

Please, scroll down for full text

Source : *Hydrobiological and Ichthyological Investigations on the White Sea. Project "White Sea".*
Leningrad: Zoological Institute, 1987, pp. 30-50

Author : R. V. Prigunkova

Title : About the investigations of zooplankton on the White Sea
Biological Station of Russian Academy of Sciences

Summary : This paper considers the governing features of zooplankton development in the White Sea in relation to the condition of the marine environment. The main emphasis has been given to the description of dynamics of seasonal zooplankton numbers based on data collection at the decadal station in the Kandalaksha Bay. The parameters of annual development cycles for different zooplankton species are used to give a definition for biological seasons.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
СЕКЦИЯ ПО БЕЛОМУ МОРЮ ИХТИОЛОГИЧЕСКОЙ КОМИССИИ

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ИХТИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА БЕЛОМ МОРЕ

Сборник научных трудов
(Проект «Белое море»)

ЛЕНИНГРАД
1987

ОБ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЗООПЛАНКТОНА НА БЕЛОМОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР

До организации в 1949 г. Беломорской биологической станции при Карельском филиале АН СССР исследования зоопланктона Белого моря носили в основном качественный характер. К этому времени фаунистический состав планктона был уже известен довольно полно благодаря целому ряду работ (Вагнер, 1885; Педашенко, 1897; Линко, 1900; Виркетис, 1926; Хмызникова, 1947 и др.). В результате комплексного изучения гидрологических и биологических процессов в Белом море (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1929 и др.) оказалось возможным выявить основные особенности вертикального и горизонтального распространения многих видов зоопланктона, а также получить первое представление о структуре планктонного сообщества этого водоема (Виркетис, 1926, 1929; Хмызникова, 1947).

Количественные исследования беломорского зоопланктона проводились в тот период нерегулярно. В разных экспедициях сбор и обработка материала велись по различным методикам, что затрудняло сравнение полученных данных. Тем не менее количественная оценка распределения планктонных организмов позволила выявить целый ряд закономерностей пространственной изменчивости зоопланктона (Виркетис, 1929; Богоров, 1932; Яшнов, 1940; Хмызникова, 1947).

Первое представление о биомассе планктона в Белом море было получено по материалам экспедиции э/с «Персей» в июне 1926 г. (Яшнов, 1940). Исследовательские работы по аналогичной методике были возобновлены лишь в конце 40-х годов, однако они охватили ограниченную акваторию Белого моря (Камшилов, 1951, 1952, 1957).

Широкие количественные исследования зоопланктона начались с момента образования Беломорской биологической станции Карельского филиала АН СССР. В связи с сокращением запасов сельди в Белом море встал вопрос об обеспеченности пищей этого важного промыслового вида. В 1949 г. во многих нерестовых участках сельди было проведено изучение ее питания, а также состояния зоопланктона как кормовой базы молоди и взрослых рыб. С появлением экспедиционных судов «Испытатель» и «Профессор Месяцев» подобные исследования начали проводиться и в открытых районах моря. В 1951—1952 гг. было организовано широкое комплексное изучение Онежского залива, которое включало также работы по зоопланктону. В результате коллективного труда сотрудников многих научных организаций был составлен атлас «Научные основы рыбопромысловой карты Онежского залива Белого моря» (1959). В разделе по зоопланктону рассматривалась кор-

мовая база пелагических рыб. На картосхемах распределения зоопланктона были выделены районы с высокой концентрацией биомассы и определена их значимость для откорма различных рыб-планктонофагов (Эпштейн, 1959).

Работы в Онежском заливе положили начало новому этапу в изучении зоопланктона Белого моря. Впервые количественные исследования зоопланктона стали проводиться в сезонном аспекте. В зимний период работы велись лишь в прибрежной зоне и носили эпизодический характер. В весенний, летний и осенний сезоны экспедиционные исследования охватывали почти всю акваторию Онежского залива. Благодаря комплексному характеру работ удалось понять основные закономерности количественного распределения зоопланктона в разные периоды года и выявить степень воздействия кормовой базы на состояние популяций некоторых рыб (Эпштейн, 1957). Подобные экспедиционные исследования осуществлялись и в других районах Белого моря (Эпштейн, 1957а, 1963; Иванова, 1962).

Несмотря на интенсивные исследования зоопланктона, по целому ряду вопросов имелись существенные разногласия. Так, например, М. М. Камшилов (1957) поддерживал точку зрения В. А. Яшнова (1940) о том, что по количеству зоопланктона Белое море сравнимо с юго-западной частью Баренцева моря. Данные Л. М. Эпштейн (1957, 1963) подтверждали мнение Л. А. Зенкевича (1947) о сравнительной бедности беломорского планктона. Подобные противоречия могли быть связаны с изменениями условий среды во времени. Для понимания многих биологических явлений необходимы были длительные регулярные наблюдения.

Такие исследования стали возможны в результате организации в 1957 г. стационарной научной базы Беломорской биологической станции Карельского филиала АН СССР, которая в 1963 г. была передана Зоологическому институту АН СССР. База располагалась на Карельском берегу Кандалакшского залива в устьевой части губы Чупа с глубинами до 66 м. Здесь в 1957/1958 гг. на декадной станции Д-1 были проведены круглогодичные наблюдения за изменениями структуры и количества зоопланктона (Иванова, 1962). Одновременно с этими исследованиями изучался гидрологический режим данного района (Пясковский, 1963).

Ранее в 1934—1936 гг. на Беломорской методической станции Государственного гидрологического института, расположенной в районе Малой Пирью-губы Кандалакшского залива, было получено первое представление о сезонных и межгодовых изменениях биомассы всего планктона, однако ежегодные наблюдения не включали изучения состава и структуры зоопланктона (Воронков, Кречман, 1939). Наблюдения за сезонными изменениями биомассы планктона были проведены также в губе Колвица Кандалакшского залива в 1952 г. (Камшилов, 1957). Исследования сезонных изменений состава и структуры беломорского зоопланктона велись до 1957 г. лишь в отдельные периоды года: в 1931 г. — летом и осенью (Виркетис, 1939), в 1954 г. — весной и летом (Иванова, 1962). Круглогодичных наблюдений за структурой и количеством зоопланктона не проводилось до 1957 г.

Работы на декадной станции в губе Чупа планировались в соответствии с программой, сформулированной организатором Беломорской биологической станции В. В. Кузнецовым (1958): «Основные задачи стационарных биологических исследований должны включать сезонные, годовые и многолетние колебания и изменения в характере основных биологических свойств у ведущих представителей беломорской флоры

и фауны». Однако по ряду обстоятельств в 1959 г. и 1960 г. не удалось организовать круглогодичных наблюдений за зоопланктоном: материал собирался эпизодически, с частыми пропусками. Лишь в 1961 г. исследования зоопланктона приняли регулярный характер и продолжались с незначительными перерывами до последнего времени.

Сбор и обработка материала велась по стандартной методике ВНИРО. Зоопланктон собирался по слоям 0—10 м, 10—25 м, 25—63 м, зимой — со льда, в остальное время — с борта научно-исследовательского судна. Орудием лова служила замыкающаяся сеть Джеди с диаметром входного отверстия 36 см и мельничным ситом № 38. Одновременно с исследованиями зоопланктона проводилось изучение гидрологического режима губы Чупа (Савоськин, 1969; Бабков, 1982).

За 30-летний период существования Беломорской биологической станции в работах на декадной станции принимали участие многие сотрудники и члены команд станционных судов. Зимой почти ежегодно в сборе материала активно участвовал К. В. Суннари. Обработку собранного материала проводили С. С. Иванова, Р. В. Прыгункова, С. С. Бурлакова, И. П. Кутчева. Многолетний материал, полученный по единой методике, позволил выявить целый ряд закономерностей в жизнедеятельности планктонного сообщества губы Чупа.

Исследования временной изменчивости зоопланктона проводились и в других районах Белого моря на базе различных учреждений (МГУ, ПИНРО, ЛГУ), однако по своей продолжительности они значительно уступали исследованиям в губе Чупа. С 1959 г. на Беломорской биологической станции МГУ в течение многих лет велась декадная наблюдения за изменениями зоопланктона в проливе Великая Салма Кандалакшского залива (Перцова, 1962, 1974; Перцова, Сахарова, 1967; и др.). Сравнение полученных результатов с данными по губе Чупа показало, что наиболее значительные отклонения в сезонном развитии зоопланктона имеют в обоих районах сходный характер и почти совпадают по декадам. Так, например, в середине лета 1962 г. наблюдалось резкое уменьшение количества зоопланктона как в Великой Салме (Логинава, Перцова, 1967), так и в губе Чупа (Прыгункова, 1967).

Для этих районов Кандалакшского залива были зафиксированы сходные особенности сезонного развития планктонного сообщества в 1966 г., отличавшемся необычным гидрологическим режимом. Резкое понижение солености по всему Кандалакшскому заливу и слабое летнее прогревание воды привели к задержке развития и малочисленности многих форм зоопланктона (Перцова, Сахарова, 1967, 1970; Русанова, Хлебович, 1967; Прыгункова, 1970).

В 1978—1980 гг. сотрудниками ПИНРО были проведены ежедекадные наблюдения за планктоном и питанием личинок сельди в губе Палкина Кандалакшского залива. Сравнение полученных результатов с данными по губе Чупа обнаружило много общего в сезонных изменениях структуру зоопланктона этих районов (Сюзева, 1982; Прыгункова и др., 1985). Приведенные примеры позволяют предположить, что сезонные и межгодовые изменения структуры и количества зоопланктона, наблюдаемые в губе Чупа, характерны для Кандалакшского залива в целом.

Большая сезонная изменчивость гидрологических условий в губе Чупа приводит к высокой динамичности планктонного сообщества. Виды зоопланктона сменяют друг друга в определенной последовательности (рис. 1), повторяющейся из года в год с некоторыми отклонениями (Прыгункова, 1970). В верхнем 25-метровом слое воды, который является в губе Чупа основным продуктивным слоем (Хлебович, 1974),

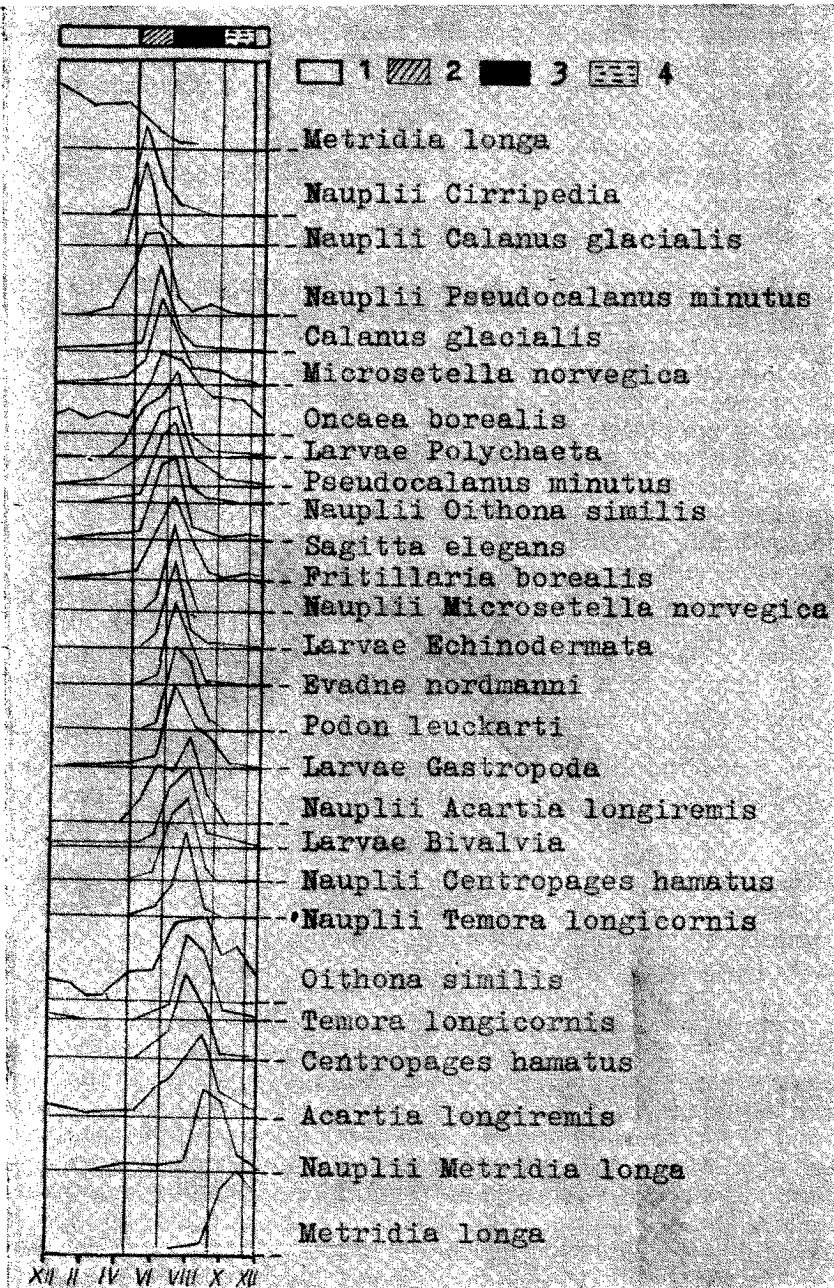


Рис. 1. Сезонный ход численности массовых форм зоопланктона в губе Чупа (станция Д-1) в «среднем» году (в % от максимальной средне-месячной численности).

1 — зима, 2 — весна, 3 — лето, 4 — осень.

температура изменяется от отрицательных значений зимой до 10—15°C летом (Савоськин, 1969; Бабков, 1982). В разные периоды года здесь развиваются в массовом количестве виды различной зоогеографической природы: от высокоарктических до бореальных. Холодноводные арктические формы мигрируют летом в глубинные слои Кандалакшского залива, где постоянно сохраняется низкая температура воды.

Виды зоопланктона, не связанные в течение своего онтогенеза с верхним продуктивным слоем, а постоянно обитающие в глубоких слоях, не развиваются в массовом количестве в Белом море. У массовых форм зоопланктона губы Чупа максимум численности приурочен к тому периоду года, когда температура верхнего 25-метрового слоя соответствует температурному оптимуму вида. Оптимальные значения температуры рассчитывались по частоте встречаемости вида в количестве, близком к максимальному.

По материалам, осредненным за 1961—1968 гг., установлено, что пик численности у холодноводных арктических форм приурочен к осени или весне, у арктическо-бореальных — к весне или началу лета, у тепловодных бореальных форм — ко второй половине лета, когда прогрев воды наибольший. Широко распространенные эврибионтные виды имеют продолжительное массовое развитие (Прыгункова, 1974).

Межгодовые отличия в ходе сезонных процессов вызываются главным образом температурными аномалиями в водной толще губы Чупа. В теплые годы появление многих видов и их массовое развитие наблюдаются раньше обычного. Это было характерно для 1962, 1968, 1973, 1974, 1978 гг. В годы со слабым прогреванием воды многие сезонные процессы протекали в более поздние сроки, что наблюдалось в 1966, 1969, 1971 гг. (Прыгункова, 1970; 1979; Бабков, Прыгункова, 1974).

Кроме температуры, на ход сезонного развития зоопланктона влияют и другие факторы сезонного характера: соленость, устойчивость водных слоев, обилие фитопланктона, для которых характерна значительная межгодовая изменчивость (Русанова, Хлебович, 1967; Савоськин, 1969; Хлебович, 1974; Прыгункова, Бурлакова, 1977; Прыгункова, 1979; Бабков, 1982, 1985).

Сезонные явления в биологии различных морей находятся в прямой зависимости от гидрологических сезонов, а последние — от климатических (Богоров, 1941). При определении границ гидрологических сезонов принято основываться на температурном факторе (Бабков, 1985), однако из-за сложности гидрологического режима Белого моря редко удается обнаружить достоверную корреляцию биологических процессов с температурой воды и, еще реже, с другими факторами среды, поэтому выделение биологических сезонов основывалось на таких процессах в планктоне, сроки протекания которых коррелировали либо с гидрологическими факторами, либо с другими независимыми биологическими процессами (Прыгункова, 1970, 1985). Принципы определения границ сезонов поробно разбирались в предыдущих работах; здесь же приводится лишь список процессов, являющихся объективными критериями биологических сезонов в планктоне губы Чупа Белого моря (табл. 1).

Предложенная методика помогает сравнивать ход сезонных явлений в разные годы. В настоящей работе в качестве примера показано сезонное развитие планктонного сообщества за 2 года (1962 и 1966 гг.) с резко отличающимися гидрологическими условиями (рис. 2, 3).

1962 г. был одним из самых теплых за период исследований (Бабков, 1982). На декадной станции почти всю зиму отмечались положительные температуры воды глубже 15—20 м. Из-за слабого зимнего ох-

Основные показатели биологических сезонов в планктоне губы Чупа

Сезоны	Биологические процессы
Биологическая весна	1. Появление науплиусов <i>Cirripedia</i> 2. Появление науплиусов <i>Calanus glacialis</i> 3. Появление науплиусов <i>Temora longicornis</i> 4. Максимум численности науплиусов <i>Pseudocalanus minutus</i> 5. Максимум численности пятой копепоидитной стадии <i>C. glacialis</i> 6. Появление молоди <i>C. glacialis</i> 7. Появление яйцевых мешков у <i>Microsetella norvegica</i>
Весенне-летний переходный период	8. Появление науплиусов <i>Acartia longiremis</i> 9. Появление молоди <i>T. longicornis</i> 10. Максимум численности <i>C. glacialis</i> 11. Максимум численности <i>M. norvegica</i> 12. Максимум численности молоди <i>P. minutus</i> 13. Появление личинок <i>Echinodermata</i> 14. Появление науплиусов <i>M. norvegica</i> 15. Максимум численности <i>Oncaea borealis</i>
Биологическое лето	16. Исчезновение молоди <i>C. glacialis</i> 17. Максимум численности <i>Cladocera</i> 18. Максимум численности планктонных личинок моллюсков 19. Исчезновение науплиусов <i>Cirripedia</i> 20. Максимум численности <i>T. longicornis</i> 21. Исчезновение личинок <i>Echinodermata</i>
Биологическая осень	22. Доминирование переходит к <i>Oithona similis</i> , <i>O. borealis</i> , <i>P. minutus</i> 23. Исчезновение науплиусов <i>T. longicornis</i> 24. Исчезновение молоди <i>T. longicornis</i> 25. Исчезновение науплиусов <i>P. minutus</i> 26. Исчезновение самцов <i>O. similis</i>

Примечание. 1—7, 10, 12, 15 — весенние процессы; 8, 9, 11, 13, 14, 16—21 — летние процессы; 22—26 — осенние процессы.

лаждения весенний прогрев верхних слоев начался необычно рано (с 10 апреля) и быстро распространился вглубь. Положительные температуры установились в верхнем 25-метровом слое очень рано (к 30 мая). Летнее прогревание достигло наибольшей степени уже в июле, и тепло сохранялось в водной толще продолжительное время (в течение 3 месяцев температура верхнего 25-метрового слоя оставалась выше 5°C).

1966 г. оказался самым холодным из-за больших аномалий гидрологического режима. За суровую зиму почти по всей акватории Белого моря образовался мощный ледяной покров. Весной лед не вынесло, как обычно, в Баренцево море из-за устойчивых восточных ветров, и ледотаяние завершилось лишь к середине июля в пределах Белого моря. Это привело к необычному понижению солености воды.

Весенний прогрев верхних слоев начался в 1966 г. очень поздно (после 16 мая). Положительные температуры установились в верхнем 25-метровом слое лишь к началу сентября. Летнее прогревание было очень незначительно. Из-за сильного опреснения верхних слоев перемешивание вод было затруднено, и тепло не проникало вглубь. Лишь на

несколько дней в августе в верхнем 10-метровом слое установились летние температуры воды (выше 10°C). На глубине 25 м температура не поднималась выше 2,3°C.

Сезонное развитие планктонного сообщества в эти годы резко отличалось (рис. 2, 3). В 1962 г. весенние процессы в планктоне протекали на месяц раньше, чем в 1966 г. Особенно большие различия наблюдались в продолжительности переходного весенне-летнего периода. Для этого периода характерно появление летних форм зоопланктона (*Temora longicornis*, *Acartia longiremis*, личинок *Echinodermata*) в поверхностных водах. В то же время несколько глубже происходит массовое развитие весенних форм (*Calanus glacialis*, *Pseudocalanus minutus*, *Oncaea borealis*).

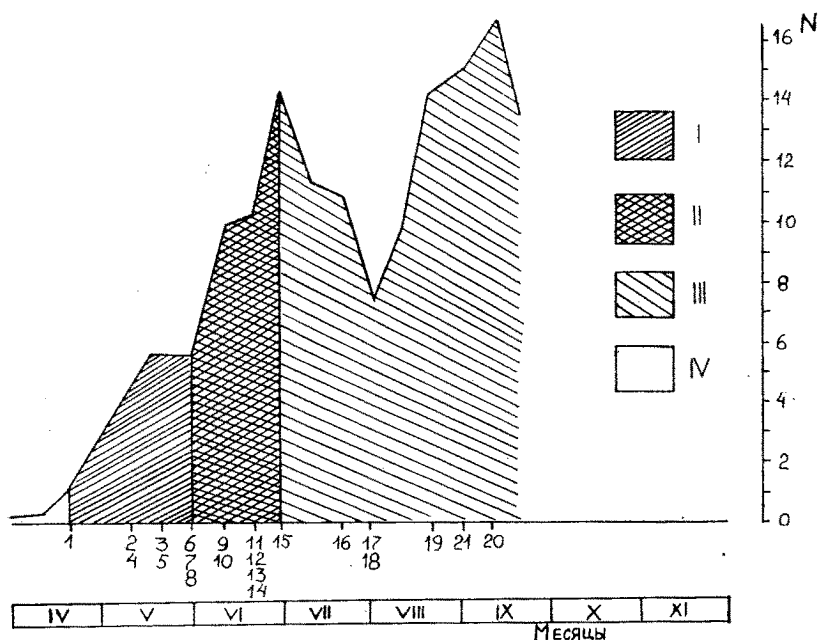


Рис. 2. Биологические сезоны в развитии планктонного сообщества в губе Чупа (станция Д-1) в 1962 г.

I — весна, II — весенне-летний переходный период, III — лето, IV — осенне-зимний период, N — численность зоопланктона, тыс. экз./м³ (скользящая средняя). Обозначения для цифр у оси абсцисс в тексте (табл. 1).

В 1962 г. переходный период был очень коротким (в июне), а в 1966 г. он продолжался необычно долго (с конца июня до конца августа). Биологическое лето в 1962 г. наблюдалось в течение 3 месяцев — с июля по сентябрь, а в 1966 г. только в сентябре.

Таким образом, на примере этих лет можно видеть, что смена биологических сезонов в планктоне губы Чупа происходит в соответствии с динамикой прогревания водной толщи.

В сравниваемые годы наблюдались также большие отличия в сезонных изменениях общего количества зоопланктона. В 1962 г. после резкого падения численности в первой половине лета началось ее быстрое увеличение, и к сентябрю численность зоопланктона достигла годового максимума (рис. 2). Это произошло за счет массового развития эврибионтных и тепловодных форм. В тот год было два четко выраженных пика численности всего зоопланктона. Первый пик в начале лета

был очень кратковременным, но по своему уровню лишь немного уступал годовому максимуму, наблюдаемому в конце лета.

В 1966 г. численность зоопланктона возрастала очень медленно и достигла своего единственного пика лишь в конце августа (рис. 3). Незначительный по величине годовой максимум численности был сформирован за счет увеличения количества холодноводных и эврибионтных организмов. Тепловодные виды были представлены летом 1966 г. единичными экземплярами.

Основные особенности сезонных изменений количества зоопланктона в 1962 и 1966 г. повторились и в некоторые другие годы. Как показали многолетние исследования на декадной станции, в их основе лежали изменения структуры планктона от сезона к сезону, протекающие по-разному в годы с резко отличающимися гидрологическими условиями (Прыгункова, 1970; Прыгункова и др., 1985).

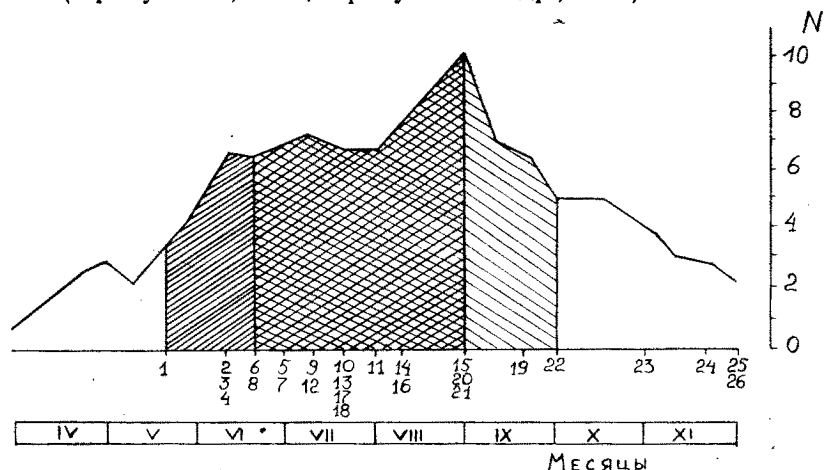


Рис. 3. Биологические сезоны в развитии планктонного сообщества в губе Чупа (станция Д-1) в 1966 г.

Обозначения как на рис. 2.

В годы, близкие по условиям к среднемноголетнему (Бабков, 1982), структурные изменения зоопланктона в верхнем 60-метровом слое устьевой части губы Чупа сводятся в общих чертах к следующему. После зимнего количественного минимума в апреле наблюдается постепенное увеличение численности и биомассы зоопланктона за счет преднерестовых миграций холодноводных видов из глубоководных районов Кандалакшского залива. В мае — июне количество зоопланктона резко возрастает за счет массового размножения и развития молоди видов холодноводного комплекса, в котором доминируют *C. glacialis*, *P. minutus*, *O. borealis*.

В июле, наряду с холодноводными формами, в массовом количестве развиваются эврибионтные виды (*Oithona similis*, *Micrisetella norvegica* и другие). Численность и биомасса зоопланктона достигают в этом месяце максимальных за год значений (рис. 4).

В августе в связи с наибольшим прогревом верхних слоев воды многие холодноводные организмы мигрируют в глубоководные районы Кандалакшского залива, где их развитие приостанавливается до следующей весны (Прыгункова, 1974). Однако численность зоопланктона понижается по сравнению с июлем лишь незначительно, так как в августе начинается массовое развитие видов тепловодного комплекса, ос-

нову которого составляет *T. longiremis*, *A. longicornis*, *Centrapages hamatus*.

Биомасса зоопланктона уменьшается в этот период очень резко, потому что наиболее интенсивные миграции происходят у крупных половозрелых форм холодноводного комплекса. Тепловодные и эврибионтные виды мезопланктона представлены в Белом море более мелкими организмами, чем холодноводные. В годы, близкие по условиям к среднемноголетнему, их общая биомасса не компенсирует убывшую биомассу холодноводных форм.

В сентябре структура зоопланктона и его численность мало отличаются от августовского состояния. Биомасса же продолжает быстро уменьшаться в связи с завершением массового развития у холодноводных видов, в результате чего элиминация (выедание хищниками) начинает преобладать над пополнением.

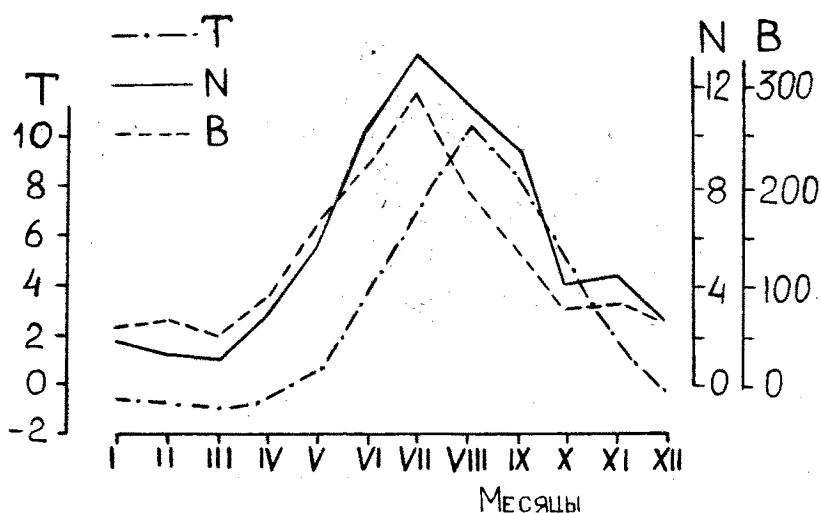


Рис. 4. Сезонные изменения температуры воды, численности и биомассы зоопланктона в губе Чупа (станция Д-1) в «среднем» году.

T — температура воды, °C в слое 0—25 м (Савоськин, 1969); *N* — численность, тыс. экз./м³, в слое 0—60 м; *B* — биомасса, мг/м³ в слое 0—60 м.

В октябре заканчивается массовое развитие у тепловодных и эврибионтных видов, что приводит к сильному понижению и численности и биомассы зоопланктона. С ноября уменьшение общего количества зоопланктона идет постепенно, достигая минимальных значений в марте.

В годы, близкие по условиям к среднемноголетнему, годовой ход осредненных (среднемесячных) значений численности и биомассы зоопланктона в исследуемом районе Белого моря носит моноциклический характер. Однако он имеет несколько иную природу, чем в других северных морях, где максимум численности формируется за счет интенсивного размножения у холодноводных видов зоопланктона, продолжающегося короткий период времени (Богоров, 1939, 1941). В Белом море количественный максимум зоопланктона в июле возникает за счет некоторого совпадения периодов массового развития у различных экологических комплексов видов. В результате с июня по сентябрь изменения численности беломорского зоопланктона носят постепенный характер, тогда как в арктических водах пик численности зоопланктона выражен очень резко.

В Белом море годы, близкие по условиям к среднемноголетнему, бывают довольно редко (Савоськин, 1969; Бабков, 1982). Обычно же гидрологические условия значительно отклоняются либо в сторону тепловодности, либо в сторону холодоводности. В результате преимущественное развитие получают различные комплексы видов, что отражается на формировании общих запасов зоопланктона.

В некоторых районах Северной Атлантики, где происходят значительные межгодовые изменения в структуре планктонного сообщества, количественное развитие зоопланктона приобретает то моноциклический, то бициклический характер (Мантейфель, 1939; Грузов, 1963; Wiborg, 1954). Подобное явление наблюдается и в Белом море, только здесь межгодовые отклонения в структуре зоопланктона отражаются в основном на годовом ходе общей биомассы. Изменения же численности зоопланктона в течение года имеют почти всегда один максимум, однако его сезонная приуроченность различается в некоторые годы на 2—3 месяца.

По характеру изменений общего количества зоопланктона четко выделяются 3 группы лет: первая — с бициклическим ходом биомассы, вторая — с моноциклическим ходом, третья — со слабовыраженными сезонными колебаниями биомассы.

Бициклический ход общей биомассы зоопланктона прослеживается в теплые года с ранним прогревом продуктивного слоя (с максимумом тепла в первую половину лета). Такое количественное развитие планктонного сообщества наблюдалось в 1962, 1968, 1973, 1974 гг., а также в 1978 и 1980 гг. (рис. 5). Первый пик биомассы образуется в подобные годы весной или в начале лета за счет увеличения количества холодоводных форм. Биомасса зоопланктона обычно достигает невысокого уровня (около 250 мг/м³), так как из-за слишком теплой весны холодоводные виды развиваются в неблагоприятных условиях. При запоздалой весне пик биомассы оказывается значительно выше, что наблюдалось в 1978 г. (рис. 5).

В период интенсивного летнего прогрева продуктивного слоя размножение у холодоводных видов почти прекращается, и выедание хищниками быстро подрывает их запасы. Это сказывается на динамике общей биомассы зоопланктона. В местах повышенной концентрации планктофагов зоопланктон почти полностью исчезает, что наблюдалось, например, в проливе Великая Салма в 1962 г. при массовых скоплениях гребневиков (Логинава, Перцова, 1967).

В губе Чупа почти круглый год биомасса всего зоопланктона зависит от обилия двух холодоводных видов — *P. minutus* и *C. glacialis*. Ее резкое падение всегда начинается с момента уменьшения доли этих видов в формировании общей биомассы (рис. 5, 6). В теплом 1978 г., например, суммарный процент *P. minutus* и *C. glacialis* на декадной станции начал понижаться уже с июля (рис. 6) и тогда же общая биомасса зоопланктона сильно уменьшилась (рис. 5). Подобная картина наблюдалась и в остальные годы со сходным гидрологическим режимом (в 1962 г. и в другие, отмеченные выше).

Несмотря на то, что наибольший прогрев воды достигался в эти годы рано (в июле), тепловодный комплекс зоопланктона не развивался в массовом количестве раньше обычного. Его интенсивное развитие происходило в августе при температуре воды, мало отличающейся от июльской. В Белом море большинство представителей тепловодного комплекса является неритическими формами. В Атлантическом океане, как было установлено Л. Н. Грузовым (1963), неритический комплекс отличается от остальных зоопланктонных комплексов постоянством хро-

ков массового развития, несмотря на изменения температурных условий. Такая же особенность сезонного развития тепловодных неритических видов обнаружена и в губе Чупа Белого моря.

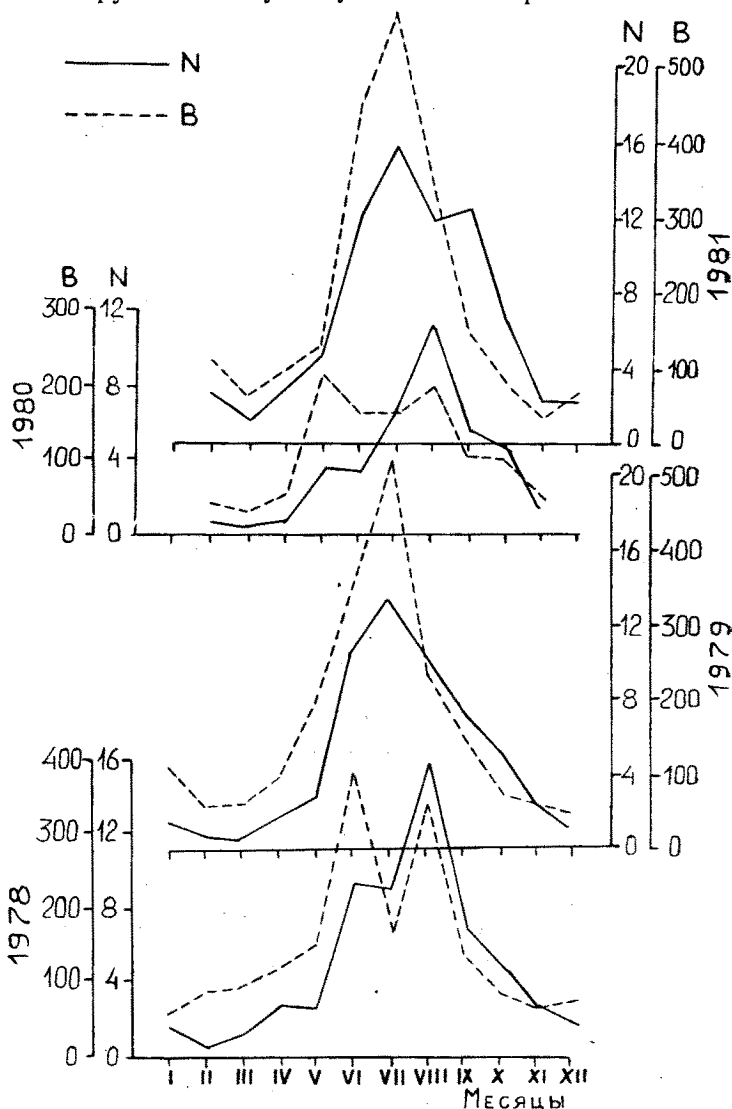


Рис. 5. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона в губе Чупа (станция Д-1) в 1978—1981 гг.

N — среднемесячные значения численности, тыс. экз./м³; *B* — среднемесячные значения биомассы, мг/м³.

Второй пик биомассы зоопланктона, наблюдающийся в теплые годы в августе (рис. 5) или сентябре, формируется в основном за счет тепловодных форм *A. logiremis*, *T. longicornis*, *C. hamatus*, как было, например, в 1978 г. и в 1980 г. (рис. 6). В результате обилия этих видов во второй половине лета общая численность зоопланктона резко повышается и достигает годового максимума. В годы с бициклическим ходом общей биомассы всегда наблюдается один и тот же характер изменений среднемесячной численности зоопланктона — ее скачкообраз-

Рис. 6. Процентный состав биомассы зоопланктона в губе Чупа (станция Д-1) в 1978—1981 гг.

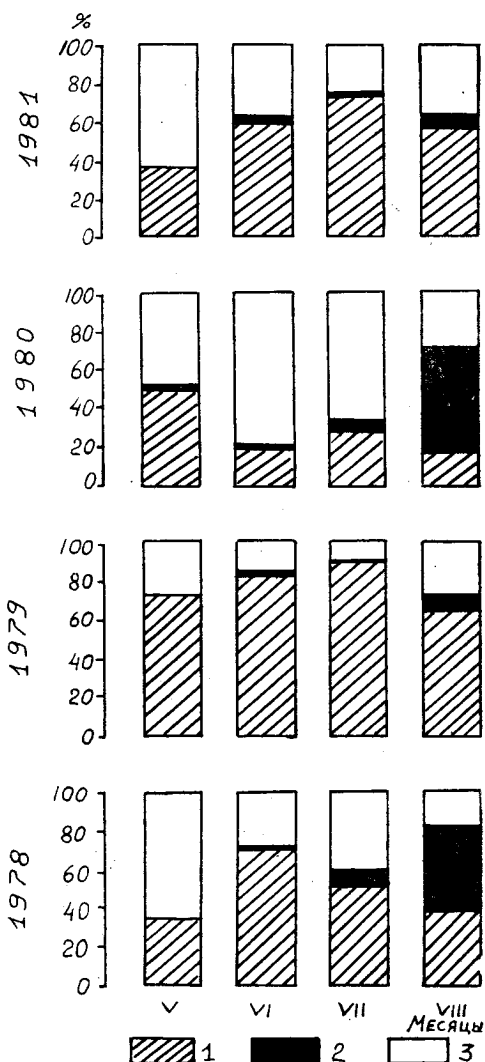
1 — *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus*, 2 — *Temora longicornis*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, 3 — остальные виды.

ное повышение до максимума в августе или сентябре. В некоторые годы (1973, 1974 и др.) даже в октябре зоопланктон по своему количеству остается близким к максимальному за год, что связано с продолжительным развитием видов тепловодного комплекса.

Причины обилия тепловодных форм заключаются не только в особенностях режима температуры. Определенное влияние оказывают также условия солености, которая в подобные годы несколько ниже, чем во многие остальные годы (Прыгункова, 1985). Возможно, также, что количественной вспышке у видов тепловодного комплекса должна предшествовать бедность планктонного сообщества в период развития молоди холодноводных видов. В некоторые годы, близкие к среднегодовому (например, в 1965, 1970 гг.), температура и соленость воды во вторую половину лета существенно не отличалась от условий в годы обилия тепловодных форм, но в 1965 и 1970 гг. количество зоопланктона в первую половину лета достигло наибольших за год значений в основном за счет холодноводного комплекса. Возможно, это было одной из причин, повлиявших на ограниченное развитие тепловодного комплекса во вторую половину лета.

Моноциклический ход общей биомассы зоопланктона наблюдается в губе Чупа Белого моря чаще всего. Он отмечается в годы с самыми различными гидрологическими условиями: и в очень теплые*, как в 1961 г., и в такие холодные*, как 1971 г. Годовой максимум биомассы образуется, как правило, за счет увеличения количества организмов холодноводного комплекса.

Наиболее благоприятные условия для массового развития холодноводных форм создаются в умеренно холодные годы*, какими были 1979 и 1981 гг. В такие годы размножение основных представителей



* Тепловая характеристика года дана в основном по среднегодовому теплосодержанию (Бабков, 1982).

холодноводного комплекса (*P. minutus* и *C. glacialis*) протекает интенсивно и продолжается длительное время. Вследствие этого значительное увеличение общей биомассы зоопланктона наблюдается на протяжении 2—3 месяцев и достигает очень высокого уровня (более 500 мг/м³). Даже при больших скоплениях хищников-планктонофагов биомасса зоопланктона не снижается. Так, например, в июне 1979 г. в губе Чула наблюдалась высокая численность личинок сельди, питающихся науплиусами холодноводных видов, преимущественно *P. minutus* (Иванченко, 1983). Несмотря на обилие хищников биомасса зоопланктона продолжала увеличиваться (рис. 5), в основном за счет *P. minutus* и *C. glacialis* (рис. 6).

В августе, в период наибольшего прогрева воды, значение холодноводного комплекса в формировании общей биомассы зоопланктона несколько уменьшается, в результате чего биомасса начинает понижаться. Но все равно в умеренно холодные годы, какими были 1979 и 1981 г., августовская биомасса зоопланктона остается еще довольно высокой (около 300 мг/м³), главным образом за счет холодноводных видов. Тепловодный комплекс видов почти не развивается в подобные годы.

В некоторые теплые годы биомасса зоопланктона повышается уже в весенне-летний переходный период за счет интенсивного развития холодноводных видов. Годовой максимум биомассы устанавливается в самом начале лета (в июне) и достигает высокого уровня (около 400—600 мг/м³). Такая картина наблюдалась в 1961, 1967, 1972, 1977 гг. Массовому развитию холодноводных форм в эти годы благоприятствовал особый характер гидрологического режима.

Весной значительный прогрев не распространялся на промежуточный слой воды (10—25 м), где концентрируются холодноводные организмы. Такой характер прогревания приводит к повышенной устойчивости водных слоев и способствует обильному развитию фитопланктона (Sverdrup, 1953; Семина, 1957). Основные представители холодноводного комплекса *P. minutus* и *C. glacialis* являются типичными фитофагами. В годы с таким гидрологическим режимом для них создаются в начале лета благоприятные условия, как температурные, так и пищевые.

В дальнейшем из-за усиления прогрева воды интенсивность размножения холодноводных форм снижается. Их количество летом уменьшается, но не так сильно, как в годы, подобные 1962 г. Теплые годы с моноциклическим ходом биомассы зоопланктона (1961 и др.) отличаются от теплых лет с бициклическим ходом биомассы (1962 и др.) не столько по абсолютным значениям температуры воды, сколько по динамике прогрева верхнего продуктивного слоя воды. В такие годы максимум тепла устанавливается во вторую половину лета, и тогда же виды холодноводного комплекса резко сокращаются по численности. В середине же лета (в июле) они еще играют значительную роль в формировании общей биомассы зоопланктона, и она не падает ниже 200 мг/м³.

Несмотря на высокую температуру воды во второй половине лета, в такие годы тепловодный комплекс видов не развивается в массовом количестве. Причины этого явления не совсем ясны. Возможно, обильное развитие холодноводного комплекса весной — в начале лета приводит к истощению пищевых ресурсов (фитопланктона, детрита). Это может косвенным образом сказаться на обеспеченности пищей тепловодных видов в последующий период. Как уже отмечалось выше, интенсивное развитие тепловодного комплекса происходит лишь в те годы, когда холодноводный комплекс зоопланктона оказывается малочисленным.

В холодные годы (такие, как 1971 г.) моноциклический ход биомассы зоопланктона смещается на более поздние сроки. Запоздывание в прогревании воды приводит к задержке развития холодноводных видов, поэтому в первую половину лета количество зоопланктона бывает очень низким (около 100 мг/м³). Максимальный прогрев верхнего продуктивного слоя наблюдается в такие годы лишь в самом конце лета.

Увеличение биомассы зоопланктона в холодные годы происходит в основном за счет *P. minutus*. Пик биомассы устанавливается в августе и бывает довольно высоким (около 400 мг/м³). Осенью температура воды оказывается повышенной, в результате количество зоопланктона снижается незначительно. В такие годы биомасса зоопланктона в сентябре — октябре выше, чем в другие годы.

В очень холодные годы, какими были 1966 и 1969 гг., сезонные изменения биомассы зоопланктона имеют слабовыраженный характер. Медленное повышение его количества за счет *P. minutus* продолжается до августа, после чего оно быстро убывает, так как осенью вода быстро остывает. В такие годы биомасса зоопланктона не поднимается выше 200 мг/м³.

Таким образом, на характер сезонных изменений структуры и количества зоопланктона в губе Чупа Белого моря первостепенное значение оказывает динамика прогрева верхнего продуктивного слоя, резко различающаяся год от года. В годы, близкие по своему теплосодержанию, зоопланктон иногда отличается так же сильно, как в морях различных широт. Доминирование тепловодного комплекса видов и моноциклический ход биомассы, свойственный арктическим водоемам, нередко наблюдаются в годы с высоким теплосодержанием вод. К таким явлениям приводит сложность вертикальной структуры водной толщи Белого моря (Тимонов, 1950; Пантюлин, 1974; Тушев, 1985).

Как уже отмечалось, в некоторые годы сезонное развитие планктонного сообщества имело много сходных особенностей. Было замечено, что сходство по зоопланктону проявляется чаще всего с интервалом в 5—6 лет (Прыгункова, 1970). По гидрологическим наблюдениям в губе Чупа обнаруживалась повторность наиболее теплых лет (1961, 1967, 1972 гг.) через 5—6-летний период (Бабков, Прыгункова, 1974).

Для высоких широт Мирового океана достоверно установлено существование 5—7-летних колебаний целого ряда гидрометеорологических факторов: атмосферного давления, ледовитости, температуры воды (Максимов, 1954; и др.). Для Баренцева моря были выявлены устойчивые группы колебаний термики вод различного периода, из которых наиболее значительными оказались 5—6-летние и 15—17-летние колебания (Бочков, 1964).

Как известно, гидрологический режим Белого моря в большой степени определяется водообменом с Баренцевым морем (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1950). Сравнение температурных аномалий по Кольскому меридиану (Бочков, 1964) и по декадной станции в губе Чупа (Савоськин, 1969; Бабков, 1982) обнаруживает их частое совпадение не только по знаку, но и по степени отклонений от среднесноголетнего значения. Возможно, и для Белого моря свойственны периодические колебания термики вод, которые приводят к часто наблюдаемому сходству сезонного развития зоопланктона через 5—6 лет.

Сходство по зоопланктону нередко наблюдалось и с интервалом в 2—3 года. Так например, в 1963, 1966, 1969, 1971 гг. развитие многих видов зоопланктона протекало позже обычного, а весной и в начале лета зоопланктон был крайне бедным. В смежные годы сезонное раз-

вание планктонного сообщества очень редко протекает сходным образом, обычно же оно резко различается по своему характеру.

Чтобы статистически оценить характер изменений в планктоне за период исследований, были проанализированы межгодовые отклонения в ходе сезонного развития у основных видов зоопланктона. По отклонениям сроков 52 сезонных процессов находили коэффициенты сходства между годами и затем рассчитывали вероятность повышенного сходства с интервалом от 1 года до 10 лет (Прыгункова, 1975). В результате установлено, что характер сезонного развития планктонного сообщества повторяется с наибольшей вероятностью через 5—6 лет лет (табл. 2). Хотя вероятность повышенного сходства невелика (всего 50—54%), но она значительно выше по сравнению с вероятностью сходства через другие интервалы времени (табл. 2). Это позволяет предположить, что в многолетней изменчивости планктонного сообщества существует 5—6-летняя периодичность.

Таблица 2

Вероятность повышенного сходства в сезонном развитии зоопланктона губы Чупа Белого моря

Интервал, годы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Вероятность, %	8	13	42	1	54	50	1	15	1	9

Подтверждением этого предположения могут служить обнаруженные в последнее время циклические изменения гидрометеорологических условий Белого моря. Для ледовитости моря статистически достоверными оказались 2—3-, 5—6-, 10—11- и 13—14-летние циклы (Лукин, Снеговской, 1985). В изменении температуры воздуха у Архангельска с помощью спектрального анализа выявлены 2—3-, 4—5- и 12—15-летние колебания (Дементьев, Зубакин, 1985). Какие из обнаруженных циклов наиболее устойчивы, пока не установлено. По-видимому, для гидрометеорологических условий Белого моря наиболее характерны 5—6-летние колебания, приводящие к четко выраженной цикличности в сезонном развитии зоопланктона такого же периода. 2—3-летние и 10—11-летние колебания условий среды не отражаются так явно на изменениях планктонного сообщества.

Одной из основных задач стационарных исследований в губе Чупа стало «изучение биологии и жизненных циклов основных представителей флоры и фауны Белого моря и степени их отличий от тех же видов, населяющих другие водоемы» (Кузнецов, 1958). Для массовых видов *Copepoda* по динамике структуры популяций был прослежен ход развития различных поколений и выявлены основные особенности их жизненных циклов в Белом море. Оказалось, что у холодноводных *Copepoda* продолжительность жизни в Белом море более длительная, чем в других водоемах, а у тепловодных — более короткая. Это связано с своеобразием гидрологического режима водоема, в основном с резкой температурной стратификацией в летний период (Прыгункова, 1970) (1974).

Изучение особенностей жизненных циклов в различные по гидрологическим условиям годы способствовало выявлению причин многолетней динамики численности некоторых видов *Copepoda* (Прыгункова, 1979, 1982, 1985). Для наиболее stenothermic видов основное влияние на колебания численности оказывает изменение температуры

воды. Так, у холодноводного высокоарктического вида *Metridia longa* численность почти всегда возрастает в годы, более холодные по сравнению с предшествующим годом (рис. 7, А), а у тепловодного бореального вида *T. longicornis*, наоборот — численность, как правило, понижается, когда наблюдается похолодание (рис. 7, Б). Колебание температуры воды сказывается в той или иной степени на динамике численности многих видов зоопланктона, в том числе *C. glacialis*, *P. minutus* (рис. 8).

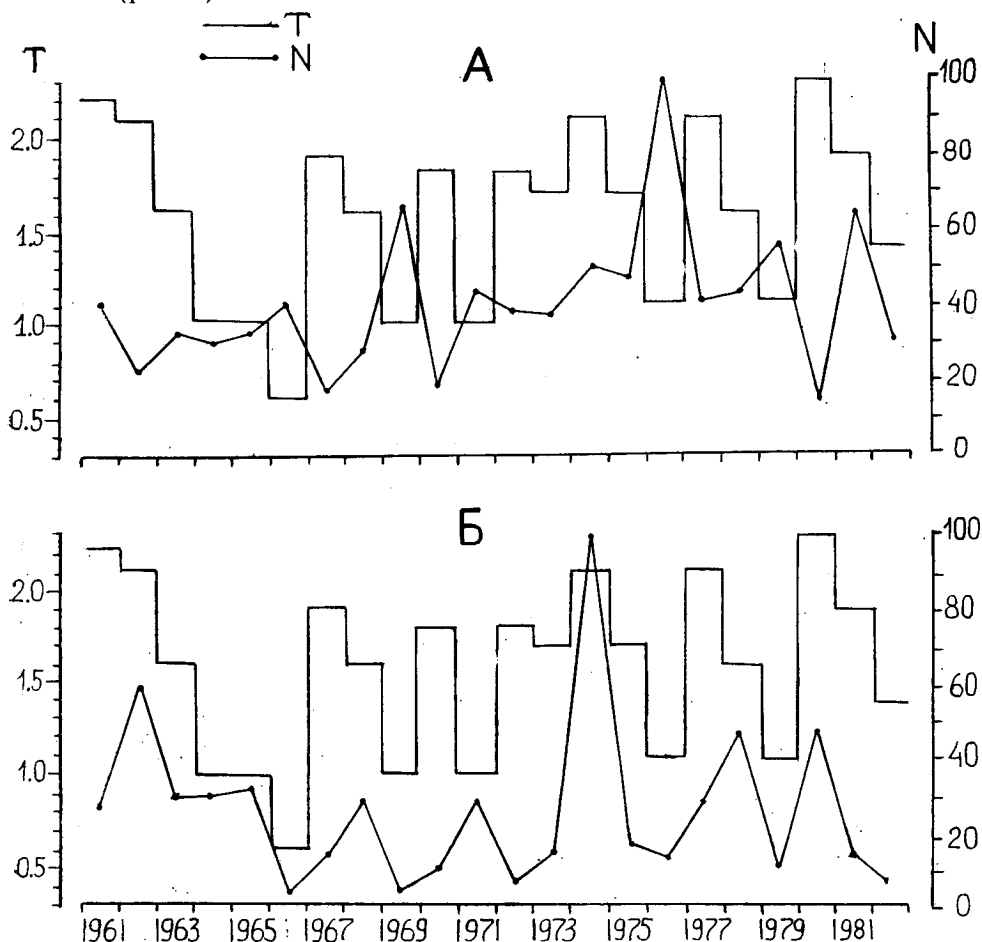


Рис. 7. Изменения температуры воды в численности *Metridia longa* (А) и *Temora longicornis* (Б) в губе Чупа (станция Д-1) за 1961—1982 гг.

Т — температура воды, °С (Бабков, 1982); N — численность (% от наибольшей численности за период исследований).

На уровень численности видов зоопланктона влияет множество факторов, поэтому ни с одним из них не удастся обнаружить тесную корреляцию численности. Для *P. minutus* выявлено несколько факторов среды, совместное воздействие которых определяет уровень численности вида. Это — температура воды, устойчивость поверхностных слоев, численность вида в предшествующий период, количество хищников. Отклонения численности *P. minutus* от среднееголетнего значения оказываются тем сильнее, чем большее число факторов отклоняется от нейтральных для этого вида значений (Прыгункова, 1982):

Для межгодовой изменчивости численности беломорского зоопланктона характерно чередование подъемов и спадов с повторяемостью сходных процессов через 2—4 года (рис. 7, 8). Причиной подобных колебаний может быть 2—3-летняя цикличность в изменениях гидрологических условий в Белом море (Бабков, 1982; Дементьев, Зубакин, 1985; Лукин, Снеговской, 1985).

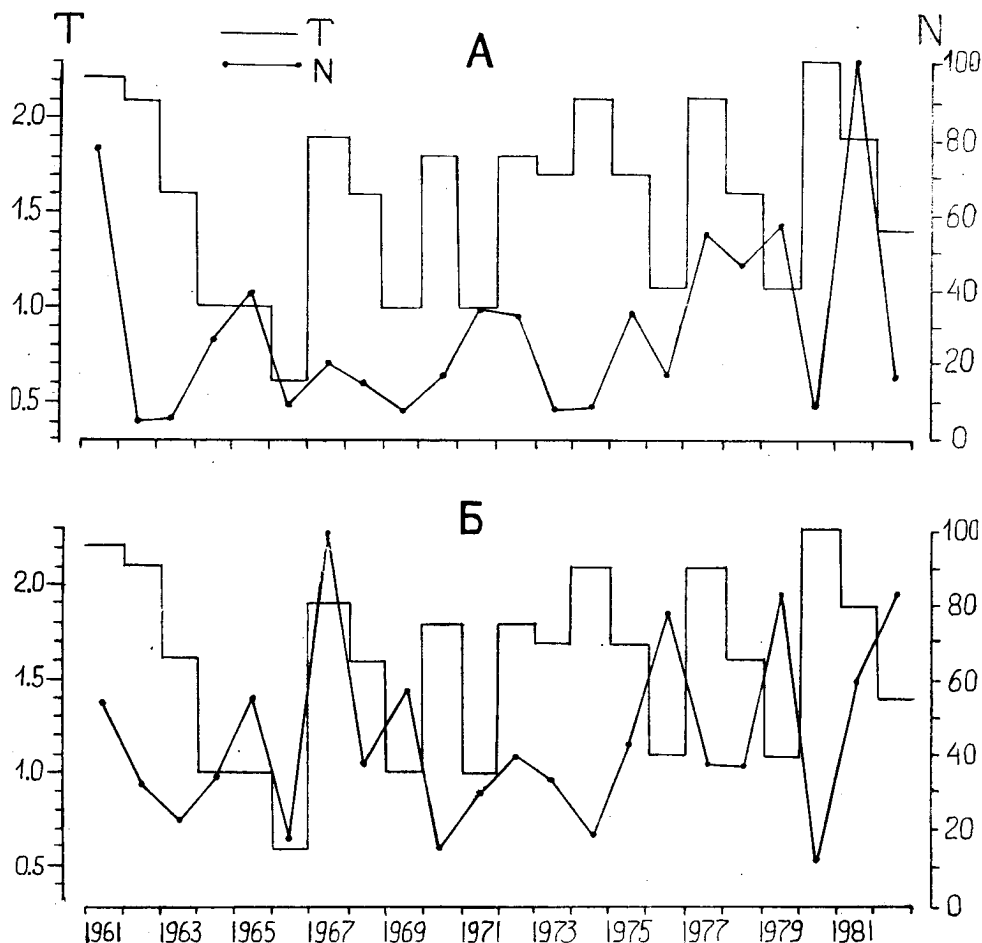


Рис. 8. Изменения температуры воды и численности *Calanus glacialis* (А) и *Pseudocalanus minutus* (Б) в губе Чупа (станция Д-1) за 1961—1982 гг.

Обозначения как на рис. 7.

Межгодовые колебания происходили на фоне многолетних изменений численности, характер которых отличался у разных видов: у одних длительные периоды низкой численности сменялись более короткими периодами высокой численности, у других численность колебалась около относительно постоянного уровня. Необратимые изменения численности за период исследований наблюдались очень редко. Так, например, у *Microsetella norvegica* численность резко упала в начале 60-х годов и оставалась низкой до последних лет.

Благодаря большому ряду наблюдений за планктонным сообществом, сопровождавшихся изучением гидрологических условий, перед сотрудниками Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР

открываются возможности для исследования причин многолетних изменений численности массовых видов зоопланктона Белого моря.

Кроме стационарных наблюдений в губе Чупа, сотрудниками Беломорской биологической станции проводились широкие экспедиционные исследования в различных районах Белого моря, что позволило установить некоторые закономерности пространственного распределения зоопланктона. Наиболее подробно распределение планктонных организмов изучено в Кандалакшском заливе, где стандартные съемки проводились в течение 10 лет. В Онежском заливе экспедиционные исследования проводились в течение 5 лет, а в Бассейне — в 1959 г. и 1981 г.

В результате этих работ были обнаружены значительные временные изменения в пространственном распределении зоопланктона, как эпизодические, так и межгодовые (Прыгункова, 1977; Прыгункова, Бурлакова, 1977). В Кандалакшском заливе выявлена большая неравномерность — «пятнистость» — распределения биомассы планктонных животных и найдены некоторые причины повышенной концентрации зоопланктона в отдельных участках залива (Прыгункова, 1977; Бабков, Прыгункова, 1985).

Исследования беломорского зоопланктона осложняются огромной пространственно-временной изменчивостью его структуры и количества (Прыгункова, 1985). Лишь благодаря длительным исследованиям удалось получить представление о типичном распределении биомассы в Кандалакшском заливе и построить схемы распространения массовых видов (Прыгункова, 1982, 1985). Для Онежского залива получено только самое общее представление о распределении зоопланктона по его акватории (Эпштейн, 1957; Прыгункова, Кутчева, 1986). Для Бассейна Белого моря зафиксированы большие межгодовые изменения пространственного распределения планктонных организмов, что затрудняет выяснение типичного характера распределения биомассы зоопланктона.

Широкие экспедиционные исследования проводились также сотрудниками Беломорской биологической станции МГУ, СевПИИРО и других учреждений, благодаря которым выявились особенности пространственного распределения зоопланктона в различные годы (Перцова, 1970, 1971, 1980, 1983; Герасимова, 1985; Слонова, 1985 и др.). В результате совместного анализирования данных, полученных из разных районов, исследователям удалось установить общие закономерности распределения биомассы зоопланктона по акватории всего Белого моря (Антипова и др., 1985; Прыгункова и др., 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Антипова Т. В., Герасимова О. В., Слонова С. А. Распределение зоопланктона Белого моря и его роль в питании промысловых рыб. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 78—79.
- Атлас научных основ рыбопромысловой карты Онежского залива Белого моря. М. — Л., 1959, 56 с.
- Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. — Исслед. фауны морей, Л., 1982, вып. 27(35), с. 3—16.
- Бабков А. И. О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря). — Исслед. фауны морей, Л., 1985, вып. 31(39), с. 84—93.
- Бабков А. И., Прыгункова Р. В. Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., 1974, с. 99—100.
- Бабков А. И., Прыгункова Р. В. Структура температурного поля и распределение

- зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря в связи с особенностями динамики вод. — Исслед. фауны морей, Л., 1985, вып. 31(39), с. 89—93.
- Богоров В. Г.** Материалы по биологии *Copepoda* Баренцева и Белого морей. — Бюл. Гос. океаногр. ин-та, 1932, вып. 4, с. 2—13.
- Богоров В. Г.** Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 5, с. 735—747.
- Богоров В. Г.** Биологические сезоны в планктоне различных морей. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 4, с. 184—186.
- Бочков Ю. А.** О долгопериодных колебаниях термики Баренцева и Норвежского морей. — Тр. ПИНРО, 1964, вып. 16, с. 277—288.
- Вагнер Н. П.** О беспозвоночных Белого моря. — Тр. С.-Пб. о-ва естествоиспытателей, 1885, т. 16, вып. 2, с. 62—64.
- Виркетис М. А.** Зоопланктон Белого моря. — Исслед. морей СССР, Л., 1926, вып. 3, с. 1—46.
- Виркетис М. А.** К вопросу о распределении зоопланктона в Горле Белого моря. — Тр. Ин-та по изуч. Севера, Л., 1929, вып. 40, с. 305—328.
- Виркетис М. А.** Опыт сравнения уловистости планктонных сетей из различных номеров газа. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, Л., 1939, вып. 8, с. 282—284.
- Воронков П. П., Кречман Г. В.** Сезонные изменения биомассы планктона и физико-химических условий среды северо-восточной части Кандалакшского залива Белого моря. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, Л., 1939, вып. 8, с. 119—141.
- Дементьев А. А., Зубакин Г. К.** Современные колебания показателей природной среды Белого моря. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 37—38.
- Дерюгин К. М.** Фауна Белого моря и условия ее существования. — Исслед. морей СССР, Л., 1928, вып. 7—8, с. 1—445.
- Герасимова О. В.** Связь вертикального распределения зоопланктона Белого моря с распределением водных масс. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 97—98.
- Грузов Л. Н.** Основные закономерности сезонного развития зоопланктона в различных районах Норвежского моря. — В кн.: Норвежское море. Калининград, 1963, с. 5—30.
- Зенкевич Л. А.** Белое море. — В кн.: Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1947, т. 2, с. 139—166.
- Иванова С. С.** Зоопланктон губы Чупа. — Матер. по комплексн. изучению Белого моря, М. — Л., 1963, вып. 2, с. 17—31.
- Иванченко О. Ф.** Основы марикультуры сельди на Белом море. Л., 1983, 50 с.
- Камшилов М. М.** Количество планктонных организмов в поверхностных водах Баренцева и Белого морей. — ДАН СССР, 1951, т. 76, № 1, с. 131—132.
- Камшилов М. М.** Зимний зоопланктон Белого моря. — ДАН СССР, 1952, т. 85, № 6, с. 1403—1406.
- Камшилов М. М.** Некоторые новые данные о зоопланктоне Белого моря. — Матер. по комплексн. изучению Белого моря, М. — Л., 1957, вып. 1, с. 305—314.
- Кузнецов В. В.** Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М. — Л., 1960, 322 с.
- Линко А. К.** Наблюдения над медузами Белого моря. — Тр. СПб о-ва естествоиспытателей, 1900, т. 29, вып. 4, с. 137—149.
- Логинова Н. П., Перцова Н. М.** Некоторые данные по экологии питания кишечнополостных Белого моря. — Исслед. фауны морей, Л., 1967, вып. 7(15), с. 21—28.
- Лукин Л. Р., Снеговской С. В.** Сезонная изменчивость ледовитости Белого моря. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 52—54.
- Максимов И. В.** О многолетних приливных явлениях в море и атмосфере Земли. — Тр. ИОАН, 1954, т. 8, с. 18—40.
- Мантейфелъ Б. П.** Зоопланктон прибрежных зон Западного Мурмана. — Тр. ВНИРО, 1939, т. 4, с. 258—294.
- Пантюлин А. Н.** Некоторые особенности структуры вод Белого моря. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1974, т. 4, с. 7—13.
- Педашенко Н. А.** Отчет о состоянии и деятельности Соловецкой биологической станции в 1897 г. — Тр. СПб о-ва естествоиспытателей, 1897, т. 28, вып. 7, с. 224—257.
- Перцова Н. М.** Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1962, т. 1, с. 35—50.
- Перцова Н. М.** Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1970, т. 3, с. 34—45.
- Перцова Н. М.** О количественном вертикальном распределении зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря. — В кн.: Комплексные исследования природы океана. М., 1971, вып. 2, с. 153—162.

- Перцова Н. М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1973, т. 4, с. 14—31.
- Перцова Н. М. Распределение зоопланктона в Бассейне и Канда拉克шском заливе Белого моря. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1980, т. 5, с. 49—68.
- Перцова Н. М. Зоопланктон Горла Белого моря и Мезенского залива. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1983, т. 6, с. 17—25.
- Перцова Н. М., Сахарова М. И. Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 г. — Океанология, 1967, т. 7, вып. 6, с. 1068—1075.
- Перцова Н. М., Сахарова М. И. Особенности развития зоопланктона в прибрежных районах Канда拉克шского пролива (Великая Салма) в 1966—1967 гг. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1970, т. 3, с. 22—33.
- Прыгункова Р. В. Изменения численности массовых планктонных ракообразных Белого моря за 1961 и 1962 гг. — Исслед. фауны морей, Л., 1967, вып. 7(15), с. 203—209.
- Прыгункова Р. В. Сезонные и годовые изменения зоопланктона губы Чупа Канда拉克шского залива Белого моря. — Автореф. канд. дис. Л., 1970, 24 с.
- Прыгункова Р. В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря. — Исслед. фауны морей, Л., 1974, вып. 13(21), с. 4—55.
- Прыгункова Р. В. О периодических изменениях в сезонном развитии зоопланктона Белого моря. — В кн.: Биология шельфа. Владивосток, 1975, с. 140—141.
- Прыгункова Р. В. Зоопланктон Канда拉克шского залива в сравнении с зоопланктоном на декадной станции Д-1 в губе Чупа (Белое море). — Исслед. фауны морей, Л., 1977, вып. 19(27), с. 100—108.
- Прыгункова Р. В. Некоторые особенности распределения зоопланктона в различных районах Канда拉克шского залива (Белое море). — Биология моря, 1977а, № 2, с. 27—33.
- Прыгункова Р. В. Межгодовые изменения сезонных миграций у *Pseudocalanus elongatus* в Белом море. — Биология моря, 1979, № 1, с. 10—16.
- Прыгункова Р. В. О возможностях прогнозирования численности *Pseudocalanus elongatus* (Воеск) в Белом море. — Исслед. фауны морей, Л., 1982, вып. 27(35), с. 72—83.
- Прыгункова Р. В. Межгодовые изменения мест концентрации зоопланктона по акватории Белого моря. — В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982а, с. 70—71.
- Прыгункова Р. В. Различия в смене биологических сезонов в планктоне губы Чупа (Белое море) в разные годы. — Исслед. фауны морей, Л., 1985, вып. 31(39), с. 99—108.
- Прыгункова Р. В. О некоторых причинах межгодовых изменений распределения зоопланктона в Канда拉克шском заливе Белого моря. — Биология моря, 1985а, № 4, с. 9—16.
- Прыгункова Р. В. Сравнение структуры и количества зоопланктона Канда拉克шского и Онежского заливов Белого моря. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985б, с. 167—168.
- Прыгункова Р. В., Бурлакова С. С. Влияние эпизодических перемещений зоопланктона на его вертикальное распределение в Канда拉克шском заливе (Белое море). — Исслед. фауны морей, Л., 1977, вып. 19(27), с. 109—114.
- Прыгункова Р. В., Перцова Н. М., Слонова С. А., Семенова Н. Л., Наумов А. Д., Луканин В. В., Федяков В. В., Гудимов А. В. Зоопланктон и зообентос как часть экосистемы Белого моря и кормовая база рыб. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 17—23.
- Прыгункова Р. В., Кутчева И. П. О пространственных и временных изменениях структуры зоопланктона в Онежском заливе (Белое море). — Исслед. фауны морей, Л., 1986, вып. 33(41), с. 11—19.
- Пяковский Р. В. О многолетних изменениях солености глубинных вод Белого моря. — Океанология, 1963, т. 3, вып. 1, с. 44—48.
- Русанова М. Н., Хлебович В. В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965—1966 гг. — Океанология, 1967, т. 7, вып. 1, с. 164—167.
- Савоськин Ю. М. Основные черты гидролого-гидрохимического режима губы Чупа Белого моря. Отчет о гидрол. работах в губе Чупа Белого моря за 1957—1967 гг. — Фонды Зоологического института АН СССР (Беломорская биостанция), 250 с.
- Семина Г. И. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 119—129.
- Слонова С. А. Особенности распределения весеннего зоопланктона в заливах Белого моря. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 180—181.

- Сюзева Н. Г. Особенности развития зоопланктона губы Палкина Канда拉克ского залива Белого моря. — В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 82—83.
- Тимонов В. В. О водообмене между Белым и Баренцевым морями. — Тр. Ин-та по изуч. Севера, М., 1929, вып. 40, с. 267—303.
- Тимонов В. В. Главные особенности гидрологического режима Белого моря. — В кн.: Памяти Ю. М. Шокальского. М. — Л., 1950, с. 206—235.
- Тушев С. И. Водные массы Белого моря. — В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985, с. 70—71.
- Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря. — Исслед. фауны морей, Л., 1974, вып. 13(21), с. 56—64.
- Хмызникова В. Я. Распределение количества планктона в Бассейне Белого моря как показатель гидрологических полюсов тепла и холода. — Тр. Гос. океанограф. ин-та, 1947, т. 1(13), с. 155—168.
- Эпштейн Л. М. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб. — Матер. по комплексн. изучению Белого моря. М. — Л., 1957, вып. 1, с. 315—349.
- Эпштейн Л. М. Зоопланктон Воронки Белого моря у западного побережья Канинской земли. — Матер. по комплексн. изучению Белого моря. М. — Л., 1957а, вып. 1, с. 350—354.
- Эпштейн Л. М. Зоопланктон Белого моря и его значение в питании сельди. — В кн.: Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря. М. — Л., 1963, вып. 1, с. 98—104.
- Яшнов В. А. Планктическая продуктивность северных морей СССР. — В кн.: К 135-летнему юбилею Моск. о-ва испытателей природы. М., 1940, с. 1—86.
- Sverdrup H. U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. — Journ. du conseil., 1953, vol. 18, N 3, p. 287—295.
- Wiborg K. F. Investigations on zooplankton in coastal and offshore water of western and north-western Norway. — Rep. Norway Fish. Mar. Invest., 1954, vol. 11(1), p. 1—246.