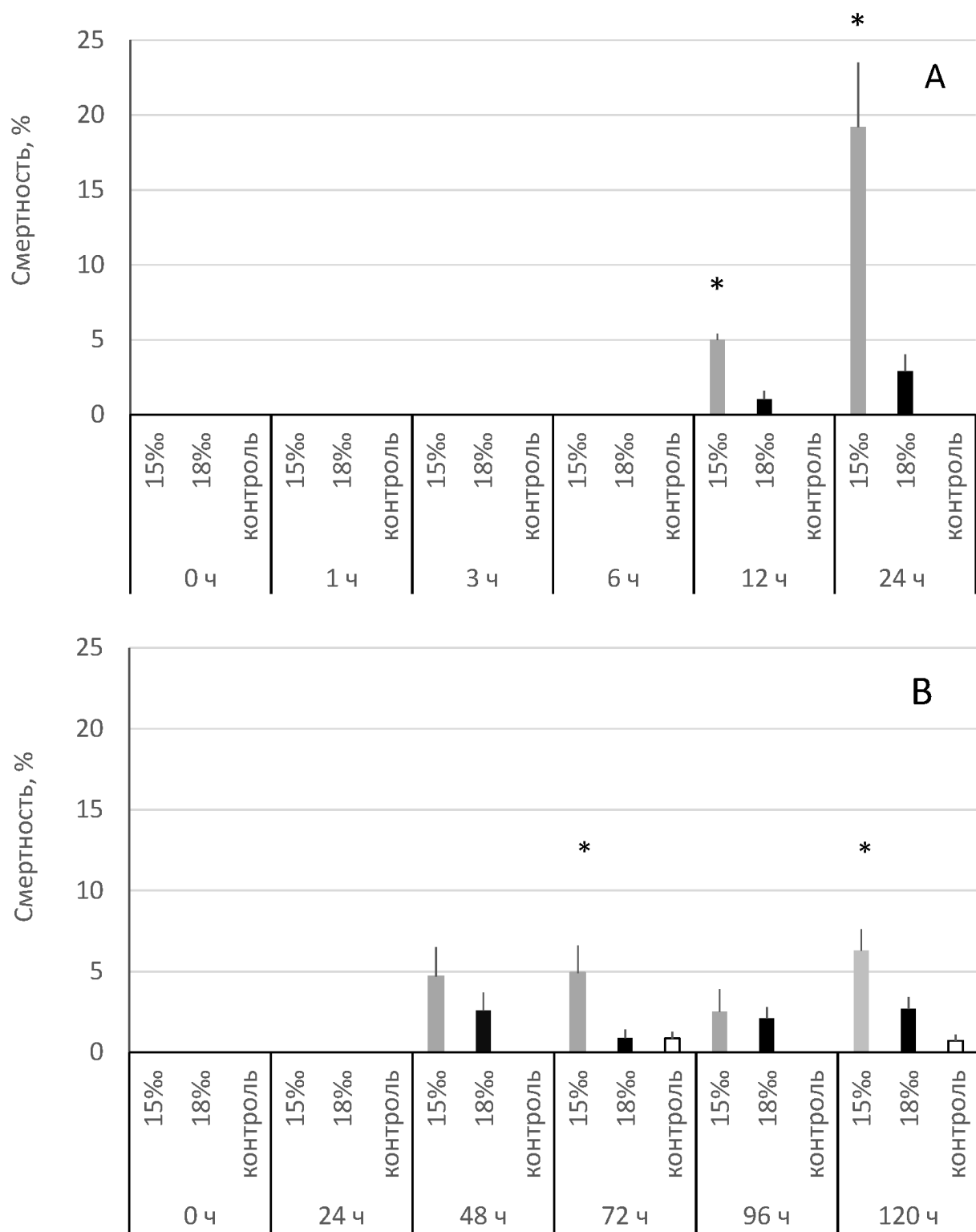


Рис. 3. Смертность *Calanus glacialis* CIII в июле 2019 г. в остром эксперименте № 1 (А) и хроническом эксперименте № 3 (В). Звездочкой (*) обозначены достоверные различия (критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

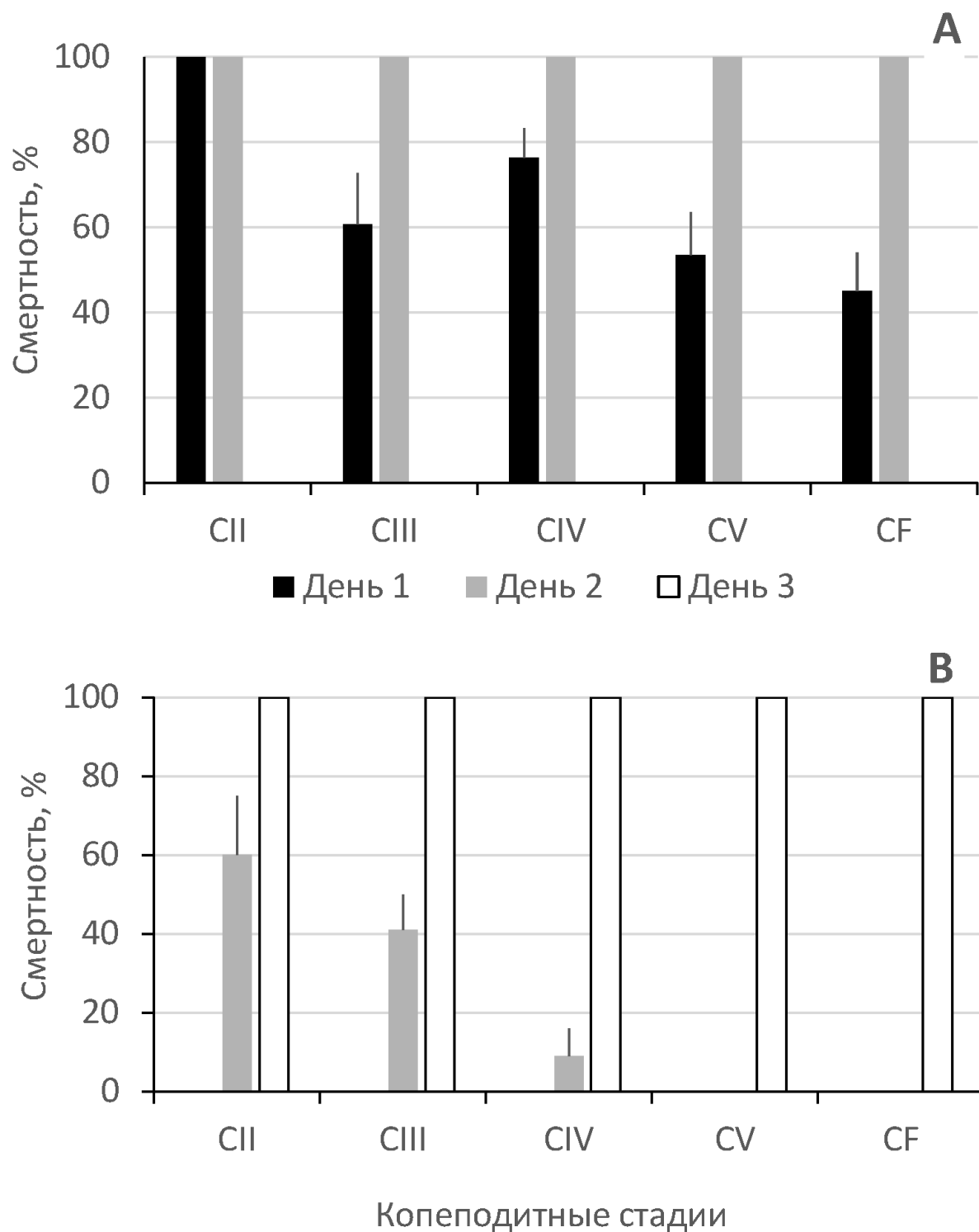


Рис. 4. Смертность различных стадий (CII – CF) *Metridia longa* при 15‰ (А) и 18‰ (Б) в модифицированном хроническом эксперименте № 3, март 2020 г.

критический уровень для многих морских видов (Kinne, 1964). С другой стороны, диапазон солености 15–32‰ формирует естественную границу в Балтийском море для распространения многих представителей морской фауны (Feistel et al., 2008). В целом результаты наших экспериментов совпадают с данными, полученными для других беспозвоночных Белого моря, адаптированных к жизни при более низкой солености (25–28‰) и подверженных воздействию опреснения окружающей среды до 15‰ и 18‰ (Смуров и др., неопубл.: личн. сообщ.).

Толерантность к солености может играть важную роль в биологии веслоногих ракообразных. Устойчивость к широкому диапазону концентраций солей хорошо известна для *Oithona similis*. Реакция данного вида на опреснение в нашем исследовании идеально соответствует его эвригалинным характеристикам (OBIS, 2020). Для этого вида в Белом море отмечается устойчивость к широкому диапазону солености (Дворецкий и Дворецкий, 2011), которая также подтверждается для популяций, обитающих в других частях ареала (Fransz et al., 1991; Hansen et al., 2004; Hubareva and Svetlichny, 2016). Экологически у эвригалинных видов ракообразных больше преимуществ по сравнению со стеногалинными видами тех же родов при расширении их географических ареалов (Marie et al., 2017; Svetlichny and Hubareva, 2014). В связи с этим высокая устойчивость к осмотическому стрессу биологически возможна и в некоторых случаях оправдана для успеха популяции.

Веслоногие ракообразные родов *Calanus* и *Pseudocalanus* размножаются в течение короткого периода, когда значительное количество пищи (например, ледовых водорослей) может быть недоступно из-за его аккумуляции в подледном опресненном слое (Рис. 1); однако, в конечном счете, этот источник пищи для них крайне важен. Если предположить устойчивость копепод к кратковременному снижению солености, то у рачков есть как минимум два способа достижения распресненного слоя. Первый – «направленная миграция», когда копеподы активно мигрируют в этот слой, чтобы кормиться, несмотря на градиент солености. Другой способ заключается в том, что рачки оказываются в этом слое воды случайно во время «скачков», которые у *Calanus* могут достигать 0.5 м (Kjørboe et al., 2010). *Metridia* движется более равномерно даже при физическом воздействии, например, избегая тока воды (собств. данные). Благодаря этому данный вид может воспринимать градиент солености задолго до того, как он достигнет критического уровня, и таким образом избегать его более успешно, чем виды, совершающие резкие скачки в толще воды. Иными словами, *Metridia* не нуждается в развитии механизмов устойчивости к солености, поскольку она может легко избежать водного слоя

с неблагоприятной концентрацией солей. Последнее также подтверждается биологией вида: большинство видов рода *Metridia* склонны обитать на больших глубинах даже во время весеннего цветения фитопланктона (Darnis and Fortier, 2014) и в основном приурочены к мезопелагиали (Padmavati et al., 2004). *Triconia borealis* – еще один вид, который не выносит снижения солености (Auel and Hagen, 2002) и также предпочитает обитать в Белом море в мезопелагиали (Usov et al., 2013). В ходе анализа разницы между реакциями на уменьшение солености эпипелагических (*Calanus* и *Pseudocalanus*) и мезопелагических (*Metridia* и *Triconia*) видов устанавливается очевидная закономерность: вторая группа видов более чувствительна к указанным изменениям, чем первая.

Поиск биохимической и генетической природы устойчивости к осмотическому стрессу, наблюдаемой у «настоящих морских» видов, выходит за рамки настоящего исследования. Однако следует учитывать период эволюции Белого моря, длящийся около 6000 лет. Это означает, по крайней мере, 6000 поколений для видов, характеризующихся однолетним жизненным циклом, что достаточно для изменений на генетическом уровне (Barrera-Morena et al., 2015; Peijnenburg and Goetze, 2013), позволяющих адаптироваться к обитанию при более низкой солености, чем в соседнем Баренцевом море, где диапазон солености характеризуется как океанический (Lind et al., 2016; Smedsrud et al., 2010). Предполагается, что современное Белое море изначально сформировалось как бассейн с двумя различными водными массами (Наумов, 2006), что предполагает два совершенно разных способа становления здесь сообществ зоопланктона. По-видимому, мезопелагические виды (*Metridia longa* и *Triconia borealis*) могли быть изначально принесены в Белое море предшественником Дерюгинского течения, с которым пришла часть арктической фауны из Баренцева моря (Наумов, 2006), в основном обитающая в холодных глубинных водах. Последнее, в свою очередь, могло замедлить развитие генетических адаптаций у этих видов для жизни при более низкой солености. Остается открытым вопрос, только ли эпипелагические морские копеподы Белого моря могут успешно справляться с уменьшением солености, или же эта черта присуща другим видам данных родов в сезонно замерзающих морях.

Интересна быстрая акклимация копепод к резкому снижению солености в острых экспериментах, например, у видов *Pseudocalanus*, когда большинство рачков начинали нормально двигаться уже после 2 часов экспозиции. Этот период соответствует времени, наблюдаемому у разных групп ракообразных, подвергшихся острому осмотическому стрессу. В частности, сообщается о значительном повышении экспрессии мРНК

белка теплового шока (БТШ) после получаса осмотического стресса у американского лобстера *Homarus americanus* (Chang, 2005) и воздействия низкой солености у тихоокеанской белой креветки *Litopenaeus vannamei* в течение часа (Huang et al., 2018). Наибольшая скорость экспрессии стрессовых белков обнаружена через 3–6 ч у илового краба *Scylla paramamosain* под воздействием низкой солености (Huang et al., 2019). Высокая дифференциальная экспрессия генов при осмотическом стрессе наблюдается у креветок *Palaemon longirostris* и *P. macrodactylus* (Marie et al., 2017), но, к сожалению, авторы не указали время экспозиции. Тем не менее, определенная толерантность к снижению солености, поддерживаемая быстрым транскриптомным ответом, по-видимому, характерна для многих ракообразных.

В Белом море и, в частности, в районе исследования относительно недавно были найдены два родственных вида *Pseudocalanus*, которые неразличимы на неполовозрелых стадиях (Markhaseva et al., 2012). Это, по сути, открывает два возможных способа трактовки результатов по устойчивости к солености, полученных для *Pseudocalanus* spp. в нашей работе. Первое объяснение состоит в том, что *P. minutus* не выдерживает распреснения, поэтому все погибшие особи в пуле *Pseudocalanus* spp. принадлежат к этому виду, и, таким образом, показатели смертности различаются для двух видов. Это объяснение довольно привлекательно, однако пока данные о соотношении видов в районе исследования отсутствуют. Другая версия состоит в том, что у обоих видов исторически сложилась определенная толерантность к низкой солености, поскольку оба вида ведут эпипелагический образ жизни и обитают на большой площади прибрежных вод в Белом море, которое в целом является прибрежным морем (Berger et al., 2001). Последнее предположение подтверждается различными диапазонами допустимых значений солености для устьевых, прибрежных и морских видов фитопланктона (Brand, 1984). В приведенном исследовании диапазоны толерантности устьевых и океанических видов соответствовали условиям их обитания, однако большинство прибрежных видов могли переносить соленость гораздо более низкого уровня, чем наблюдаемая в их местообитаниях (Brand, 1984). Мы предполагаем, что эпипелагические копеподы также могут иметь определенную степень «скрытой» устойчивости к колебаниям солености, так что при необходимости реакция на изменение условий среды может развиваться довольно быстро. Быстрый отбор при хроническом осмотическом стрессе был обнаружен у литоральных копепод *Tigriopus californicus* уже после пяти поколений, подвергшихся воздействию высокой / низкой солености (Kelly et al., 2016). У рыб показатели генетической диверсификации были выше в пресной воде, чем в морской

(Bloom et al., 2013). Кроме того, сообщается о значительном взаимодействии генотипа с окружающей средой в онтогенезе веслоногих ракообразных *Eurytemora affinis*, населяющих солоноватые и гиперсоленые воды (Lee and Petersen, 2002). Данные примеры вместе с результатами нашего исследования могут послужить отправной точкой для последующего изучения генетической природы устойчивости к осмотическому стрессу у веслоногих ракообразных различных экологических групп, населяющих одну биотическую область (realm).

Недостаточность данных об устойчивости к осмотическому стрессу на разных стадиях постэмбрионального развития одного и того же вида веслоногих ракообразных, что характерно для *M. longa* в нашем исследовании, также требует пристального внимания. До настоящего времени исследования на веслоногих ракообразных были сосредоточены либо на их эмбриональных стадиях (Charmantier and Charmantier-Daures, 2001), либо на половозрелых стадиях (Calliari et al., 2019; Dutz and Christensen, 2018). Исключение составляет *Eurytemora affinis* из Балтийского моря (Karlsson et al., 2018). Данные о различных реакциях на осмотический стресс в онтогенезе имеются для изопод (Charmantier и Charmantier-Daures, 1994), креветок (Torres et al., 2011; Vázquez et al., 2016) и крабов (Charmantier et al., 1998; de Jesus de Brito Smith et al., 2012). Очевидно, для оценки возможной динамики адаптаций на протяжении жизни веслоногого рачка требуется комплексный подход, применяемый до сих пор для других ракообразных.

Выводы

В целом наше исследование рассматривает одно из проявлений стратегии жизненного цикла вида, а именно – использование доступных ресурсов с наибольшей эффективностью, особенно когда максимум пищи ограничен во времени и необходим для успеха популяции. Эпипелагические виды морских веслоногих рачков, зависящих от сезонного пика пищи (*C. glacialis* и *Pseudocalanus* spp.) (Conover et al., 1986; Durbin and Casas, 2014), похоже, вполне успешно переносят кратковременное, а иногда и долгосрочное значительное снижение солености. Виды, относящиеся к мезопелагическим (*T. borealis* и *M. longa*), жизненные циклы которых не привязаны к весеннему / летнему цветению фитопланктона с последующим пиком численности микропланктона (Кособокова и Перцова, 2012; Padmavati et al., 2004), демонстрируют наименьшую толерантность к снижению солености.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке Госзадания «Динамика структуры и функционирования экосистем Белого моря и прилегающих арктических морей» (рег. AAAA-A19-119022690122-5).

Благодарности

Выражаем особую благодарность анонимным рецензентам за комментарии, которые помогли улучшить рукопись.

Соблюдение этических стандартов

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Работа с животными. Все применимые международные, национальные и / или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Список литературы

- Дворецкий, В.Г., Дворецкий, А.Г., 2011. Биология и роль *Oithona similis* в зоопланктоне морей Арктики. Кольский научный центр РАН, Апатиты, Россия, 349 с.
- Кособокова, К.Н., Перцова, Н.М., 2012. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. В: Лисицын, А.П. (ред.), *Система Белого моря. Т. II. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера*. Научный Мир, Москва, Россия, 640–674.
- Наумов, А.Д., 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, 367 с.
- Прыгункова, Р.В., 1974. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря. В: Скарлато, О.А. (ред.), *Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Исследования фауны морей*. Наука, Ленинград, СССР, 4–55.
- Auel, H., Hagen, W., 2002. Mesozooplankton community structure, abundance and biomass in the central Arctic Ocean. *Marine Biology* **140**, 1013–1021. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0775-4>
- Barrera-Moreno, O.A., Ciro-Pérez, J., Ortega-Mayagoitia, E., Alcántara-Rodríguez, J.A., Piedra-Ibarra, E., 2015. From local adaptation to ecological speciation in copepod populations from neighboring lakes. *PloS One* **10** (4), e0125524. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125524>
- Berger, V., Dahle, S., Galaktionov, K., Kosobokova, X., Naumov, A., Rat'kova, T., Savinov, V., Savinova, T., 2001. White Sea. Ecology and Environment. Derzhavets Publisher, St-Petersburg – Tromsø, Russia – Norway, 157 p.
- Berger, V., Naumov, A., Zubaha, M., Usov, N., Smolyar, I., Tatusko, R., Levitus, S., 2003. 36-Year Time Series (1963–1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea. *International Ocean Atlas and Information Series. V. 7*. St-Petersburg – Washington, Silver Springs, 362 p.
- Bloom, D., Weir, J., Piller, K., Lovejoy, N., 2013. Do freshwater fishes diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analyses and molecular phylogenetics of New World silversides (Atherinopsidae). *Evolution* **67** (7), 2040–2057. <https://doi.org/10.1111/evo.12074>
- Brand, L., 1984. The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **18** (5), 543–556. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(84\)90089-1](https://doi.org/10.1016/0272-7714(84)90089-1)
- Calliari, D.L., Espinosa, N., Martínez, M., Rodríguez-Graña, L.M., 2019. Salinity regulation of copepod egg production in a large microtidal estuary. *Brazilian Journal of Oceanography* **67**, e19267. Epub October 03, 2019. <https://dx.doi.org/10.1590/s1679-87592019026706708>
- Cervetto, G., Gaudy, R., Pagano, M., 1999. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **239** (1), 33–45. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00023-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00023-4)
- Chang, E.S., 2005. Stressed-out lobsters: Crustacean hyperglycemic hormone and stress proteins. *Integrative and Comparative Biology* **45** (1), 43–50. <https://doi.org/10.1093/icb/45.1.43>
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., 1994. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the isopod crustacean *Sphaeroma serratum*. *Marine Ecology Progress Series* **114**, 93–102. <https://www.int-res.com/articles/meps/114/m114p093.pdf>
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., 2001. Ontogeny of osmoregulation in crustaceans: the embryonic phase. *American Zoologist* **41** (5), 1078–1089. <https://doi.org/10.1093/icb/41.5.1078>
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., Anger, K., 1998. Ontogeny of osmoregulation in the grapsid crab *Armases miersii* (Crustacea, Decapoda). *Marine Ecology Progress Series* **164**, 285–292.
- Conover, R.J., Herman, A.W., Prinsenberg, S.J., Harris L.R., 1986. Distribution of and feeding by the copepod *Pseudocalanus* under fast ice during the Arctic spring. *Science* **232** (4755), 1245–1247. <https://doi.org/10.1126/science.232.4755.1245>

- Daase, M., Søreide, J., Martynova, D., 2011. Effects of food quality and food concentration on naupliar development of *Calanus glacialis* at sub-zero temperatures. *Marine Ecology Progress Series* **429**, 111–124. <https://doi.org/10.3354/meps09075>
- Damgaard, R.M., Davenport, J., 1994. Salinity tolerance, salinity preference and temperature tolerance in the high-shore harpacticoid copepod *Tigriopus brevicornis*. *Marine Biology* **118**, 443–449. <https://doi.org/10.1007/BF00350301>
- Darnis, G., Fortier, L., 2014. Temperature, food and the seasonal vertical migration of key arctic copepods in the thermally stratified Amundsen Gulf (Beaufort Sea, Arctic Ocean). *Journal of Plankton Research* **36** (4), 1092–1108. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu035>
- Durbin, E.G., Casas, M.C., 2014. Early reproduction by *Calanus glacialis* in the Northern Bering Sea: the role of ice algae as revealed by molecular analysis. *Journal of Plankton Research* **36** (2), 523–541. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt121>
- Dutz, J., Christensen, A.M., 2018. Broad plasticity in the salinity tolerance of a marine copepod species, *Acartia longiremis*, in the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* **40** (3), 342–355. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby013>
- Feistel, R., Feistel, S., Nausch, G., Szaron, J., Łysiak-Pastuszek, E., Ærtebjerg, G., 2008. BALTIC: Monthly Time Series 1900–2005. In: Feistel, R., Nausch, G., Wasmund, N. (eds.), *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952–2005: A Detailed 50-Year Survey of Meteorology and Climate, Physics, Chemistry, Biology, and Marine Environment*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, USA, 311–336. <https://doi.org/10.1002/9780470283134.ch11>
- Fransz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C., Krause, M., 1991. The zooplankton of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **28** (1–2), 1–52. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(91\)90003-J](https://doi.org/10.1016/0077-7579(91)90003-J)
- Gradinger, R., 2009. Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **56** (17), 1201–1212. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.10.016>
- Hansen, F., Möllmann, C., Schütz U., Hinrichsen, H.-H., 2004. Spatio-temporal distribution of *Oithona similis* in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea). *Journal of Plankton Research* **26** (6), 659–668. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh061>
- Hirche, H.-J., Bohrer, R.N., 1987. Reproduction of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. *Marine Biology* **94**, 11–17. <https://doi.org/10.1007/BF00392894>
- Huang, W., Li, H., Cheng, C., Ren, C., Chen, T., Jiang, X., Cheng, K., Luo, P., Hu, C., 2018. Analysis of the transcriptome data in *Litopenaeus vannamei* reveals the immune basis and predicts the hub regulation-genes in response to high-pH stress. *PLOS One* **13** (12): e0207771. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207771>
- Huang, H., Huang, C., Guo, L., Zeng, C., Ye, H., 2019. Profiles of calreticulin and Ca²⁺ concentration under low temperature and salinity stress in the mud crab, *Scylla paramamosain*. *PLOS One* **14** (7): e0220405. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220405>
- Hubareva, E., Svetlichny, L., 2016. Copepods *Oithona similis* and *Oithona davisae*: Two strategies of ecological–physiological adaptation in the Black Sea. *Oceanology* **56**, 241–247. <https://doi.org/10.1134/S0001437016020089>
- de Jesus de Brito Simith, D., de Souza, A.S., Maciel, C.R., Abrunhosa, F.A., Diele, K., 2012. Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. *Helgoland Marine Research* **66**, 77–85. <https://doi.org/10.1007/s10152-011-0249-0>
- Karlsson, K., Puiac, S., Winder, M., 2018. Life-history responses to changing temperature and salinity of the Baltic Sea copepod *Eurytemora affinis*. *Marine Biology* **165** (2), 30. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3279-6>
- Kelly, W.M., DeBiasse, M.B., Villela, V.A., Roberts, H.L., Cecola, C.F., 2016. Adaptation to climate change: trade-offs among responses to multiple stressors in an intertidal crustacean. *Evolutionary Applications* **9** (9), 1147–1155. <https://doi.org/10.1111/eva.12394>
- Kinne, O., 1964. Non-genetic adaptation to temperature and salinity. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **9**, 433–458. <https://doi.org/10.1007/BF01610056>
- Kjørboe, T., Andersen, A., Langlois, V., Jakobsen, H., 2010. Unsteady motion: escape jumps in planktonic copepods, their kinematics and energetics. *Journal of the Royal Society Interface* **7** (52), 1591–1602. <https://doi.org/10.1098/rsif.2010.0176>

- Lance, J., 1963. The salinity tolerance of some estuarine planktonic copepods. *Limnology and Oceanography* **8** (4), 440–449. <https://doi.org/10.4319/lo.1963.8.4.0440>
- Lee, C., Petersen, H.C., 2002. Genotype-by-environment interaction for salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology* **75** (4), 335–344. <https://doi.org/10.1086/343138>
- Lind, S., Ingvaldsen, R.B., Furevik, T., 2016. Arctic layer salinity controls heat loss from deep Atlantic layer in seasonally ice-covered areas of the Barents Sea. *Geophysical Research Letters* **43**, 5233–5242. <https://doi.org/10.1002/2016GL068421>
- Lischka, S., Hagen, W., 2005. Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biology* **28**, 910–921. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0017-1>
- Ludvigsen, M., Berge, J., Geoffroy, M., Cohen, J.H., De La Torre, P.R., Nornes, S.M., Singh, H., Sørensen, A.J., Daase, M., Johnsen, G., 2018. Use of an autonomous surface vehicle reveals small-scale diel vertical migrations of zooplankton and susceptibility to light pollution under low solar irradiance. *Science Advances* **4** (1), eaap9887. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aap9887>
- Marie, A.D., Smith, S., Green, A.J., Rico, C., Lejeune, C., 2017. Transcriptomic response to thermal and salinity stress in introduced and native sympatric *Palaemon carideus* shrimps. *Scientific Reports* **7**, 13980. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13631-6>
- Markhaseva, E.L., Abramova, A.A., Mingazov, N.D., 2012. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea: Copepoda) from the White Sea. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* **316** (1), 57–70.
- Nicolajsen, H., Møhlenberg, F., Kiørboe, T., 1983. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: Diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Øresund. *Ophelia* **22**, 15–31. <https://doi.org/10.1080/00785326.1983.10427222>
- OBIS, 2020. Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Интернет-ресурс. URL: www.iobis.org (дата обращения: 05.04.2020).
- Padmavati, G., Ikeda, T., Yamaguchi, A., 2004. Life cycle, population structure and vertical distribution of *Metridia* spp. (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region (NW Pacific Ocean). *Marine Ecology Progress Series* **270**, 181–198. <https://doi.org/10.3354/meps270181>
- Peijnenburg, K.T., Goetze, E., 2013. High evolutionary potential of marine zooplankton. *Ecology and evolution* **3** (8), 2765–2781. <https://doi.org/10.1002/ece3.644>
- Rahlff, J., Peters, J., Moyano, M., Pless, O., Clausen, C., Peck, M.A., 2017. Short-term molecular and physiological responses to heat stress in neritic copepods *Acartia tonsa* and *Eurytemora affinis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **203**, 348–358. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.11.001>
- Razouls, C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux, N., 2005–2020. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Sorbonne University, CNRS. Интернет-ресурс. URL: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en> (дата обращения: 23.04.2020).
- Renz, J., Hirche, H.-J., 2006. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. *Marine Biology* **148**, 567–580. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0103-5>
- Renz, J., Peters, J., Hirche, H.-J., 2007. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: II. Reproduction, growth and secondary production. *Marine Biology* **151**, 515–527. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn016>
- Runge, J.A., Ingram, R.G., 1991. Under-ice feeding and diel migration by the planktonic copepods *Calanus glacialis* and *Pseudocalanus minutus* in relation to the ice algal production cycle in southeastern Hudson Bay, Canada. *Marine Biology* **108**, 217–225. <https://doi.org/10.1007/BF01344336>
- Smedsrud, L.H., Ingvaldsen, R., Nilsen, J.E.Ø., Skagseth, Ø., 2010. Heat in the Barents Sea: transport, storage, and surface fluxes. *Ocean Science* **6**, 219–234. <https://doi.org/10.5194/os-6-219-2010>
- Svetlichny, L., Hubareva, E., 2014. Salinity tolerance of alien copepods *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in the Black Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **461**, 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.08.012>

- Torres, G., Giménez, L., Anger, K., 2011. Growth, tolerance to low salinity, and osmoregulation in decapod crustacean larvae. *Aquatic Biology* **12** (3), 249–260. <https://www.int-res.com/articles/ab2011/12/b012p249.pdf>
- Tourangeau, S., Runge, J.A., 1991. Reproduction of *Calanus glacialis* under ice in spring in southeastern Hudson Bay, Canada. *Marine Biology* **108**, 227–233. <https://doi.org/10.1007/BF01344337>
- Usov, N., Kutcheva, I., Primakov, I., Martynova, D., 2013. Every species is good in its season: Do the shifts in the annual temperature dynamics affect the phenology of the zooplankton species in the White Sea? *Hydrobiologia* **706**, 11–33. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1435-z>
- Vázquez, M.G., Bas, C.C., Spivak, E.D., 2016. Ontogeny of salinity tolerance in the invasive shrimp *Palaemon macrodactylus* (Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* **36** (2), 214–219. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002410>
- WoRMS, 2020. World Register of Marine Species. Интернет-ресурс. URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 23.04.2020). <https://doi.org/10.14284/170>

Response of planktonic copepods of the White Sea to the water salinity changes in acute and chronic experiments

Daria M. Martynova^{1*}, Yury V. Ivankovich^{2**}

¹ White Sea Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, University emb. 1, St. Petersburg, 199034 Russia

² Murmansk State Technical University, ul. Sportivnaya 13, Murmansk, 183010 Russia

*daria.martynova@gmail.com

**yuriivankovich@gmail.com

In the White Sea, planktonic copepods *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp., *Triconia borealis*, and *Metridia longa* are usually not considered as tolerant to the water salinity decrease, and *Oithona similis* is generally attributed to the euryhaline species. However, the life cycle of the first two genera includes active feeding during the spring ice melting, when a large part of their food sources are concentrated in the upper water layer characterized by salinity less than 18‰. *M. longa* and *T. borealis* are considered to be deep-dwelling species; the first one reproduces in autumn and thus relies on the spring phytoplankton bloom the least, the second spawns in spring in deep water layers; however, they are both found in the productive (photic) layer during this season. In order to study if these copepods can use food-rich freshened water layers to get enough energy for growth and reproduction, a series of experiments were performed in July 2019 and March 2020, including chronic and acute ones. The copepod mortality was analyzed at 25‰ or 26‰ (control), 18‰ and 15‰ (experiment). Surprisingly, *C. glacialis* and *Pseudocalanus* spp. stood the salinity decrease with minor mortality rates ranging from 0 up to $1.1 \pm 0.2\%$ in short-term 24-h experiments. The mortality rate in these species was the highest after five days of gradual water freshening down to 15‰ ($12.1 \pm 1.8\%$), while the mortality rate was half as much in control vials at 25/26‰ and at 18‰ ($6.4 \pm 0.5\%$ and $6.9 \pm 0.6\%$, respectively). *T. borealis* was the most stenohaline species, exhibiting the 100% mortality rate already at 18‰ after 2 hours of exposure. *M. longa* did not tolerate the salinity stress at 15‰, reaching 100% mortality in 24 h. *O. similis* tolerated the salinity decrease well and thus exhibited euryhaline features as reported for this species in different areas of its range.

Keywords: salinity tolerance, epipelagic copepods, mesopelagic copepods, *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Metridia*, *Triconia*, *Oithona*