

ОЦЕНКА ВЕРТИКАЛЬНОГО ПОТОКА УГЛЕРОДА, СВЯЗАННОГО С ДЫХАНИЕМ МИГРИРУЮЩИХ КОПЕПОД *CALANUS EUXINUS* И *PSEUDOCALANUS ELONGATUS*, В ЧЕРНОМ МОРЕ

Т. В. Ляшко, В. С. Муханов, Д. А. Литвинюк

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН,
Россия, 299011, Севастополь, проспект Нахимова, д. 2,
e-mail: tatyana.lyashko.00@mail.ru

Суточные вертикальные миграции зоопланктона вносят существенный вклад в функционирование биологического насоса, обеспечивая активный транспорт углерода из поверхностных слоев в более глубокие. В Черном море количественные оценки этого процесса до настоящего времени не проводились. В данной работе впервые получены расчетные величины потока углерода, связанного с дыханием двух массовых видов мигрирующих копепод – *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus*. Исследование проводили на 13 суточных станциях в северной и северо-восточной частях Черного моря в периоды с апреля по сентябрь 2020–2021 гг. (рейсы № 114, 116, 118 НИС «Профессор Водяницкий»). Для оценки потока углерода использовали: (1) экспедиционные данные по суточной динамике вертикального распределения численности и биомассы копепод; (2) полученные на их основе коэффициенты миграции Виноградова, характеризующие интенсивность вертикальных перемещений организмов; (3) расчетные величины интенсивности их дыхания с учетом температуры воды и времени, проведенного ими на глубине в светлое время суток. Показано, что основной вклад в исследуемый поток углерода вносили самки и копеподиты пятой стадии *C. euxinus*. Значения суммарного потока нарастали от весеннего минимума ($0.14 \text{ ммоль С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) в апреле до максимума ($0.46 \text{ ммоль С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) в сентябре. Полученные результаты могут свидетельствовать о важной роли суточных вертикальных миграций зоопланктона в функционировании биологического насоса Черного моря. Подчеркивается актуальность дальнейших исследований сезонной и межгодовой динамики миграций зоопланктона и связанных с ними потоков, а также их отклика на изменения климата и гидрологических условий в Черном море.

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, суточные вертикальные миграции, биологический насос, поток углерода, дыхание, Черное море

Введение

Суточные вертикальные миграции характерны для многих таксонов морского зоопланктона (Buesseler, Boyd, 2009). Организмы, питающиеся ночью у поверхности, переносят днем углерод в более глубокие слои, тем самым повышая эффективность биологического насоса (Isla et al., 2015).

Транспорт углерода происходит за счет дыхания, выделения фекальных пеллет и не связанной с хищниками смертности зоопланктона в более глубоких слоях. В ряде исследований было показано, что суточные вертикальные миграции зоопланктона

и микронектона обеспечивают поток углерода, эквивалентный 10–40 % переноса частиц (Bianchi et al., 2009).

Активный транспорт веществ, обеспечиваемый суточными вертикальными миграциями зоопланктона, играет важную роль в поддержании метаболических потребностей мезопелагических сообществ (Steinberg et al., 2008; Burd et al., 2010). Дыхание выступает одним из путей, влияющим на содержание растворенного углерода, а поток образующегося при дыхании CO_2 при массовых миграциях зоопланктона вносит существенный вклад (в некоторых случаях до 50 %) в общее количество экспортируемого углерода (Steinberg et al., 2000; Kobari et al., 2013).

Актуальность изучения потоков, связанных с миграцией зоопланктона, обусловлена недооценкой их вклада в глобальные модели биогеохимических процессов и, соответственно, погрешностями в оценках способности Мирового океана поглощать из атмосферы антропогенный CO_2 (Friedlingstein et al., 2020). Для Черного моря оценка транспорта углерода, связанного с суточными вертикальными миграциями зоопланктона, ранее не проводилась. В данной работе мы попытались отчасти восполнить этот пробел, уделив особое внимание копеподитным стадиям и самкам копепода *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) и *Calanus euxinus* (Hulsemann, 1991), которые относятся к наиболее активным видам-мигрантам в Черном море. Совершая суточные вертикальные миграции, особи *C. euxinus* опускаются в зону кислородного минимума, а *P. elongatus* мигрируют с меньшей интенсивностью и концентрируются в слое плотности $\sigma = 15.7\text{--}15.4$. Причем при подъеме в верхние слои оба вида не достигают верхнего квазигомогенного слоя (Besiktepe, 2001; Mutlu, 2020). *P. elongatus* и *C. euxinus* доминируют в открытой части Черного моря (Arashkevich et al., 2014; Gubanova et al., 2014).

Материалы и методы

Пробы зоопланктона были собраны в ходе 114 (сентябрь, 2020), 116 (апрель и май, 2021) и 118-го (август, 2021) рейсов НИС «Профессор Водяницкий» в северном (у берегов Крыма) и северо-восточном районах Черного моря (рисунок 1) серией вертикальных послонных ловов сетью Джели с замыкателем Нансена (диаметр входного отверстия 0.37 м, размер ячеей фильтрующего конуса 150 мкм) в границах аэробной зоны (0–140 м).

Измерение температуры, солености, условной плотности проводили бортовым гидрологическим CTD-зондом IDRONAUT OCEAN SEVEN 320 Plus MK (IDRONAUT, Италия), оснащенным датчиком кислорода (116, 118-й рейсы). В 114-м рейсе содержание растворенного кислорода в воде определяли по методу Винклера. Нижний горизонт отбора проб соответствовал значению условной плотности $\sigma(t) = 16.2$, т. е. определял положение верхней границы сероводородного слоя. Глубина, дата, время, глубина и количество слоев облова на каждой станции приведены в таблице 1.

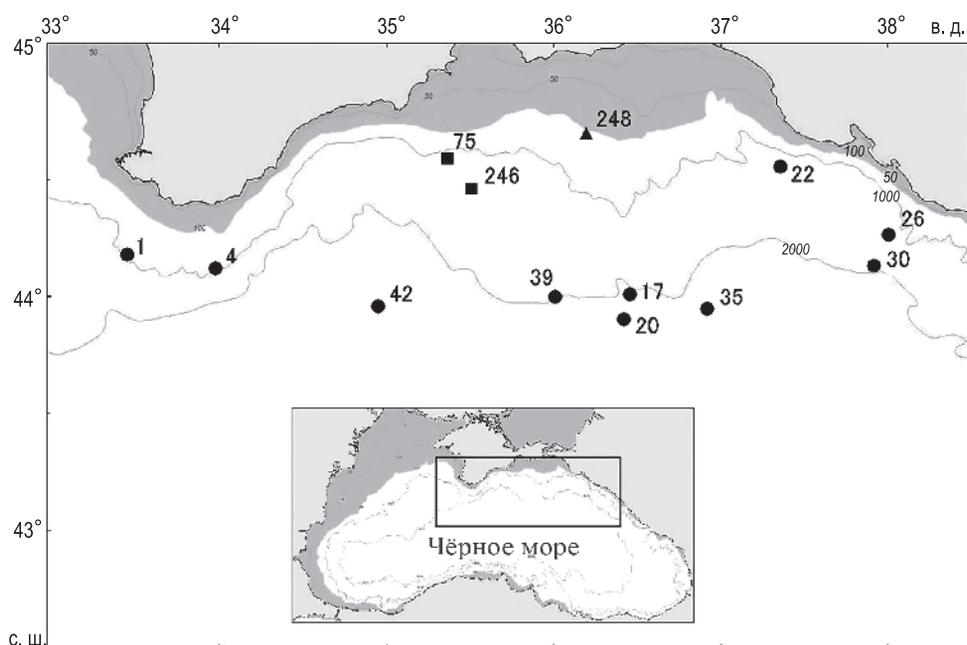


Рис. 1 – Станции отбора проб в северной и северо-восточной частях Черного моря в 2020–2021 гг.: ▲ – 114-й рейс, ■ – 116-й рейс, ● – 118-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»

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

Дата	Станция	Время	Глубина облова, м	Количество слоев облова
<i>Рейс 114</i>				
23.09.2020	248	13:00	0–111	4
23.09.2020	248	21:00	0–111	4
<i>Рейс 116</i>				
24.04.2021	75	10:00	0–122	7
24.04.2021	75	23:55	0–130	7
06.05.2021	246	23:30	0–88	6
07.05.2021	246	12:30	0–85	6
<i>Рейс 118</i>				
15.08.2021	1	10:00	0–120	6
15.08.2021	4	21:00	0–85	5
18.08.2021	17	22:00	0–75	5
19.08.2021	17	09:30	0–80	5
19.08.2021	20	22:00	0–70	5
21.08.2021	22	09:30	0–126	6
22.08.2021	26	09:30	0–140	6
22.08.2021	30	21:00	0–120	6
23.08.2021	30	09:30	0–120	6
23.08.2021	35	21:30	0–80	5
24.08.2021	35	09:30	0–75	5
24.08.2021	39	21:30	0–80	5
25.08.2021	39	09:00	0–80	5
25.08.2021	42	21:00	0–82	5

На суточных станциях в рейсах 114 и 116 пробы собирали каждые 4 часа по местному времени. В 118-м рейсе пробы собирали дважды в сутки – днем и ночью. Пробы фиксировали нейтрализованным формальдегидом (до конечной концентрации 4 %) и обрабатывали порционным методом в условиях береговой лаборатории под стереомикроскопом Leica M 50 по стандартной методике для мезозоопланктона (Postel et al., 2000; Aleksandrov et al., 2014). Оценке подлежали старшие копепоидитные стадии (C4–C5) и самки *Pseudocalanus elongatus*, самки и копепоидиты C5 *Calanus euxinus*, как самые активные мигранты в Черном море (Besiktepe, 2001).

Для каждого обловленного столба воды было проанализировано не менее 200 организмов каждой из четырех исследуемых групп (самки *C. euxinus*, копепоидиты C5 *C. euxinus*, самки *P. elongatus* и C4–C5 *P. elongatus*). Копепоид идентифицировали до вида на всех возрастных стадиях развития (C1–C6). Однако для оценки миграций использовали только самок и копепоидитов старших стадий: по нашим данным, младшие стадии C1–C3 *C. euxinus* и *P. elongatus* не мигрировали, самцы обоих видов и копепоидиты C4 *C. euxinus* были малочисленны и встречались не во всех пробах.

Расчет нисходящего потока углерода проводили по модифицированной формуле (Dam et al., 1995):

$$F = B \times R \times h,$$

где B – биомасса мигрирующего зоопланктона, мг $C \cdot m^{-2}$;

R – интенсивность дыхания, зависящая от веса животного и температуры среды, мг $C \cdot (мг C \text{ тела})^{-1} \cdot ч^{-1}$;

h – время, проведенное на глубине, ч.

Величину h мы считали периодом времени, который копепоиды провели на глубине, и использовали значения фактической длины светового дня в районе пробоотбора. Значения h изменялось в узком диапазоне от 12.08 (сентябрь) до 14.51 (май).

Общую сухую биомассу зоопланктона рассчитывали как произведение сухой биомассы одной особи на общую численность копепоид исследуемой группы в обловленном столбе. Значения сухой массы особи взяты из литературных данных для каждого вида и стадии развития копепоид. Сухой вес самок *C. euxinus* принимали равным 204 мкг (Svetlichny et al., 2009), копепоидитов C5 – 141.4 мкг (Svetlichny et al., 2009), самок *P. elongatus* – 10.6 мкг (Svetlichny et al., 2017), копепоидитов C4–C5 *P. elongatus* – 9.0 мкг (Walve, Larsson, 1999).

Сухую биомассу мигрирующего зоопланктона рассчитывали для каждой из исследованных групп как произведение общей сухой биомассы в столбе воды (под метром квадратным) и коэффициента интенсивности вертикальных миграций ($K_{L\%}$). Величину $K_{L\%}$ оценивали по результатам суточных съемок вертикального распределения зоопланктона в соответствии с методом, предложенным Виноградовым (Виноградов, 1968).

Значения интенсивности дыхания копепоид (R) были взяты из литературных источников и корректировались с учетом фактической температуры воды на нижней границе миграции копепоид. Температура изменялась в крайне узком диапазоне от 8.7 до 8.8 °C на всех станциях во все периоды пробоотбора.

Для расчета интенсивности дыхания (R) самок и копеподитов C5 *C. euxinus* была использована формула $R = 0,69WW^{1,05}$, где WW – сухая масса зоопланктона (Svetlichny et al., 2009). Интенсивность дыхания самок и копеподитов *P. elongatus* была пересчитана по Ikeda et al. (2001), однако значение было определено не для сырой, а для сухой массы.

Результаты

Общая сухая масса самок *C. euxinus* была максимальной в сентябре (328.2 мг·м⁻²). В апреле данный показатель составлял 155.4 мг·м⁻², в мае – 231.1 мг·м⁻², в августе – 192.4 мг·м⁻² (рисунок 2). Максимальные значения биомассы мигрирующих самок *C. euxinus* наблюдали в сентябре (244.7 мг·м⁻²). В апреле ее величины составили 38.8 мг·м⁻², в мае – 70.8 мг·м⁻², в августе – 118.1 мг·м⁻². Таким образом, наблюдался непрерывный рост биомассы в исследуемый период с апреля по сентябрь (рисунок 3).

Общая биомасса всех копеподитов C5 *C. euxinus* была максимальной в апреле – 637 мг·м⁻². Высокие значения биомассы были получены и в сентябре (563.5 мг·м⁻²), тогда как в апреле и мае они составляли 312.5 и 298.9 мг·м⁻², соответственно (рисунок 2). На мигрирующую часть популяции приходилось 74.5 мг·м⁻² (апрель), 101.2 мг·м⁻² (май), 65.1 мг·м⁻² (август) и 162.9 мг·м⁻² (сентябрь) (рисунок 3).

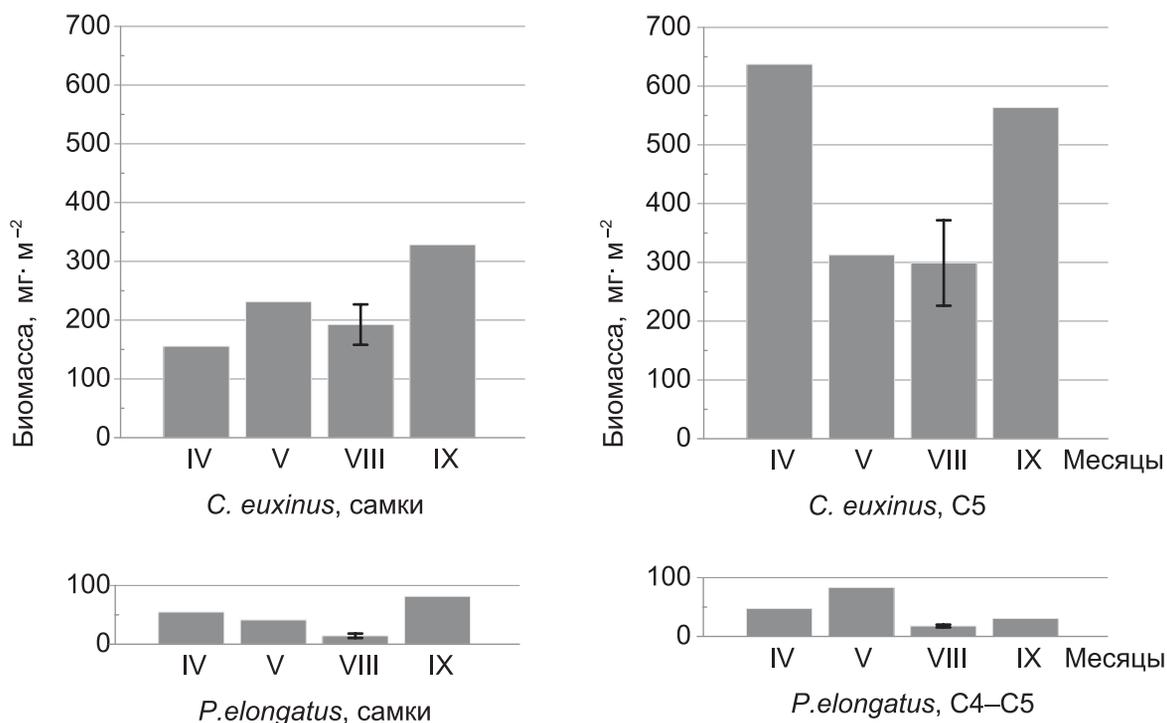


Рис. 2 – Общая сухая биомасса самок и старших копеподитных стадий *C. euxinus* и *P. elongatus* в исследуемом районе. Для августа показаны среднее и стандартная ошибка среднего, рассчитанные для 10 станций

Общая сухая биомасса самок *P. elongatus* достигала максимума в сентябре ($81.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$), а в другие месяцы была ниже: в апреле составляла $54.6 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, в мае – $41.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, в августе – $14.3 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$ (рисунок 2). Максимальную биомассу мигрирующих копепод также наблюдали в сентябре ($52.9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$), причем этот показатель был намного выше, чем в другие месяцы. Так, в апреле, мае и августе сухая биомасса мигрирующих рачков составляла $8.9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, $9.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$ и $5.7 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, соответственно (рисунок 3).

Общая биомасса копеподитов старших стадий (C4–C5) *P. elongatus* была максимальна в мае ($83.9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$). Довольно высокие значения были характерны для апреля ($47.5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$). В августе показатель составил $17.7 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, в сентябре – $30.5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$ (рисунок 2). У копеподитов C4–C5 *P. elongatus* высокие значения биомассы мигрирующих организмов были обнаружены в мае ($17.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$) и сентябре ($18.5 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$). В апреле и августе значения были ниже – $7.1 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$ и $4.6 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$, соответственно (рисунок 3).

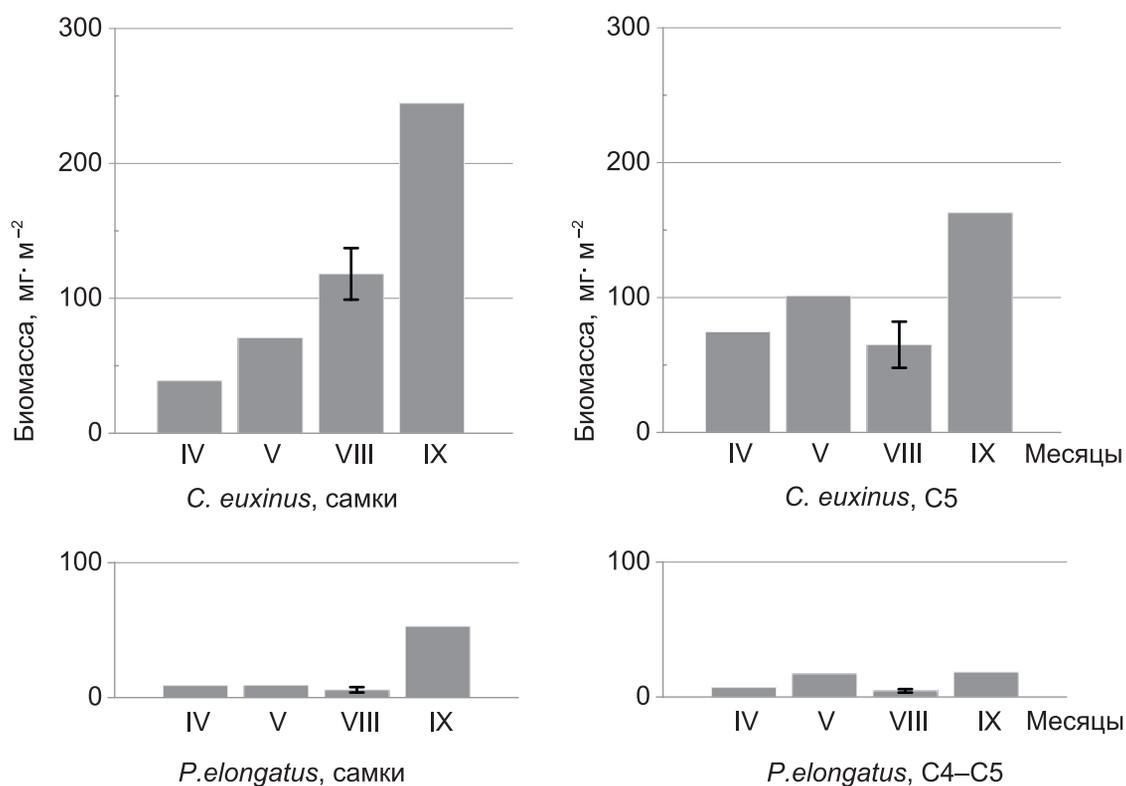


Рис. 3 – Общая сухая биомасса мигрирующих самок и старших копеподитных стадий *C. euxinus* и *P. elongatus* в исследуемом районе. Для августа показаны среднее и стандартная ошибка среднего, рассчитанные для 10 станций

Самки *C. euxinus* выступали главными «поставщиками» растворенного неорганического углерода, переносимого в глубокие слои воды в процессе дыхания мигрирующих копепод. В апреле объем транспортируемого самками углерода составил $0.05 \text{ ммоль С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, в мае – $0.09 \text{ ммоль С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, в августе – $0.14 \text{ ммоль С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. В сентябре самки *C. euxinus* в ходе дыхания транспортировали $0.25 \text{ ммоль С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (рисунок 4).

Поток углерода, связанный с миграцией копеподитов C5 *C. euxinus*, был ниже. В апреле этот показатель составил 0.07 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹, в мае – 0.09 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹, в августе – 0.06 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹, в сентябре – 0.13 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹ (рисунок 4).

Самки *P. elongatus* транспортировали меньшее количество углерода в глубокие слои. Так, в апреле, мае и августе поток углерода, связанный с их суточными миграциями, был равен 0.01 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹, в сентябре – 0.05 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹ (рисунок 4).

Вклад копеподитов C4–C5 *P. elongatus* в транспорт углерода был еще меньше. В апреле и августе он составил 0.01 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹, в мае и сентябре – 0.02 ммоль С·м⁻²·сут⁻¹ (рисунок 4).

Как видно на графиках, наибольший вклад в поток углерода, связанный с дыханием мигрирующих копепод, внесли самки *C. euxinus* (рисунок 4).

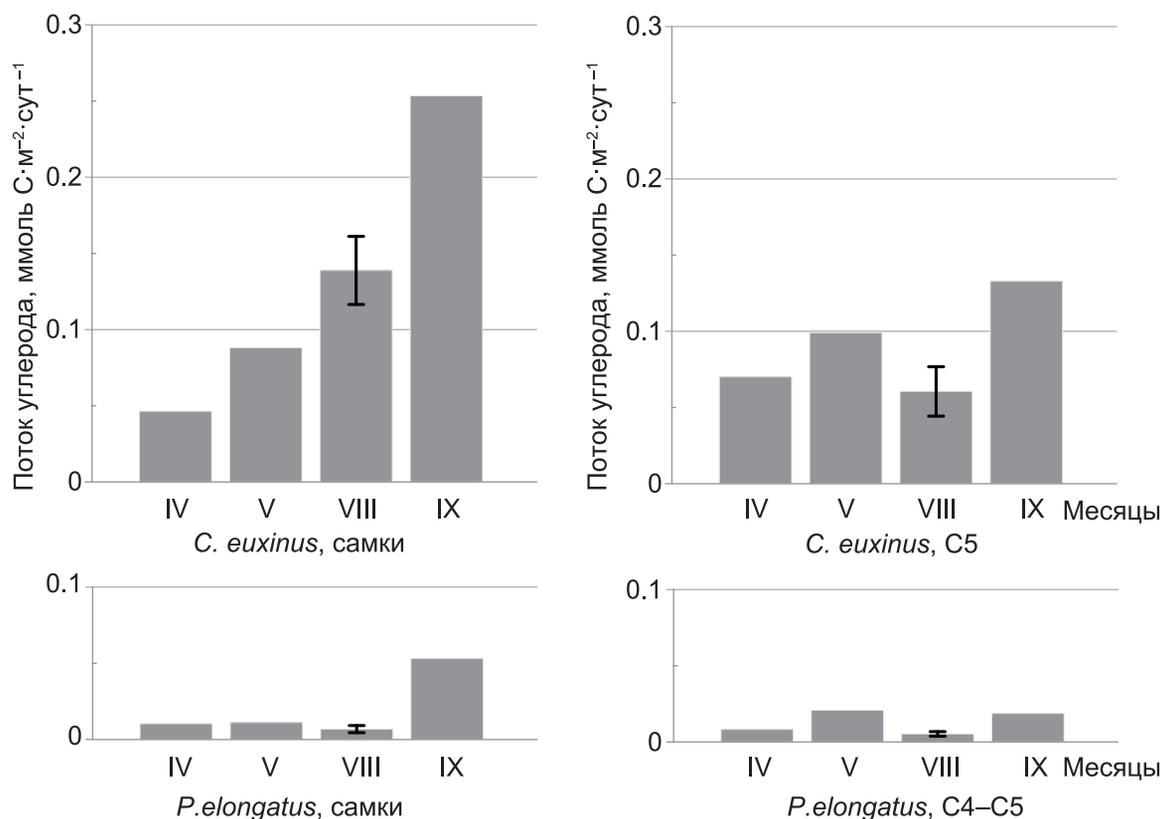


Рис. 4 – Поток углерода, связанный с дыханием мигрирующих копепод *C. euxinus* и *P. elongatus*. Для августа показаны среднее и стандартная ошибка среднего, рассчитанные для 10 станций

Причем максимальные значения потока углерода во всех группах, за исключением копеподитов C4–C5 *P. elongatus*, наблюдали в сентябре (рисунок 4).

Обсуждение

Рассчитанные в данном исследовании потоки углерода, связанные с дыханием мигрирующего зоопланктона ($0.13\text{--}0.46$ ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$), в целом соответствовали величинам, которые были ранее получены в других олиго- и мезотрофных районах Мирового океана (Isla et al., 2015; Steinberg et al., 2000, 2008; Hernández-León et al., 2001). В большинстве случаев оценка потока проводилась до глубин 150–200 м, что, в общем, соответствовало диапазонам миграции зоопланктона в Черном море, где его распространение на большие глубины ограничено сероводородным слоем.

Чтобы упростить сравнение ранее опубликованных и полученных нами величин, мы привели их к одной единице измерения (таблица 2).

Табл. 2 – Потоки углерода в олиго- и мезотрофных районах Мирового океана

Регион	Значение потока (ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$)	Источник
<i>Тихий океан</i>		
о. Гавайи (на станции ALOHA)	0.30	Steinberg et al., 2008
Субарктическая часть Тихого океана	0.65	
<i>Северный Ледовитый океан</i>		
Норвежское море	0.20	Visser et al., 2017
Гренландское море	0.70	
Исландское море	1.40	
<i>Атлантический океан</i>		
у Канарских островов	0.20	Hernández-León et al., 2001
о. Гран-Канария (Канарские острова) (в антициклоническом вихре)	0.69	Yebra et al., 2005
о. Гран-Канария (Канарские острова) (за пределами антициклонического вихря)	0.15	
Район Канарских островов (о. Гран-Канария)	0.08	Putzeys et al., 2011
море Альборан (Средиземное море) (в пределах вихря)	1.40	Yebra et al., 2018
море Альборан (Средиземное море) (за пределами вихря)	0.80	
Саргассово море	0.10	Steinberg et al., 2000
Черное море	0.14–0.46	Наше исследование

Общий диапазон изменчивости потока углерода, обусловленного дыханием зоопланктона, в разных районах Мирового океана составил от 0.08 до 1.40 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (таблица 2). В Северном Ледовитом океане он менялся от 0.20 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ в Норвежском море до 0.70–1.40 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ в Гренландском и Исландском морях (Visser et al., 2017). Наоборот, в субарктических водах Тихого океана поток был выше и составлял 0.65 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, тогда как в районе Гавайских островов он снижался до 0.30 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (Steinberg et al., 2008).

В Атлантике, в Саргассовом море, его величина составляла 0.10 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, в районе Канарских островов – изменялась в диапазоне от 0.08 до

0.70 $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (Hernández-León et al., 2001; Yebra et al., 2005; Putzeys et al., 2011). Столь существенный разброс значений в одном районе, как оказалось, был связан с изменениями в динамике водных масс. Вихри (преимущественно антициклонические) «концентрируют» биомассу мигрирующего зоопланктона, что и приводит к увеличению потока углерода. В центре антициклонического вихря к югу от о. Гран-Канария (Канарские острова) он составлял 0.69 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, за пределами вихря – 0.15 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ (Yebra et al., 2005). Похожие результаты были получены в антициклоническом круговороте в западной части моря Альборан, где потоки углерода были равны, соответственно, 1.40 и 0.80 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ в центре и на периферии вихря (Yebra et al., 2018). В Черном море подобные исследования пока не проводились, хотя накоплены значительные данные о мезомасштабной и субмезомасштабной динамике вод в этом водоеме (Podymov et al., 2023; Sadighrad et al., 2021; Kubryakov et al., 2022).

В нашем исследовании мы выявили хорошо выраженный тренд увеличения потока углерода с апреля (0.14 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) по сентябрь (0.46 ммоль $\text{C}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$), что, соответственно, было связано с ростом биомассы мигрирующих видов копепод и их миграционной активностью. Коэффициент миграции $K_L\%$ достоверно увеличился от апреля к августу – сентябрю у всех мигрирующих групп копепод (Ляшко и др., в печати). Вместе с тем, не всегда высокие биомассы зоопланктона совпадали с максимумами потока углерода, как это наблюдали, например, в апреле у копеподитов C5 *C. euxinus*.

Как мы выяснили, вклад вида *C. euxinus* в поток углерода в Черном море был на порядок больше, чем у *P. elongatus* (рисунок 4). Ведущая роль представителей рода *Calanus* в этом процессе отмечается не только в Черном море, но и в других районах Мирового океана (Hirche, 1997; Aarflot et al., 2018; Lee et al., 2024). Калянусы являются активными мигрантами, при этом их старшие стадии и взрослые особи имеют крупные размеры, что обеспечивает наибольший вклад в экспорт углерода на глубину (Auel et al., 2003; Hirche, 1997; Cook et al., 2023). Сухая масса самок *C. euxinus* (около 200 мкг) превышает массу самок *P. elongatus* (около 10 мкг) в 20 раз, а соотношение масс копеподитов старших стадий (C4–C5) этих видов составляет около 15 (144 мкг против 9 мкг) (Svetlichny et al., 2009; Svetlichny et al., 2017; Walve & Larsson, 1999), что объясняет столь большую разницу в потоках углерода, полученных нами для этих видов. Кроме того, наши результаты хорошо согласуются с наблюдениями других авторов (Hansen, Visser, 2016; Hays et al., 1994), что крупный ракообразный планктон активнее мигрирует и переносит больше углерода, по сравнению с мелким и многочисленным зоопланктоном.

Вместе с тем, мы обнаружили, что у младших стадий (C1–C3) рода *Calanus* миграции выражены слабо, что характерно для многих видов зоопланктона (Петипа и др., 1963; Hansen et al., 2023). Соответственно, младшие копеподиты вносят не столь существенный вклад в биологический насос по сравнению с более поздними стадиями. У вида *Calanus finmarchicus* накопление жиров начинается на третьей стадии (C3), а копеподиты C5 опускаются в глубокие слои на зимнюю диапаузу и тем самым

обеспечивают вертикальный перенос углерода – этот процесс известен как липидный насос (Jónasdóttir et al., 2022).

Роль активного транспорта углерода, связанного с дыханием мигрирующего зоопланктона, в функционировании углеродного насоса может быть не столь мала, как может показаться на первый взгляд. В умеренных и тропических широтах его вклад в пассивный транспорт твердых органических частиц углерода достигает 90 % (Hernández-León et al., 2001, 2019; Longhurst & Williams, 1992). Вместе с тем, дыхание – не единственный механизм активного переноса углерода на глубину, связанный с вертикальными миграциями зоопланктона. Выделение фекальных пеллет и не связанная с хищниками смертность зоопланктона – не менее важные компоненты биологического насоса (Steinberg et al., 2017; Halfter et al., 2022; Hansen, Visser, 2016). Их количественная оценка никогда не проводилась в Черном море. Этот пробел еще предстоит заполнить в будущем.

Дальнейшие исследования сезонной и межгодовой динамики вертикальных миграций зоопланктона, а также изучение влияния на них гидрологических и климатических факторов, представляются весьма актуальным и перспективным направлением. Особый интерес вызывает возможный отклик зоопланктона и величины активного потока углерода на изменения температуры, стратификации вод и продуктивности фитопланктона в условиях наблюдаемых климатических трендов.

Заключение

В ходе проведенных исследований была впервые получена количественная оценка потока углерода, связанного с дыханием мигрирующих копепоид *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* в северной и северо-восточной частях Черного моря. Показано, что основной вклад в этот поток вносят самки и копепоидиты пятой стадии *C. euxinus*. Вид *P. elongatus* играет значительно меньшую роль в процессе активного транспорта углерода на глубину, вследствие его меньших размеров.

Поток углерода, обусловленный дыханием мигрирующих копепоид, достигал максимальных значений в конце летнего сезона ($0.46 \text{ ммоль С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ в сентябре) и был минимальным весной ($0.14 \text{ ммоль С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ в апреле), что, в целом, соответствует величинам, полученным ранее для других олиго- и мезотрофных районов Мирового океана.

Полученные результаты свидетельствуют о важной роли суточных вертикальных миграций зоопланктона в функционировании биологического насоса Черного моря. Дальнейшие исследования сезонной и межгодовой динамики миграций планктона, их связи с гидрологическими и климатическими факторами, а также оценка других компонентов активного транспорта углерода, таких как выделение фекальных пеллет и смертность мигрирующего планктона, представляются весьма актуальными и перспективными для понимания роли этого процесса в глобальном углеродном цикле.

Благодарности. НИР по теме № 124030400057-4 «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменений климата». Авторы выражают благодарность сотрудникам Отдела планктона ФИЦ ИнБЮМ и Лаборатории экологии планктона ИО РАН за помощь в сборе материала.

Список литературы

1. *Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
2. *Петипа Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П.* Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море // Труды Севастопольской биологической станции. 1963. № 16. С. 119–137.
3. *Aarflot J. M., Skjoldal H. R., Dalpadado P., Skern-Mauritzen M.* Contribution of Calanus species to the mesozooplankton biomass in the Barents Sea // ICES Journal of Marine Science. 2018. Vol. 75. No. 7. P. 2342–2354. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx221>.
4. *Aleksandrov B., Arashkevich E., Gubanova A., Korshenko A.* Black Sea monitoring guidelines: mesozooplankton // Publ. EMBLAS Project, BSC. 2014. Vol. 31. Available at: http://www.blacksea-commission.org/Downloads/Mesozooplankton_Manual_2015_ISBN%20%20978-617-7953-33-2.pdf
5. *Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Kurt T. T., Orek Y. A., Timofte F., Timonin A., Solidoro C.* Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // Journal of Marine Systems. 2014. Vol. 135. P. 81–96. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>.
6. *Auel H., Klages M., Werner I.* Respiration and lipid content of the Arctic copepod Calanus hyperboreus overwintering 1 m above the seafloor at 2.300 m water depth in the Fram Strait // Marine biology. 2003. Vol. 143. P. 275–282. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1061-4>.
7. *Besiktepe S.* Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the south-western part of the Black Sea // Journal of Marine Systems. 2001. Vol. 28. No. 3–4. P. 281–301. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00029-X).
8. *Bianchi D., Stock C., Galbraith E. D., Sarmiento J. L.* Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model // Global Biogeochemical Cycles. 2013. Vol. 27. No. 2. P. 478–491. <https://doi.org/10.1002/gbc.20031>.
9. *Buesseler K. O., Boyd P. W.* Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean // Limnology and Oceanography. 2009. Vol. 54. No. 4. P. 1210–1232. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.4.1210>.
10. *Burd A. B., Hansell D. A., Steinberg D. K., Anderson T. R., Aristegui J., Baltar F., Tanaka T.* Assessing the apparent imbalance between geochemical and biochemical indicators of meso- and bathypelagic biological activity: What the @ \$#! Is wrong with present calculations of carbon budgets? // Deep Sea Research. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2010. Vol. 57. No. 16. P. 1557–1571. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.022>.
11. *Cook K. B., Belcher A., Juez D. B., Stowasser G., Fielding S., Saunders R. A., Mayor D. J.* Carbon budgets of Scotia Sea mesopelagic zooplankton and micronekton communities during austral spring // Deep Sea Research. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2023. Vol. 210. P. 105296. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2023.105296>.
12. *Dam H. G., Roman M. R., Youngbluth M. J.* Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station // Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers. 1995. Vol. 42. No. 7. P. 1187–1197. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00048-B](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00048-B).

13. Friedlingstein P., O'sullivan M., Jones M. W., Andrew R. M., Hauck J., Olsen A., Zaehle S. Global carbon budget 2020 // *Earth System Science Data Discussions*. 2020. Vol. 2020. P. 1–3. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3269-2020>.
14. Gubanova A., Altukhov D., Stefanova K., Arashkevich E., Kamburska L., Prusova I., Svetlichny L., Timofte F., Uysal, Z. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods // *Jour. of Mar. Sys.* 2014. Vol. 135. P. 44–52. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.12.004>.
15. Hansen A. N., Visser A. W. Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model // *Limnology and Oceanography*. 2016. Vol. 61. No. 2. P. 701–710. <https://doi.org/10.1002/lno.10249>.
16. Halfter S., Cavan E. L., Butterworth P., Swadling K. M., Boyd P. W. “Sinking dead” – how zooplankton carcasses contribute to particulate organic carbon flux in the subantarctic Southern Ocean // *Limnology and Oceanography*. 2022. Vol. 67. No. 1. P. 13–25. <https://doi.org/10.1002/lno.11971>.
17. Hansen B. H., Tarrant A. M., Lenz P. H., Roncalli V., Almeda R., Broch O. J., Tollefsen K. E. Effects of petrogenic pollutants on North Atlantic and Arctic Calanus copepods: From molecular mechanisms to population impacts // *Aquatic Toxicology*. 2023. P. 106825. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106825>.
18. Hays G. C., Proctor C. A., John A. W. G., Warner A. J. Interspecific differences in the diel vertical migration of marine copepods: the implications of size, color, and morphology // *Limnology and Oceanography*. 1994. Vol. 39. No. 7. P. 1621–1629. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.7.1621>.
19. Hernández-León S., Gómez M., Pagazaurtundua M., Portillo-Hahnefeld A., Montero I., Almeida C. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux // *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. 2001. Vol. 48. Iss. 4. P. 1071–1092. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00074-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00074-1).
20. Hernández-León S., Putzeys S., Almeida C., Bécognée P., Marrero-Díaz A., Aristegui J., Yebra L. Carbon export through zooplankton active flux in the Canary Current // *Journal of Marine Systems*. 2019. Vol. 189. P. 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.09.002>.
21. Hirche H. J. Life cycle of the copepod Calanus hyperboreus in the Greenland Sea // *Marine Biology*. 1997. Vol. 128. P. 607–618. <https://doi.org/10.1007/s002270050127>.
22. Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinada A. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // *Marine Biology*. 2001. Vol. 139. P. 587–596. <https://doi.org/10.1007/s002270100608>.
23. Isla A., Scharek R., Latasa M. Zooplankton diel vertical migration and contribution to deep active carbon flux in the NW Mediterranean // *Journal of Marine Systems*. 2015. Vol. 143. P. 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.10.017>.
24. Jónasdóttir S. H., Naustvoll L., Tegllus F. W., Agersted M. D., Grenwald J. C., Melle W., Nielsen T. G. Calanus finmarchicus basin scale life history traits and role in community carbon turnover during spring // *ICES Journal of Marine Science*. 2022. Vol. 79. No. 3. P. 785–802. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac013>.
25. Kobari T., Kitamura M., Minowa M., Isami H., Akamatsu H., Kawakami H., Honda M. C. Impacts of the wintertime mesozooplankton community to downward carbon flux in the subarctic and subtropical Pacific Oceans // *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. 2013. Vol. 81. P. 78–88. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.07.003>.
26. Kubryakov A. A., Puzina O. S., Mazyuk A. I. Cross-slope buoyancy fluxes cause intense asymmetric generation of submesoscale eddies on the periphery of the Black Sea mesoscale anticyclones // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2022. Vol. 127. No. 6. P. e2021JC018189. <https://doi.org/10.1029/2021JC018189>.
27. Lee S. W., Song H. Y., Yoon J. J., Lee D. B., Choi K. H. Respiration of dominant copepods measured with oxygen microsensors in Garolim Bay, Yellow Sea of Korea // *Journal of Coastal Research*. 2024. Vol. 116. P. 31–35. <https://doi.org/10.2112/JCR-SI116-007.1>.

28. Longhurst A., Williams R. Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is a small number // *Journal of Plankton Research*. 1992. Vol. 14. No. 11. P. 1495–1509. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.11.1495>.
29. Mutlu E. Offshore diel vertical distribution of meso/macro-holo/mero zooplankton in the Southern Black Sea // *Journal of Applied Biological Sciences*. 2020. Vol. 14. No. 3. P. 249–267. Available at: <https://jabsonline.org/index.php/jabs/article/view/765>.
30. Podymov O. I., Ocherednik V. V., Silvestrova K. P., Zatsepin A. G. Upwellings and downwellings caused by mesoscale water dynamics in the coastal zone of Northeastern Black Sea // *Journal of Marine Science and Engineering*. 2023. Vol. 11. No. 8. P. 1628. <https://doi.org/10.3390/jmse11081628>.
31. Postel L., Fock H., Hagen W. ICES zooplankton methodology manual. Elsevier. Academic Press: London, UK, 2000. P. 83–174.
32. Putzeys S., Yebra L., Almeida C., Bécognée P., Hernández-León S. Influence of the late winter bloom on migrant zooplankton metabolism and its implications on export fluxes // *Journal of Marine Systems*. 2011. Vol. 88. No. 4. P. 553–562. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.07.005>.
33. Sadighrad E., Fach B. A., Arkin S. S., Salihoğlu B., Hüsrevoğlu Y. S. Mesoscale eddies in the Black Sea: Characteristics and kinematic properties in a high-resolution ocean model // *Journal of Marine Systems*. 2021. Vol. 223. P. 103613. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103613>.
34. Steinberg D. K., Carlson C. A., Bates N. R., Goldthwait S. A., Madin L. P., Michaels A. F. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea // *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. 2000. Vol. 47. No. 1. P. 137–158. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7).
35. Steinberg D. K., Carlson C. A., Bates N. R., Goldthwait S. A., Madin L. P., Michaels A. F. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea // *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. 2000. Vol. 47. No. 1. P. 137–158. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7).
36. Steinberg D. K., Landry M. R. Zooplankton and the ocean carbon cycle // *Annual review of marine science*. 2017. Vol. 9. P. 413–444. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>.
37. Svetlichny L. S., Yuneva T. V., Hubareva E. S., Schepkina A. M., Besiktepe S., Kideys A. E., Sahin F. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 2009. Vol. 374. P. 199–213. <https://doi.org/10.3354/meps07740>.
38. Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M. Comparative trends in respiration rates, sinking and swimming speeds of copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* with comments on the cost of brooding strategy // *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2017. Vol. 488. P. 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.12.005>.
39. Visser A. W., Grønning J., Jónasdóttir S. H. *Calanus hyperboreus* and the lipid pump // *Limnology and Oceanography*. 2017. Vol. 62. No. 3. P. 1155–1165. <https://doi.org/10.1002/lno.10492>.
40. Walve J., Larsson U. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implications for nutrient recycling // *Journal of plankton research*. 1999. Vol. 21. No. 12. P. 2309–2321. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.12.2309>.
41. Yebra L., Almeida C., Hernández-León S. Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters // *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*. 2005. Vol. 52. No. 1. P. 69–83. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.08.010>.
42. Yebra L., Herrera I., Mercado J. M., Cortés D., Gómez-Jakobsen F., Alonso A., Valcárcel-Pérez N. Zooplankton production and carbon export flux in the western Alboran Sea gyre (SW Mediterranean) // *Progress in oceanography*. 2018. Vol. 167. P. 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2018.07.009>.

Статья поступила в редакцию 08.04.2024, одобрена к печати 09.10.2024.

Для цитирования: Ляшко Т. В., Муханов В. С., Литвинюк Д. А. Оценка вертикального потока углерода, связанного с дыханием мигрирующих копепод *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* в Черном море // Океанологические исследования. 2024. № 52 (3). С. 116–132. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2024.52\(3\).7](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2024.52(3).7).

ESTIMATION OF THE VERTICAL CARBON FLUX ASSOCIATED WITH THE RESPIRATION OF MIGRATING COPEPODS *CALANUS EUXINUS* AND *PSEUDOCALANUS ELONGATUS* IN THE BLACK SEA

T. V. Liashko, V. S. Mukhanov, D. A. Litvinyuk

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS,
2, Nakhimov Avenue, Sevastopol, 299011, Russia,
e-mail: tatyana.lyashko.00@mail.ru*

Diel vertical migrations of zooplankton make a significant contribution to the functioning of the biological pump by providing active transport of carbon from surface layers to depth. In the Black Sea, quantitative assessments of this process have not been carried out until now. In this work, for the first time, calculated values of the carbon flux associated with the respiration of two mass species of migrating copepods, *Calanus euxinus* and *Pseudocalanus elongatus*, were obtained. The study was conducted at 13 daily stations in the northern and northeastern parts of the Black Sea from April to September 2020–2021 (cruises No. 114, 116, 118 of the R/V “Professor Vodyanitsky”). To estimate the carbon flux, we used: (1) expedition data on the daily dynamics of the vertical distribution of copepod abundance and biomass; (2) the Vinogradov’s migration coefficients obtained on their basis, characterizing the intensity of vertical movements of organisms; (3) calculated values of the intensity of their respiration, taking into account the water temperature and the time spent by them at depth during daylight hours. It was shown that the main contribution (up to 90 %) to the studied carbon flux was made by females and fifth-stage copepodites of *C. euxinus*. The values of the total flux increased from the spring minimum of $0.14 \text{ mmol C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ in April to a maximum ($0.46 \text{ mmol C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$) in September. The results obtained may indicate an important role of diel vertical migrations of zooplankton in the functioning of the biological pump of the Black Sea. The relevance of further studies of the seasonal and interannual dynamics of zooplankton migrations and associated fluxes, as well as their response to changes in climate and hydrological conditions in the Black Sea, is emphasized.

Keywords: *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, diel vertical migrations, biological pump, carbon flux, respiration, the Black Sea

Acknowledgements: Research work on topic No. 124030400057-4 “Transformation of the structure and functions of marine pelagic ecosystems under conditions of anthropogenic impact and climate change”. We thank staff of the Plankton Department of IBSS and the Laboratory of Plankton Ecology of the IO RAS for helping with sampling.

References

1. Aarflot, J. M., H. R. Skjoldal, P. Dalpadado, and M. Skern-Mauritzen, 2018: Contribution of *Calanus* species to the mesozooplankton biomass in the Barents Sea. ICES, *Journal of Marine Science*, **75** (7), 2342–2354, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx221>.
2. Aleksandrov, B., E. Arashkevich, A. Gubanova, and A. Korshenko, 2014: Black Sea monitoring guidelines: mesozooplankton. *Publ. EMBLAS Project, BSC*, 31, Available at: http://www.blacksea-commission.org/Downloads/Mesozooplankton_Manual_2015_ISBN%20%20978-617-7953-33-2.pdf.
3. Arashkevich, E. G., K. Stefanova, V. Bandelj, I. Siokou, T. T. Kurt, Y. A. Orek, F. Timofte, A. Timonin, and C. Solidoro, 2014: Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics. *Journal of Marine Systems*, **135**, 81–96, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>.
4. Auel, H., M. Klages, and I. Werner, 2003: Respiration and lipid content of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* overwintering 1 m above the seafloor at 2.300 m water depth in the Fram Strait. *Marine biology*, **143**, 275–282, <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1061-4>.
5. 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, [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00029-X).
6. Bianchi, D., C. Stock, E. D. Galbraith, and J. L. Sarmiento, 2013: Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Global Biogeochemical Cycles*, **27** (2), 478–491, <https://doi.org/10.1002/gbc.20031>.
7. Buesseler, K. O. and P. W. Boyd, 2009: Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean. *Limnology and Oceanography*, **54** (4), 1210–1232, <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.4.1210>.
8. Burd, A. B., D. A. Hansell, D. K. Steinberg, T. R. Anderson, J. Aristegui, F. Baltar, and T. Tanaka, 2010: Assessing the apparent imbalance between geochemical and biochemical indicators of meso- and bathypelagic biological activity: What the @ \$#! is wrong with present calculations of carbon budgets? *Deep Sea Research, Part II: Topical Studies in Oceanography*, **57** (16), 1557–1571, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.022>.
9. Cook, K. B., A. Belcher, D. B. Juez, G. Stowasser, S. Fielding, R. A. Saunders, and D. J. Mayor, 2023: Carbon budgets of Scotia Sea mesopelagic zooplankton and micronekton communities during austral spring. *Deep Sea Research, Part II: Topical Studies in Oceanography*, **210**, 105296, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2023.105296>.
10. Dam, H. G., M. R. Roman, and M. J. Youngbluth, 1995: Downward export of respiratory carbon and dissolved inorganic nitrogen by diel-migrant mesozooplankton at the JGOFS Bermuda time-series station. *Deep Sea Research, Part I: Oceanographic Research Papers*, **42** (7), 1187–1197, [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00048-B](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00048-B).
11. Friedlingstein, P., M. O'sullivan, M. W. Jones, R. M. Andrew, J. Hauck, A. Olsen, and S. Zaehle, 2020: Global carbon budget 2020. *Earth System Science Data Discussions*, 2020, 1–3, <https://doi.org/10.5194/essd-12-3269-2020>.
12. Gubanova, A., D. Altukhov, K. Stefanova, E. Arashkevich, L. Kamburska, I. Prusova, L. Svetlichny, F. Timofte, and Z. Uysal, (2014: Species composition of Black Sea marine planktonic copepods. *Journal of Marine Systems*, **135**, 44–52, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.12.004>.
13. Hansen, A. N. and A. W. Visser, 2016: Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model. *Limnology and Oceanography*, **61** (2), 701–710, <https://doi.org/10.1002/lno.10249>.
14. Halfter, S., E. L. Cavan, P. Butterworth, K. M. Swadling, and P. W. Boyd, 2022: “Sinking dead”—how zooplankton carcasses contribute to particulate organic carbon flux in the

- subantarctic Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*, **67** (1), 13–25, <https://doi.org/10.1002/lno.11971>.
15. Hansen, B. H., A. M. Tarrant, P. H. Lenz, V. Roncalli, R. Almeda, O. J. Broch, and K. E. Tollefsen, 2023: Effects of petrogenic pollutants on North Atlantic and Arctic *Calanus* copepods: From molecular mechanisms to population impacts. *Aquatic Toxicology*, 106825, <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106825>.
 16. Hays, G. C., C. A. Proctor, A. W. G. John, and A. J. Warner, 1994: Interspecific differences in the diel vertical migration of marine copepods: the implications of size, color, and morphology. *Limnology and Oceanography*, **39** (7), 1621–1629, <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.7.1621>.
 17. Hernández-León, S., M. Gómez, M. Pagazaurtundua, A. Portillo-Hahnefeld, I. Montero, and C. Almeida, 2001: Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*, **48** (4), 1071–1092, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00074-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00074-1).
 18. Hernández-León, S., S. Putzeys, C. Almeida, P. Bécognée, A. Marrero-Díaz, J. Aristegui, and L. Yebra, 2019: Carbon export through zooplankton active flux in the Canary Current. *Journal of Marine Systems*, **189**, 12–21, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.09.002>.
 19. Hirche, H. J., 1997: Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. *Marine Biology*, **128**, 607–618, <https://doi.org/10.1007/s002270050127>.
 20. Ikeda, T., Y. Kanno, K. Ozaki, and A. Shinada, 2001: Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, **139**, 587–596, <https://doi.org/10.1007/s002270100608>.
 21. Isla, A., R. Scharek, and M. Latasa, 2015: Zooplankton diel vertical migration and contribution to deep active carbon flux in the NW Mediterranean. *Journal of Marine Systems*, **143**, 86–97, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.10.017>.
 22. Jónasdóttir, S. H., L. Naustvoll, F. W. Teglhus, M. D. Agersted, J. C. Grenwald, W. Melle, and T. G. Nielsen, 2022: *Calanus finmarchicus* basin scale life history traits and role in community carbon turnover during spring. *ICES, Journal of Marine Science*, **79** (3), 785–802, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac013>.
 23. Kobari, T., M. Kitamura, M. Minowa, H. Isami, H. Akamatsu, H. Kawakami, and M. C. Honda, 2013: Impacts of the wintertime mesozooplankton community to downward carbon flux in the subarctic and subtropical Pacific Oceans. *Deep Sea Research, Part I: Oceanographic Research Papers*, **81**, 78–88, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.07.003>.
 24. Kubryakov, A. A., O. S. Puzina, and A. I. Mizyuk, 2022: Cross-Slope Buoyancy Fluxes Cause Intense Asymmetric Generation of Submesoscale Eddies on the Periphery of the Black Sea Mesoscale Anticyclones. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **127** (6), e2021JC018189, <https://doi.org/10.1029/2021JC018189>.
 25. Lee, S. W., H. Y. Song, J. J. Yoon, D. B. Lee, and K. H. Choi, 2024: Respiration of Dominant Copepods Measured with Oxygen Microsensors in Garolim Bay, Yellow Sea of Korea. *Journal of Coastal Research*, **116**, 31–35, <https://doi.org/10.2112/JCR-SI116-007.1>.
 26. Longhurst, A. and R. Williams, 1992: Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is a small number. *Journal of Plankton Research*, **14** (11), 1495–1509, <https://doi.org/10.1093/plankt/14.11.1495>.
 27. 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, <https://jabsonline.org/index.php/jabs/article/view/765>.
 28. Petipa, T. S., L. I. Sazhina, and E. P. Delalo, 1963: Vertikal'noe raspredelenie zooplanktona v Chernom more (Vertical distribution of zooplankton in the Black Sea). *Proceedings of the Sevastopol Biological Station*, **16**, 119–137.
 29. Podymov, O. I., V. V. Ocherednik, K. P. Silvestrova, and A. G. Zatsepin, 2023: Upwellings and downwellings caused by mesoscale water dynamics in the coastal zone of Northeastern

- Black Sea. *Journal of Marine Science and Engineering*, **11** (8), 1628, <https://doi.org/10.3390/jmse11081628>.
30. Postel, L., H. Fock, and W. Hagen, 2000: *ICES zooplankton methodology manual*. Elsevier. Academic Press: London, 83–174.
 31. Putzeys, S., L. Yebra, C. Almeida, P. Bécognée, and S. Hernández-León, 2011: Influence of the late winter bloom on migrant zooplankton metabolism and its implications on export fluxes. *Journal of Marine Systems*, **88** (4), 553–562, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.07.005>.
 32. Sadighrad, E., B. A. Fach, S. S. Arkin, B. Salihoğlu, and Y. S. Hüsrevoğlu, 2021: Mesoscale eddies in the Black Sea: Characteristics and kinematic properties in a high-resolution ocean model. *Journal of Marine Systems*, **223**, 103613, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103613>.
 33. Steinberg, D. K., C. A. Carlson, N. R. Bates, S. A. Goldthwait, L. P. Madin, and A. F. Michaels, 2000: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research, Part I: Oceanographic Research Papers*, **47** (1), 137–158, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7).
 34. Steinberg, D. K., C. A. Carlson, N. R. Bates, S. A. Goldthwait, L. P. Madin, and A. F. Michaels, 2000: Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research, Part I: Oceanographic Research Papers*, **47** (1), 137–158, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7).
 35. Steinberg, D. K. and M. R. Landry, 2017: Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual review of marine science*, **9**, 413–444, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>.
 36. Svetlichny, L. S., T. V. Yuneva, E. S. Hubareva, A. M. Schepkina, S. Besiktepe, A. E. Kideys, and F. Sahin, 2009: Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **374**, 199–213, <https://doi.org/10.3354/meps07740>.
 37. Svetlichny, L., E. Hubareva, and M. Isinibilir, 2017: Comparative trends in respiration rates, sinking and swimming speeds of copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* with comments on the cost of brooding strategy. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **488**, 24–31, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.12.005>.
 38. Vinogradov, M. E., 1968: *Vertikal'noe raspredelenie okeanicheskogo zooplanktona (Vertical distribution of oceanic zooplankton)*. Moscow, Nauka, 320 p.
 39. Visser, A. W., J. Grønning, and S. H. Jónasdóttir, 2017: *Calanus hyperboreus* and the lipid pump. *Limnology and Oceanography*, **62** (3), 1155–1165, <https://doi.org/10.1002/lno.10492>.
 40. Walve, J. and U. Larsson, 1999: Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implications for nutrient recycling. *Journal of plankton research*, **21** (12), 2309–2321, <https://doi.org/10.1093/plankt/21.12.2309>.
 41. Yebra, L., C. Almeida, and S. Hernández-León, 2005: Vertical distribution of zooplankton and active flux across an anticyclonic eddy in the Canary Island waters. *Deep Sea Research, Oceanographic Research Papers*, **52** (1), 69–83, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.08.010>.
 42. Yebra, L., I. Herrera, J. M. Mercado, D. Cortés, F. Gómez-Jakobsen, A. Alonso, and N. Valcárcel-Pérez, 2018: Zooplankton production and carbon export flux in the western Alboran Sea gyre (SW Mediterranean). *Progress in oceanography*, **167**, 64–77, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.07.009>.

Submitted 08.04.2024, accepted 09.10.2024.

For citation: Liashko, T. V., V. S. Mukhanov, and D. A. Litvinyuk, 2024: Estimation of the vertical carbon flux associated with the respiration of migrating copepods *Calanus euxinus* and *Pseudocalanus elongatus* in the Black Sea. *Journal of Oceanological Research*, **52** (3), 116–132, [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR2024.52\(3\).7](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR2024.52(3).7).