

УДК 551.465

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ КОПЕПОД РОДА *PSEUDOCALANUS* В БЕЛОМ МОРЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

© 2016 г. Е. А. Ершова^{1,2}, К. Н. Кособокова¹, О. В. Воробьева³¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия²Университет Аляски, Фэрбэнкс, США³Московский государственный университет им. Ломоносова, Биологический факультет, Россия

e-mail: xkosobokova@ocean.ru

Поступила в редакцию 16.11.2015 г.

После доработки 20.01.2016 г.

Экспериментальным путем исследовано изменение интенсивности продукции яиц двумя беломорскими видами копепод рода *Pseudocalanus* — *P. acuspes* и *P. minutus* при различных температурных режимах (0°, 3°, 6°, 9° и 12°C). У бореального *P. acuspes* (выборка >650 экз.) интенсивность размножения постепенно увеличивалась во всем исследованном диапазоне температур. У самок этого вида, помещенных в экспериментальные условия в начале и середине лета, были также отмечены существенные различия в уровне продукции яиц и реакции на температуру. Исследованная выборка арктического *P. minutus* была меньше из-за его редкой встречаемости в период исследований. Однако полученные для этого вида результаты позволяют считать, что интенсивность его размножения возрастает в интервале от 0 до 3°C с 3.3 до 8.5% веса самки⁻¹ сут⁻¹ и резко снижается при температуре 9°C, при которой вид чувствует себя угнетенно. Полученные результаты свидетельствуют о том, что у близкородственных сосуществующих холодноводных видов рода *Pseudocalanus*, и даже у разных генераций одного вида, может наблюдаться разная реакция на изменения температуры среды.

DOI: 10.7868/S0030157416040031

ВВЕДЕНИЕ

Каляноидные копеподы рода *Pseudocalanus* играют важную роль в планктонных сообществах арктических и бореальных шельфовых морей, часто доминируя в них по численности, и составляя существенную долю биомассы зоопланктона [3, 13, 15]. Несмотря на небольшой размер этих рачков, их массовость и высокая интенсивность размножения [19] обеспечивают им важное место среди вторичных продуцентов в этих регионах.

В настоящее время описано 7 видов, принадлежащих к роду *Pseudocalanus* [16]; в одном и том же регионе часто сосуществует несколько видов этого рода. В Белом море исторически был зарегистрирован всего один вид, который все исследователи долгое время относили к *Pseudocalanus elongatus* [5, 6, 8, 9]. В 1981 г. по результатам сезонных наблюдений за размерной структурой и возрастным составом *Pseudocalanus* в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море) была предложена расшифовка его жизненного цикла [5]. Несколько позднее, после выхода новых работ по систематике рода [1, 16], оказалось, что беломорский вид принадлежит к *P. minutus* [7]. В дальнейшем некоторые различия в морфологии

одновременно встречающихся в планктоне взрослых рачков позволили предположить, что в Белом море встречается не один, а два вида рода [2]. Проведенное недавно детальное изучение морфологии взрослых особей беломорского псевдокалянуса с использованием критериев, предложенных в работе Фроста [16] позволило заключить, что в Кандалакшском заливе Белого моря действительно сосуществуют два вида, *P. acuspes* и *P. minutus* [23]. К сожалению, из-за морфологического сходства ранних стадий их развития рутинные методы обработки проб зоопланктона не позволяют определять до вида их молодь в местах их совместного обитания. Поэтому соотношение этих двух видов в планктонных сообществах, особенности сезонной динамики их обилия, пространственного распределения и экологии остаются в Белом море не изученными. Некоторые шаги в направлении изучения их экологии, однако, могут быть предприняты уже сегодня путем экспериментального изучения их размножения и оценки вторичной продукции каждого из них, так как морфологические критерии позволяют различать их взрослых особей [16].

Так как копеподы прекращают рост по достижении взрослого состояния, оценка их дальнейшей продукции может быть получена, в частности, путем измерения продукции яиц самками. Хорошо известно, что температура напрямую влияет на продукцию яиц, так как размер взрослых особей является обратной функцией температуры [20], а размер яйцевой кладки, в свою очередь, зависит от размера особи [19, 24]. Кроме того, время развития яиц и вылупления из них науплиусов напрямую зависит от температуры [22]. Известно также, что разные виды по-разному реагируют на повышение температуры в зависимости от их экологических предпочтений [4, 20].

В настоящей работе проведено изучение влияния температуры на продукцию яиц двумя беломорскими видами рода *Pseudocalanus* с целью исследования их реакции на возможные изменения температурного режима в районах их обитания в условиях наблюдающегося и прогнозируемого изменения климата.

МЕТОДЫ

Исследования проводили на Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова с июня по сентябрь 2014 г. Живой планктон для отбора взрослых самок рода *Pseudocalanus* собирали в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря в районе с глубинами 100 м. Ловы проводили тотально сетью Джели с ячейей 180 мкм до глубины ~ 90 м. Материал собирали дважды в период с 25 по 28 июня и дважды в период с 26 по 29 июля. Эксперименты по определению скорости продукции яиц проводили в условиях избыточного питания после акклиматизации животных к различным температурным режимам в диапазоне от 0° до +12°C. Было проведено два цикла экспериментов: с 25 июня по 20 июля 2014 г. (“весенний цикл”) и с 21 июля по 12 августа 2014 г. (“летний цикл”).

В июне в районе исследований температура воздуха не превышала 15°C, а температура поверхностного слоя воды 0–20 м составляла 8–10°C. В июле, когда особей *Pseudocalanus* отлавливали для второго цикла экспериментов, температура воздуха уже составляла 25–30°C, а температура поверхностного слоя воды достигала 16°C. На глубине 10–15 м наблюдался резкий термоклин, ниже которого температура резко падала до 3–5°C (Пантюлин, устное сообщение).

Взрослых самок *Pseudocalanus* инкубировали при пяти температурных режимах: 0°, 3°, 6°, 9° и 12°C в термостатируемых камерах. Температуру в них измеряли с помощью регистраторов температуры воды НОВО Tidbit v2; ее колебания в течение периода наблюдений составляли не более ±2°C. Перед началом экспериментов рачков по-

мещали по 30 экз в сосуды объемом 700 мл и акклиматизировали к заданной температуре и режиму питания в течение семи дней. Акклиматизацию к самой высокой температуре 12°C проводили постепенно, повышая температуру воды на 3 градуса каждые сутки. Воду в сосудах перемешивали 2–3 раза в сутки для предотвращения оседания водорослей кормовой смеси на дно сосуда.

По прошествии семи дней рачков по одному пересаживали в сосуды объемом 70 мл со свежей пищевой средой и контролировали появление у них яйцевых мешков. Сосуды проверяли два раза в сутки, регистрируя состояние животных и появление у них новых кладок. Время откладки яиц отмечали с точностью до 12 часов.

В первом цикле экспериментов при каждой температуре содержали по 100 рачков (всего ~500 рачков, преимущественно *P. acuspes*), во втором – по 50 рачков (~250 рачков двух видов). Так как взрослые самки двух исследуемых видов были представлены в планктоне в неравных пропорциях (в соотношении примерно 20 самок *P. acuspes* : 1 самку *P. minutus*), и пропорция *P. minutus* начала повышаться только в конце лета, результаты по последнему виду представлены только во втором цикле экспериментов при трех температурах (0, 6, 9°C). Смертность *P. minutus* в экспериментальных условиях составляла 30–40%, что осложняло работу с этим видом.

Кормовая смесь состояла из замороженных водорослей *Isochrysis galbana* и *Pavlova* sp. (промышленная культура), а также живой культуры *Rhodomonas salina*, которую выращивали при режиме с чередованием 16 ч освещения и 8 ч темноты в среде F/2 при температуре 18–20°C. Соотношение культур составляло 9 : 9 : 1 (по содержанию С орг. мл⁻¹) в первом цикле экспериментов и 3 : 3 : 1 во втором цикле. Концентрацию кормовой смеси доводили до ~0.4 мг С мл⁻¹, что по литературным данным [1] значительно превышает концентрацию, лимитирующую продукцию копепод этого рода. Смесь добавляли в морскую воду, профильтрованную через фильтр с размером ячеек 5 мкм. Каждые 3–4 дня воду и пищевую смесь в экспериментальных сосудах заменяли на свежие.

В первом цикле экспериментов новые кладки отделяли от самок и помещали их в чашки объемом 20 мл при той же температуре, при которой инкубировали самок. Самок фиксировали в 4% формалине. При каждой температуре контролировали вылупление 10–15 кладок. Каждую кладку проверяли два раза в сутки, подсчитывая число вылупившихся науплиев и число погибших яиц. Во втором цикле экспериментов за вылуплением яиц не наблюдали, но в первые три дня эксперимента новые яйцевые мешки аккуратно отделяли от самок, а самих самок помещали обратно в экспериментальную емкость, ожидая вторую кладку.

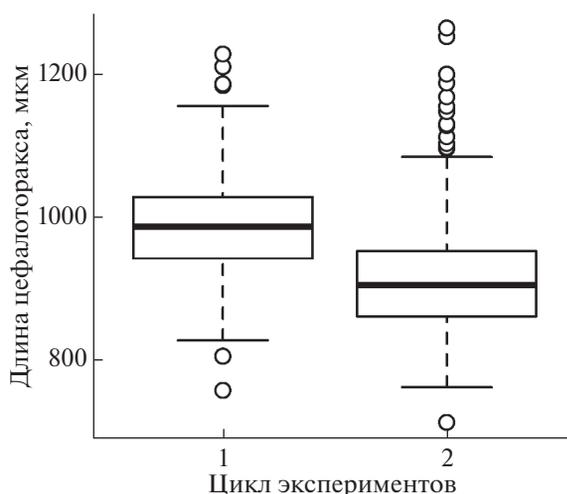


Рис. 1. Средний размер самок *Pseudocalanus acuspes* в первом, весеннем (1) и втором, летнем (2) цикле экспериментов. Показаны медиана, нижний и верхний квартили, минимальное и максимальное значение выборки (95% интервал), кружками показаны выбросы.

Сравнение размера двух последовательных кладок одной самки проводили, чтобы показать, что у одной самки не наблюдается изменения числа откладываемых яиц с каждой последующей кладкой. Сосуды с самками проверяли в течение 14 дней. По завершении этого срока самок, не отложивших ни одной кладки, фиксировали формалином.

Зафиксированных рачков измеряли и определяли до вида с использованием морфологических критериев из работы [16]. Было подсчитано число яиц в кладке каждой самки, рассчитан средний размер кладки при разных температурах (с поправкой на размер тела самок), среднее количество яиц, произведенных популяцией за сутки (кол-во яиц самки⁻¹ сут⁻¹), а также удельная продукция самок, УП (% массы тела самки за сут⁻¹). Полученные данные усредняли для каждых двух суток эксперимента; при расчетах учитывали только выживших самок. Для статистической обработки использовали программу R; для установки значимых различий между экспериментами был применен дисперсионный анализ (ANOVA) и критерий Тьюки. Статистически значимыми считались результаты с $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Экспериментальное исследование размножения *Pseudocalanus acuspes*. Размер самок *P. acuspes*, собранных в период проведения первого цикла экспериментов (“весенние особи”) был существенно больше, чем размер особей во втором цикле (“летние особи”) (рис. 1). Разница была статистически значимой (ANOVA, $p < 0.05$) и составляла в среднем 100 мкм. Весенние особи име-

ли существенные жировые запасы (жировые капли), в то время как у летних особей они почти отсутствовали.

Размер кладки находился в прямой зависимости от длины тела самки ($p < 0.01$, $R^2 = 0.52$). Различий между размером последовательных кладок одной самки выявлено не было. В весеннем цикле экспериментов размер кладки постепенно уменьшался с повышением температуры от ~15–20 яиц/кладку при 0°C до ~5–13 при 12°C (рис. 2а), при этом различий в размерах самок, культивируемых при разных температурных режимах, выявлено не было. В летнем цикле размер кладок оставался постоянным во всем диапазоне температур, хотя самые маленькие кладки (<7 яиц/кладку) по-прежнему наблюдались преимущественно при наиболее высокой температуре 12°C (рис. 2б).

Интенсивность размножения особей значительно различалась в двух циклах экспериментов (рис. 3а, 3б; таблица). Весенние *P. acuspes* размножались с крайне низкой интенсивностью, не превышавшей 0.5–1.5 яиц самку⁻¹ сут⁻¹ или 5–7% веса самки сут⁻¹. От 40 до 60% самок не отложили ни одной кладки на протяжении всего эксперимента. Особенно низка была их репродуктивная активность при самых низких температурах (0 и 3°C). Различия между показателями при разных температурных режимах были небольшими, но статистически значимо возрастали ($p < 0.05$) при переходе от низких температур (0 и 3°C) к более высоким (6 и 9°C). При 12°C самки фактически прекращали размножение и быстро погибали. Их смертность превышала 50% на протяжении весеннего эксперимента. Летние самки быстро реагировали на наличие питательной среды, и размножались с достаточно высокой интенсивностью даже при 0°C (5–7% веса самки сут⁻¹). При повышении температуры интенсивность размножения в летней серии линейно возрастала и достигала максимума (~20% веса самки сут⁻¹) при 9°C. При дальнейшем повышении температуры до 12°C интенсивность размножения существенно не менялась.

Живые науплии вылуплялись в среднем из 60–90% яиц, различия в пропорции вылупившихся при разных температурах яиц были статистически не значимыми. Зависимости доли вылупившихся яиц от температуры не наблюдалось. Несмотря на это, при более высоких температурах различия между отдельными самками были существенно выше – при 6–12°C вылупляемость варьировала от 0–100% у разных особей, в то время как при 0°C она стабильно составляла 80–90% (рис. 4).

2. Экспериментальное исследование размножения *Pseudocalanus minutus*. Лишь 50–75% самок были репродуктивно активны (таблица). Сред-

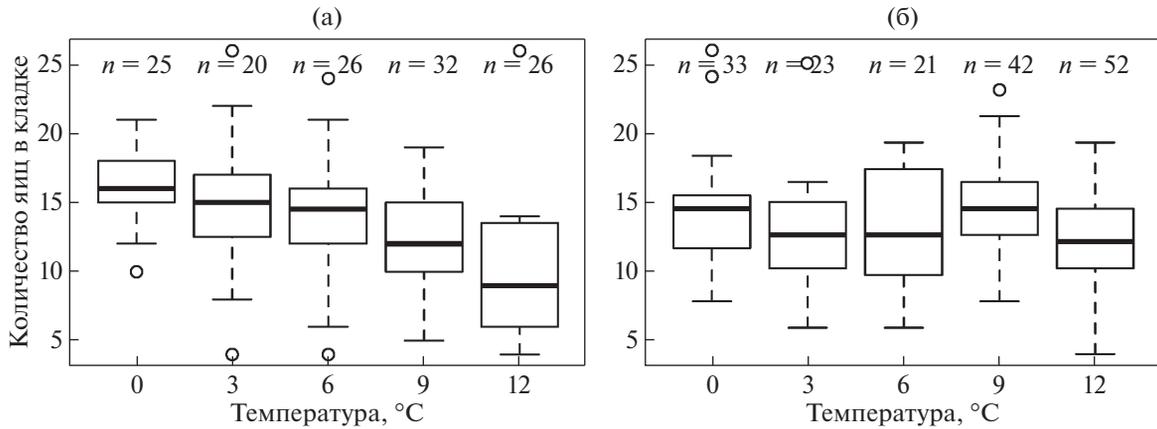


Рис. 2. Зависимость размера кладки *Pseudocalanus acuspes* от температуры. (а) – весенний цикл; (б) – летний цикл экспериментов. Пояснения см. рис. 1, *n* – количество наблюдений.

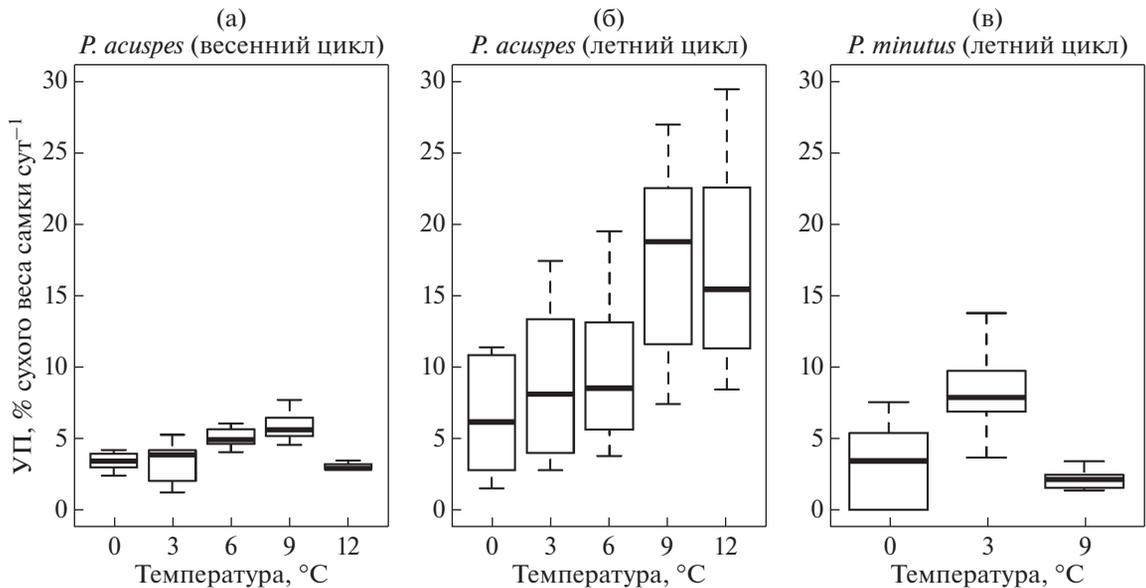


Рис. 3. Зависимость удельной продукции (УП) от температуры. *Pseudocalanus acuspes*: (а) – весенний цикл; (б) – летний цикл экспериментов. *P. minutus*: (в) – летний цикл экспериментов. Пояснения см. рис. 1.

ний размер кладки составлял 12–13 яиц. Продукция вида существенно возростала в интервале от 0 до 3°C с ~1 до 2 яиц самку⁻¹ сут⁻¹ (от 3.3 до 8.5% веса самки⁻¹ сут⁻¹). При 9°C интенсивность размножения резко снижалась (рис. 3в). Небольшое количество полученных данных по данному виду не позволяет пока выявить точную зависимость размера кладки от размера тела самки и размера кладки от температуры.

ОБСУЖДЕНИЕ

В нашей работе экология размножения двух со-существующих в Белом море видов *Pseudocalanus* на видовом уровне рассматривается впервые.

Несмотря на небольшое количество данных по *P. minutus*, эти данные предполагают, что между двумя исследованными видами существуют различия в температурных предпочтениях. В то время как *P. acuspes* демонстрирует максимальную продукцию при 9°C, *P. minutus*, напротив, снижает интенсивность размножения при этой температуре, по-видимому, чувствуя себя при ней угнетенно. В современных условиях поверхностные воды и прибрежные мелководные районы Белого моря летом прогреваются до температур, близких к этому значению и превышающих его [3]. Не исключено, что дальнейшее повышение температуры в регионе может дать преимущество *P. acuspes* перед более стенотермным *P. minutus*. Меньшая толерантность *P. minutus* к повышению темпера-

Результаты весеннего (I) и летнего цикла (II) экспериментов с *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*

<i>Pseudocalanus acuspes</i>					
Температура, °C	0°C	3°C	6°C	9°C	12°C
№ эксперимента	I/II	I/II	I/II	I/II	I/II
Количество самок, экз.	86/38	83/43	69/35	71/52	52/64
% размножившихся самок	45/89	47/75	59/72	67/97	58/97
% смертности	10/10	14/23	14/17	13/15	19/18
Средний размер кладки, яиц самку ⁻¹	16.1/13.4	15/12.1	14.1/12.5	12.5/14.4	10/11.5
Интенсивность размножения, яиц самку ⁻¹ сут ⁻¹	0.7/1.2	0.8/1.7	1.2/2.0	1.3/3.6	0.6/2.9
Удельная продукция, % веса тела самки сут ⁻¹	3.4/6.5	3.3/7.8	5.1/9.9	5.9/17.3	3.0/17.1
Среднее время вылупления, ч	212	132	88	69	52
% живых науплиев	80	67	65	79	60

<i>Pseudocalanus minutus</i>					
Температура, °C	0°C	3°C	6°C	9°C	12°C
Количество самок, экз.	12	12	—	16	—
% размножившихся самок	63	75	—	56	—
% смертности	33	41	—	44	—
Средний размер кладки, яиц самку ⁻¹	12.7	13.7	—	13	—
Интенсивность размножения, яиц самку ⁻¹ сут ⁻¹	1.1	2.2	—	0.8	—
Удельная продукция, % веса тела самки сут ⁻¹	3.3	8.4	—	2.2	—

туры и изменениям условий среды косвенно подтверждается и его высокой смертностью в ходе экспериментов.

Любопытны и существенные различия между реакцией *P. acuspes* на изменение температуры в двух циклах экспериментов. В весеннем цикле были использованы самки, перезимовавшие на IV–V копепоидитных стадиях и достигшие половозрелости в конце зимнего периода или весной [5]. В наших экспериментах они размножались с низ-

кой интенсивностью (по-видимому, за счет использования жировых запасов) и почти не реагировали на появление питательной среды. Кроме того, они плохо адаптировались к повышению температуры, и при 12°C вообще прекращали размножение. Во втором, летнем цикле, по-видимому, были использованы самки, достигшие половозрелости в летний период [5]. Они отчетливо реагировали на появление пищи и активно размножались. Так как в июле 2014 г. в Белом море наблюдалась температура выше средних значений [3], можно предположить, что среди молоди *P. acuspes* выживали преимущественно особи, более толерантные к повышению температуры.

Заслуживает внимания также и тот факт, что размер кладок *P. acuspes* уменьшался при повышении температуры только в первом, весеннем цикле экспериментов. В Чукотском море обратная связь между температурой и размером кладки наблюдается у *P. acuspes*, но не у сосуществующего с ним вида *P. newmani* (Е.А. Ершова, К.Н. Кособокова, неопубл.). Любопытно, что в Чукотском море размер тела *P. acuspes* сопоставим с размером самок из весеннего цикла (длина цефалоторакса >1 мм), в то время как размер тела *P. newmani* ближе к размеру более мелких “летних” беломорских самок *P. acuspes* (длина цефалоторакса <0.9 мм) [19]. Вероятно, у более крупных копепод энергетические затраты на дыхание возрастают при повышении температуры более существенно, чем у более

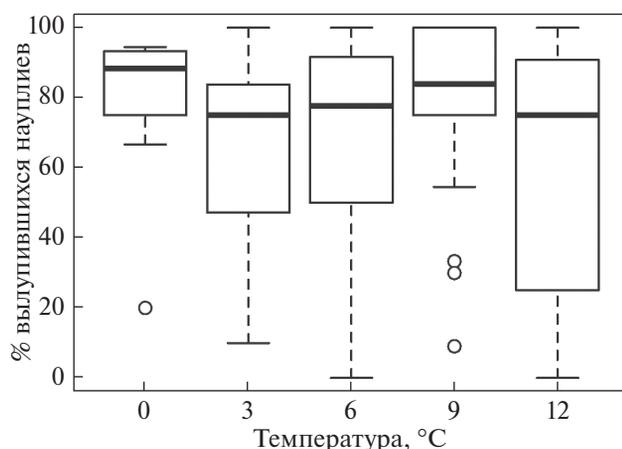


Рис. 4. Успех вылупления яиц *Pseudocalanus acuspes* при различных температурах. Пояснения см. рис. 1.

мелких, что приводит к формированию у первых более мелких кладок.

Обнаруженные различия в активности процесса откладки яиц двумя видами при разных температурах и трофических условиях скорее всего объясняются особенностями их жизненных стратегий. Известно, что копеподы-фильтраторы, обитающие в высоких широтах в условиях резких сезонных колебаний обилия фитопланктона, используют разные жизненные стратегии. Одна из них заключается в накоплении жировых запасов и использовании их в дальнейшем для построения половых продуктов и размножения вне зависимости от присутствия растительной пищи (например, *Calanus hyperboreus*). У таких видов размножение происходит, как правило, зимой или весной до начала весеннего цветения фитопланктона [11, 17, 18]. Эта стратегия позволяет им молоди в дальнейшем развиваться в наиболее благоприятных трофических условиях. Другие виды способны откладывать яйца только после потребления свежей растительной пищи (например, *C. finmarchicus*, [14]). Еще одна стратегия характерна для видов-оппортунистов, использующих для размножения любые пищевые ресурсы по мере их появления. Такие виды способны быстро реагировать на появление пищи, и периоды их размножения менее привязаны к сезонному ходу первичной продукции. Считается, что виды рода *Pseudocalanus*, как правило, используют последнюю стратегию [12]. Наши результаты показывают, однако, что для разных сезонных когорт *P. acuspes*, развивающихся при разных температурных условиях, характерна существенно разная реакция на изменение трофических и температурных условий, а также использование разных стратегий. Весенние самки этого вида, по-видимому, используют первую стратегию, тогда как летние – последнюю.

При сравнении полученных нами данных с данными из других регионов бросаются в глаза низкие значения суточной продукции яиц и удельной продукции, полученные в нашем исследовании. Банкер и Хирст [10], обобщая опубликованные данные по продукции яиц копеподами, оценили максимальную продукцию для *Pseudocalanus* spp. при избыточном питании в 7,8 яиц самку⁻¹ сут⁻¹ при 15°C, что в пересчете на 0°C (при $Q_{10} = 1.6$) соответствует 3,8 яиц самку⁻¹ сут⁻¹. Хопкрофт и Кособокова [19] по результатам экспериментов с этими же двумя видами в Чукотском море получили удельную продукцию равную 16–20% для *P. acuspes* и 10–12% для *P. minutus* при температурах 0–6°C. Эти значения в 1,5–2 раза превышают средние значения, полученные нами. В то же время, Ренц с соавторами [24] в Балтийском море, получила для *P. acuspes* значения в диапазоне 1–12%, т.е. более близкие к нашим.

Помимо температуры фактором, определяющим успех размножения у копепод, является количество и качество потребляемой пищи [16, 21]. Несмотря на то, что в ходе наших экспериментов поддерживалась высокая концентрация пищи, возможным источником погрешности может являться неадекватное качество пищи (свежезамороженная питательная среда с относительно небольшим добавлением живой культуры), а также некоторое различие состава питательной среды в двух циклах экспериментов. Хотя рачки успешно поглощали мороженую смесь, что явствовало из темной окраски содержимого и наполненности их кишечника, пищевая ценность использованной среды может быть ниже, чем у живой культуры. Этим также может частично объясняться заметно более высокая продукция во втором цикле экспериментов по сравнению с первым.

Результаты нашей работы следует считать предварительными, однако они дают серьезные основания предполагать, что два вида рода *Pseudocalanus*, обитающие в Белом море, имеют разные температурные предпочтения. Для более глубокого понимания особенностей их экологии и жизненных стратегий необходимо дальнейшее изучение особенностей их размножения в сезонном аспекте, а также сезонной динамики популяций каждого из них, возможное в настоящее время с использованием молекулярно-генетических методов.

Авторы благодарят сотрудников Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова и ее директора, А.Б. Цетлина, за предоставленную возможность проведения экспериментальных работ на биостанции, а также А. Чава, А. Петрунину, А.А. Прудковского, А.В. Бушуева и И. Конюхова за помощь при сборе материала и выполнении экспериментов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 13-04-00551-а и № 14-04-10158-к), и РНФ (проект № 14-50-00095). Частичная поддержка Е.А. Ершовой была предоставлена UAF Center for Global Change Student Research Award с финансированием от CIFAR 2008–2014, номер гранта NA08OAR4320751.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1983. 358 с.
2. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы // Океанология. 2005. Т. 45. № 6. С. 866–878.
3. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология // Монография “Система Белого моря. Водная толща и

- взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера” / Под ред. Лисицына А.П. Т. II. М.: Научный мир, 2012. С. 640–674.
4. Пастернак А.Ф., Арашкевич Е.Г., Громе У., Никушина А.Б., Соловьев К.А. Как повышение температуры воды влияет на продукцию яиц у *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*? // Океанология. 2013. Т. 53. № 5. С. 618–625.
 5. Перцова Н.М. Количество генераций и их продолжительность у *Pseudocalanus elongatus* Воеек (Copepoda Calanoida) в Белом море // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 5. С. 673–684.
 6. Перцова Н.М., Прыгункова Р.В. Зоопланктон. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования // Исследования фауны морей. 1995. Т. 42(50). Ч. I. С. 115–141.
 7. Перцова Н.М., Кособоклова К.Н. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Кроуер) в Белом море // Океанология. 1996. Т. 36. № 5. С. 747–755.
 8. Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Исслед. фауны морей. Т. 13 (21). Л.: Наука, 1974. С. 4–53.
 9. Прыгункова Р.В. Межгодовые изменения сезонных миграций у *Pseudocalanus elongatus* в Белом море // Биология моря. 1979. Вып. 4. С. 10–16.
 10. Bunker A.J., Hirst A.G. Fecundity of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature and body weight // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. V. 279. P. 161–181.
 11. Conover R.J. Reproductive cycle, early development, and fecundity in laboratory populations of the copepod *Calanus finmarchicus* // Crustaceana. 1967. V. 13. P. 61–72.
 12. Conover R.J., Huntley M.E. Copepods in ice-covered seas – Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas // J. Mar. Sys. 1991. V. 2. P. 1–41.
 13. Corkett C.J., McLaren I.A. The biology of *Pseudocalanus* // Advances in Marine Biology. 1978. V. 15. P. 1–231.
 14. Diel S., Tande K.S. Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high latitudes follow a reproductive pattern? // Mar. Biol. 1992. V. 113. P. 21–31.
 15. Ershova E.A., Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012 // Pol. Biol. 2015. V. 38. P. 1461–1481.
 16. Frost B.W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus* // Can. J. Zool. 1989. V. 67. P. 525–551.
 17. Hirche H.-J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea // Mar. Biol. 1997. V. 128. P. 607–618.
 18. Hirche H.-J. Long-term experiments on lifespan, reproductive activity and timing of reproduction in the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* // Mar. Biol. 2013. V. 160. P. 2469–2481.
 19. Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Distribution and egg production of *Pseudocalanus* species in the Chukchi Sea // Deep-Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2010. V. 57. P. 49–56.
 20. Huntley M.E., Lopez M.D. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis // Am. Nat. 1992. V. 140. P. 201–242.
 21. Kjørboe T., Møhlenberg F., Tiselius P. Propagation of planktonic copepods: Production and mortality of eggs // Hydrobiologia. 1988. V. 167. P. 219–225.
 22. Lee H.W., Ban S., Ikeda T., Matsuishi T. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition // J. Plankton Res. 2003. V. 25. P. 261–271.
 23. Markhaseva E.L., Abramova A.A., Mingazov N.D. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea: Copepoda) from the White Sea // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2012. V. 316. P. 57–70.
 24. Renz J., Mengedoht D., Hirche H.-J. Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea // J. Plankton Res. 2008. V. 30. P. 511–528.

Changes in the Egg Production Rate of Two Species of *Pseudocalanus* in Relation to Temperature in the White Sea

E. A. Ershova, K. N. Kosobokova, O. V. Vorobieva

This study examines changes in egg production rates of two co-occurring *Pseudocalanus* species, *P. acuspes* and *P. minutus*, in response to changing temperatures (0, 3, 6, 9 and 12°C) in the White Sea. The boreal *P. acuspes* (sample size >650 individuals) increased its reproductive rate gradually across the entire range of temperatures from 0 to 12°C. Significant differences in egg production rates and reaction to temperature were also observed between *P. acuspes* females which were incubated during the early vs. the mid-summer season. The sample size of the arctic *P. minutus* was significantly smaller due to the low numbers at which this species occurred. However, results suggest that this species increases its egg production rates from 0 to 3°C from 3.3 to 8.5% dry weight female⁻¹ day⁻¹, but at 9°C its reproductive rate drops significantly and the animals demonstrate markedly reduced fitness. Our results indicate that closely related co-occurring species, and even different generations within one species, may demonstrate significantly different responses to changes in the physical environment.