

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Усов Николай Викторович

**Сезонная и многолетняя динамика обилия зоопланктона в прибрежной зоне
Кандалакшского залива Белого моря в связи с изменениями температуры воды**

25.00.28 – океанология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Руководители:
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник
А.Д. Наумов
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
К.Н. Кособокова

Санкт-Петербург
2015 г.

Оглавление

Оглавление	2
Введение.....	3
Глава 1. Исследования многолетней динамики зоопланктона и ее закономерности в разных районах Северной Атлантики	9
Глава 2. Материал и методы	23
2.1. Материал и его первичная обработка	23
2.2. Регистрация температуры	26
2.3. Методика выделения группировок планктонных животных с разными оптимальными температурами	27
2.4. Методы изучения сезонной динамики температуры воды и количественных характеристик зоопланктона	29
2.5. Методы изучения фенологических процессов в планктоне	30
2.6. Анализ многолетней динамики температуры воды и количественных характеристик зоопланктона	31
2.7. Высокие и низкие значения температуры воды и количественных характеристик зоопланктона	34
Глава 3. Состав и обилие зоопланктона в районе исследований	36
Глава 4. Сезонная динамика температуры воды	40
Глава 5. Температурные предпочтения и экологические группировки планктонных животных. Сезонная динамика численности зоопланктона.....	41
Глава 6. Сезонные изменения обилия и состава зоопланктона в связи с динамикой температуры воды в Белом море	55
Глава 7. Многолетняя динамика температуры воды, численности зоопланктона и фенологических сроков в сезонном цикле развития зоопланктона	59
7.1. Межгодовые колебания и тренды в динамике температуры воды и численности зоопланктона	59
7.2. Связь межгодовых колебаний обилия зоопланктона и температуры воды	69
7.3. Многолетние изменения сроков сезонного прогрева водной толщи и фенология массовых видов	71
7.4. Квазициклические изменения температуры воды и численности зоопланктона	75
7.5. Смена термического режима в губе Чула и реакция на нее зоопланктона	82
Глава 8. Многолетние изменения численности зоопланктона и фенологических индексов в связи с динамикой температуры воды	88
Заключение	98
Выводы	101
Список использованных терминов	103
Список использованной литературы	105

Введение

Актуальность исследования. Зоопланктон – один из важнейших компонентов морских пелагических экосистем и представляет собой ключевое звено пищевых цепей в океанах и пресных водах. Планктонные организмы пойкилотермны, и их жизнедеятельность в значительной степени зависит от температуры среды. Поэтому динамика зоопланктона тесно связана с климатическими процессами, а в условиях масштабных климатических изменений на планете особый интерес представляют многолетние исследования планктона. В морях высоких широт сильно выражены сезонные и межгодовые изменения характеристик среды и показателей обилия зоопланктона (Перцова, 1962; Прыгункова, 1974; Трошков, 2005; Beaugrand, 2000; Pertsova, Kosobokova, 2003; Ribera d'Alcala, 2004 и др.). Кроме того, в высоких широтах от года к году смещаются сроки прогрева водной толщи, что приводит к смещению фенологических сроков в планктонных сообществах (Usov et al., 2013). Последнее может негативно сказываться на организмах зоопланктона. Межгодовые колебания как абсолютных значений, так и сроков различных процессов во внешней среде и в планктоне характерны и для Белого моря. Однако многолетняя динамика состава и обилия зоопланктона в Белом море остается малоизученной. Для выявления закономерностей динамики состава и обилия зоопланктона в условиях значительных межгодовых колебаний абиотических и биологических переменных необходимы круглогодичные исследования в течение длительного срока с сохранением методики сбора и обработки проб (Михайловский, 1982, 1988). Многолетние непрерывные наблюдения за зоопланктоном необходимы для снижения доли ошибки при анализе сезонной динамики обилия зоопланктона и температуры воды. Наличие длительного ряда наблюдений в районе, не подверженном антропогенному влиянию, дает возможность оценить размах естественных колебаний обилия зоопланктона. Эти данные, в свою очередь, могут служить "эталоном" для выявления последствий антропогенного влияния на сообщества планктона. Знание многолетней "нормы" (среднемноголетнее значение обилия, температуры воды и т.п.) позволит выявить аномальные явления в планктоне и их причины. Многолетние ряды биологических и абиотических переменных могут быть материалом для выявления цикличности и длительных трендов в динамике обилия планктона и их связи с многолетними колебаниями параметров среды.

Степень разработанности темы исследования. Многолетние количественные исследования зоопланктона в Белом море проводятся Северным филиалом ПИНРО на сети стандартных разрезов, но работы выполняются максимум 3 раза в год, в разные сезоны (Мискевич, 2003; Трошков, 2005). На Беломорской биологической станции Московского

Университета планктон исследуют с 1959 г., часть периода наблюдений пробы отбирали круглый год, часть периода отбирают только в летний период (Перцова, Кособокова, 2002, 2010). Исследования на биостанции МГУ представляют особую ценность в связи с тем, что охватывают глубоководную часть Кандалакшского залива (Кособокова, Перцова, 2005, 2012; Перцова, Кособокова, 2010). В пределах Белого моря требованиям к мониторинговым работам в полной мере отвечают многолетние круглогодичные наблюдения за изменениями структуры и обилия зоопланктона в районе Беломорской биостанции Зоологического института РАН, которые проводятся непрерывно с 1961 г. по настоящее время.

За время работ в этой точке исследована сезонная динамика зоопланктона (Прыгункова, 1974), его вертикальное распределение, особенности вертикальных миграций отдельных видов (Прыгункова, 1973, 1979). Изучены межгодовые и многолетние изменения обилия зоопланктона (Прыгункова, 1978, 1985а, б, в, 1990; Бабков, Прыгункова, 1997), а также аномальные явления в многолетней динамике обилия сообществ (Бабков, Прыгункова, 1974). Было проведено сравнение структурных характеристик зоопланктона с соседними районами моря (Прыгункова, 1977; Бабков и др., 1988). Параллельно со сбором зоопланктона велись наблюдения за гидрологическим режимом, в ходе которых были описаны особенности сезонной динамики и межгодовых изменений температуры и солености (Бабков, 1978, 1982, 1985). Тем не менее, остается еще множество открытых вопросов. В связи с недостаточной продолжительностью ряда не изучались многолетние тенденции в динамике обилия зоопланктона. Межгодовые изменения в планктоне и среде его обитания были изучены на основании анализа ряда наблюдений с 1961 по 1980 гг. (Прыгункова, 1990). Попытка выделения 5–7-летней цикличности в появлении теплых лет (Бабков, Прыгункова, 1974) сделана на основе наблюдений продолжительностью не более 10 лет, что нельзя считать корректным. В 2003 г. вышла в свет сводка по данным многолетних исследований в губе Чупа Белого моря (Berger et al., 2003). Однако основное внимание в этой работе было уделено сезонной динамике обилия отдельных видов и характеристике тепловодных и холодноводных организмов и практически не затронуты многолетние изменения в планктонных сообществах. Лишь в последнее время вышли статьи, основанные на материалах многолетнего мониторинга в губе Чупа (Persson et al., 2012; Usov et al., 2013).

В связи со сказанным выше, необходимо было проанализировать сезонные циклы в динамике температуры воды и обилия и состава зоопланктона на основании более длительного ряда наблюдений. Необходимо было проследить смещения во времени сроков различных фенологических событий в жизни зоопланктона и их связь со сроками прогрева воды. Представлялось также важным проанализировать серии наблюдений на наличие аномальных отклонений, цикличности и многолетних трендов.

Цель и задачи исследования. Целью настоящего исследования было определить характер связи динамики обилия зоопланктона с сезонными, межгодовыми и многолетними колебаниями температуры воды в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Проанализировать особенности сезонной динамики температуры воды на стандартной станции, в том числе, хронологию сезонного прогрева водной толщи.
2. Установить температуры, оптимальные для жизнедеятельности планктонных животных, обитающих в районе исследований.
3. Исследовать сезонную динамику обилия и вертикального распределения организмов с разными температурными предпочтениями.
4. Исследовать связь сезонной динамики численности организмов зоопланктона с сезонной динамикой температуры воды.
5. Исследовать межгодовые колебания и долговременные тенденции изменения температуры воды за период с 1961 по 2010 гг. Изучить межгодовые смещения и многолетние тенденции изменения сроков сезонного прогрева водной толщи.
6. Рассмотреть межгодовые колебания и многолетние тенденции изменения численности массовых видов зоопланктона, а также межгодовые смещения и многолетние тенденции изменения сроков фенологических событий в сезонных циклах развития этих видов в период с 1961 по 2010 гг.
7. Изучить влияние межгодовых колебаний температуры, низких и высоких ее значений, резких сдвигов термического режима, многолетних квазициклических колебаний температуры на обилие зоопланктона.
8. Изучить влияние межгодовых и многолетних изменений сроков сезонного прогрева воды на обилие организмов зоопланктона и сроки фенологических событий.

Научная новизна работы. На основании многолетних круглогодичных наблюдений за температурой и обилием зоопланктона определен размах сезонных и межгодовых колебаний обилия зоопланктона, характерный для устьевой части губы Чупа и побережья Кандалакшского залива. Впервые выявлены аномальные отклонения температуры воды от среднего многолетнего значения за 50-летний период и их влияние на количественные и качественные характеристики зоопланктона. Это позволило определить степень устойчивости организмов зоопланктона к экстремальным изменениям температуры воды. Впервые для Белого моря описаны многолетние квазициклические изменения обилия зоопланктона и температуры воды и

рассмотрена их связь между собой. Зарегистрирован резкий сдвиг значений температуры воды в начале 1970-х гг., связанный с изменением атмосферной циркуляции, и проанализировано его влияние на динамику планктонного сообщества района исследований. Изучена связь сроков фенологических событий в зоопланктоне со сроками сезонного прогрева водной толщи.

Теоретическая и практическая значимость работы. В районе проведения мониторинга нет источников существенного антропогенного загрязнения, поэтому состояние планктонных сообществ в районе Беломорской биостанции ЗИН РАН можно считать фоновым. Обнаруженные закономерности в динамике обилия и качественного состава этих планктонных сообществ можно использовать для выявления аномальных изменений в пелагиали, в том числе и вызванных деятельностью человека, в других прибрежных районах Белого моря.

Метод определения температуры, оптимальной для планктонных животных, предложенный в работе, с теми или иными модификациями, можно использовать в других регионах Мирового океана. При наличии ряда круглогодичных наблюдений в течение нескольких лет метод позволит определить средние значения оптимальных температур, не прибегая к сложным экспериментам.

Закономерности в сезонной динамике обилия планктонных животных, выявленные на основании проведенного в работе анализа многолетних наблюдений, могут быть использованы в качестве сравнительного материала для анализа изменений в зоопланктоне районов Белого моря, сходных по своим океанографическим характеристикам с районом исследований.

Закономерности многолетних количественных и качественных изменений в планктонных сообществах могут служить индикатором изменений климата в данном регионе.

Методология и методы исследования. Для сбора и обработки биологического материала использованы стандартные методы гидробиологических (ВНИРО...), океанологических исследований, а также оригинальные подходы, адекватные задачам исследования:

- сбор мезозоопланктона стандартными сетями Джели в постоянной точке;
- подсчет организмов зоопланктона с использованием стандартного счетного метода;
- измерения температуры воды с использованием общепринятых приборов и методов, их стандартизация для сравнимости результатов;
- расчет температур, оптимальных для планктонных животных, по оригинальной методике (температура, взвешенная по численности вида);
- анализ влияния смещения сроков сезонного прогрева воды на сроки фенологических событий в планктоне (сроки появления молодежи, наступления пика численности);

- выявление межгодовых колебаний, аномалий и циклических колебаний численности зоопланктона и анализ их связи с температурой воды (сингулярный спектральный, регрессионный, непараметрический корреляционный анализ).

Положения, выносимые на защиту

1. Сосуществование организмов с разными температурными предпочтениями (холодноводных и тепловодных) в прибрежной зоне Кандалакшского залива возможно благодаря значительным сезонным изменениям температуры воды, а также благодаря неравномерному вертикальному распределению температуры в водной толще.

2. Межгодовые колебания температуры воды в пределах, характерных для побережья Кандалакшского залива, влияют на численность планктонных животных значительно меньше, чем сезонные изменения температуры в этом районе. Это связано с тем, что размах сезонных изменений температуры воды здесь значительно превосходит амплитуду ее межгодовых колебаний.

3. В связи с ярко выраженной сезонностью изменений температуры воды в прибрежье Белого моря, сроки прогрева воды являются одним из важнейших факторов, влияющих на сезонные циклы развития планктонных животных. Так, многолетние изменения сроков весеннего прогрева влияют на сроки развития холодноводных видов, размножающихся весной, в частности, *Calanus glacialis* (Copepoda).

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных в работе результатов подкрепляется значительным объемом проанализированного материала (всего за 50-летний период собрано и обработано 3370 количественных проб зоопланктона), применением методов статистического оценивания и широким анализом мировой литературы. Результаты работы были представлены на Ежегодной научной сессии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2003, 2012, 2013), X Международной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 2007), Международной конференции 3rd GLOBEC Open Science Meeting "From ecosystem function to prediction" (Canada, Victoria, 2009), XI Всероссийской конференции с международным участием "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Санкт-Петербург, 2010), XII Международной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Петрозаводск, 2013), 49-м Европейском морском биологическом симпозиуме (EMBS 49, Санкт-Петербург, 2014) и научных семинарах Беломорской биологической станции ЗИН РАН (2005-2014 гг.).

Благодарности. Выражаю свою искреннюю благодарность научным сотрудникам и техническому персоналу, обеспечивавшим непрерывный отбор проб в рамках многолетнего мониторинга зоопланктона на декадной станции в губе Чупа у Биостанции ЗИН РАН: С.С. Ивановой, Р.В. Пыгунковой, С.С. Бурлаковой, И.П. Кутчевой, М.А. Зубахе, И.М. Примакову, Д. М. Мартыновой, Р.В. Пясковскому, Ю.М. Савоськину, А.И. Бабкову и М.Сорокину. Благодарю Н.В. Максимовича за помощь на первых этапах работы над диссертацией. Большое спасибо сотрудникам и соратникам по планктонным исследованиям, Д.М. Мартыновой и И.П. Кутчевой, своими советами способствовавшим становлению диссертации как законченного исследования. Особой благодарности заслуживает труд и терпение научных руководителей, с которыми я начинал эту работу и заканчиваю ее: И.М. Примакова, А.Д. Наумова и К.Н. Кособоковой.

Глава 1. Исследования многолетней динамики зоопланктона и ее закономерности в разных районах Северной Атлантики

Данная глава будет посвящена обобщению литературных данных об основных глобальных климатических процессах и локальных факторах среды, влияющих на количественные и качественные характеристики зоопланктона. Будет рассмотрена история исследований многолетней динамики планктона в районе Северной Атлантики, в Баренцевом и Белом морях. Это позволит оценить место наших исследований среди работ подобного рода и поможет определить круг факторов среды, влияющих, наряду с температурой, на зоопланктон в районе наших исследований.

В XX столетии, особенно во второй его половине, возрос интерес исследователей к долговременным изменениям в живой и неживой природе. Можно назвать две основные причины. Во-первых, это изменения климата, происходящие в настоящее время, и, во-вторых, усиление воздействия человека на окружающую среду, вызванное увеличением потребностей цивилизации в природных ресурсах. В регионах, удаленных от центров цивилизации, к которым относится и район представленных в данной работе исследований, непосредственно на биологические системы воздействуют именно климатические колебания, которые выражаются в периодических изменениях температуры воздуха, количества осадков, солнечной радиации, силы ветров. Такие изменения зачастую имеют определенные географические рамки и определенный набор признаков, и могут быть выражены численно, в форме индексов. Некоторые, наиболее важные, климатические индексы и их воздействие на живые системы будут описаны ниже.

Последние несколько десятилетий на территории Европы и Северо-восточной Атлантики в зимний период наблюдается усиление западного переноса (westerly weather), одного из элементов Северо-Атлантических колебаний (NAO – North Atlantic Oscillations) (Trigo et al., 2002). Собственно индекс NAO рассчитывается на основе разности атмосферного давления между Азорскими островами или Португалией (максимум) и Исландией (минимум) (Hurrell, 1995). Интенсивность западных ветров демонстрирует тесную положительную связь с индексом NAO ($r = 0.85$). В результате усиления западной составляющей атмосферного переноса увеличилось количество штормов, повысилась среднегодовая температура воды, и сместились границы гидрологических сезонов (Бойцов, Дробышева, 1987; Dickson et al., 1988; Cushing, 1995; SANFOS Annual Report, 1995, 2000; Fromentin, Planque, 1996; Beaugrand et al., 2000; Loeng, Drinkwater, 2007; Beaugrand, Reid, 2012 и др.). Положительные тенденции изменений температуры воды в последние 30 лет выявлены также в Северном и Баренцевом морях (Planque, Taylor, 1998; Ottersen, Stenseth, 2001; Edwards et al., 2002; Fock, Greve, 2002). На

восходящий тренд указывают не только собственно изменения температуры, но и косвенные данные: в частности, увеличение числа тепловодных видов в фитопланктоне (Nehring, 1998). Намного меньше сведений существует о динамике солености, изменения которой зафиксированы только в прибрежных районах. Есть данные о динамике солености в Северном море, в районе острова Гельголанд с 1975 по 1995 гг. В указанный промежуток времени тренд солености там был положительным (Fock, Greve, 2002). Положительный тренд солености в 1995–2003 гг. отмечен на шельфе Фарерских островов (Hansen et al., 2005).

Географические масштабы NAO таковы, что эти колебания влияют на климатические условия не только над океаном, но и над континентами. Это показано, в частности, для Голландии (Scheffer et al., 2001). Некоторые исследователи связывают с ним даже динамику стока сибирских рек (Peterson et al., 2006), а также изменения в пелагиали внутренних морей Евразии – Черного, Каспийского, Аральского (Piontkovski et al., 2006). Пики значений индекса NAO отмечены в начале 1970-х, 1980-х и 1990-х гг.

В планктоне Северной Атлантики лучше всего изучено влияние NAO на представителей рода *Calanus*, крупных веслоногих ракообразных, доминирующих в регионе по численности и биомассе. Ареалы разных видов этого рода расходятся по широте: наиболее южный вид – это тропический *Calanus helgolandicus*, севернее обитает бореальный *C. finmarchicus* и наиболее северными являются арктические *C. glacialis* и *C. hyperboreus* (Jaschnov, 1970). При высокой активности западного переноса (“high NAO”) в северной части Атлантического океана увеличивается температура в зимне-весенний период и растет обилие относительно тепловодного *Calanus helgolandicus*, что сопровождается распространением его дальше на север. В годы с низкой активностью западных ветров (“low NAO”) зима и весна холоднее, а в планктоне преобладает холодноводный *Calanus finmarchicus*, распространяющийся в такие годы далеко к югу (SAHFOS Annual Rep., 1995; SAHFOS Technical Report, 2010). Усиление западной компоненты атмосферного переноса влияет также на величину притока атлантических вод в Северное море, отрицательно воздействуя на обилие *C. finmarchicus* в этой акватории, на что указывают материалы наблюдений 1960–90-х гг. (Planque, Taylor, 1998). Изменения NAO влияют на планктон и у противоположного берега Атлантического океана, однако у северо-восточного побережья США усиление западного переноса в 1960–90-е гг. приводило к увеличению обилия *C. finmarchicus* (Greene, Pershing, 2000). Дело в том, что на западном и восточном побережьях Атлантики изменение климатических параметров, вызванное Североатлантическими колебаниями, происходит в противофазе (Hurrell, 1995). Значительное влияние западного переноса на планктонные организмы показано Коулбруком (Colebrook, 1978, 1986), который установил, что для планктонных сообществ имеет значение частота повторяемости западных ветров и связанной с этим погоды. Известно, с другой стороны, что

обилие фито- и зоопланктона связано также с интенсивностью северных ветров (Dickson et al., 1988): увеличение северной составляющей циркуляции на востоке Северной Атлантики совпадает со снижением их биомассы. Интенсивность ветров в весенний период влияет на вертикальное перемешивание верхнего слоя воды, от интенсивности которого зависит весеннее цветение фитопланктона (Dickson et al., 1988).

Другое явление, важное для климата Северной Атлантики, – географическое смещение северной границы Гольфстрима (Taylor, 1995). Это течение испытывает периодические смещения в меридиональном направлении, связанные с частотой циклонов в этом регионе (Taylor, 1995). Обнаружена связь между положением северной границы Гольфстрима и Северо-Атлантическими колебаниями, при этом Гольфстрим реагирует на изменения NAO примерно с двухлетним запаздыванием (Planque, Taylor, 1998). Последнее указывает на ведущую роль NAO в северо-атлантических климатических колебаниях. На северо-западе Атлантического океана рядом авторов была выявлена довольно сильная положительная корреляция суммарной численности копепод с широтным положением северной границы Гольфстрима (Taylor, 1995; Planque, Taylor, 1998). В более удаленном от Гольфстрима Баренцевом море также обнаружена связь с пространственно-временными изменениями этого течения (Ottersen, Stenseth, 2001).

Реже используется в анализе динамики биологических систем так называемая Полярно-Евразийская система (Polar/Eurasian pattern, или PolEur). Этот индекс определяется разностью давлений на уровне моря между полярной областью, Европой и Северным Китаем. Влияние этого показателя существенно только зимой, в декабре-феврале. Максимальные значения PolEur относятся к тем же срокам, что и максимумы NAO (см. выше). В Баренцевом море объем притока атлантических вод, температура воды и обилие трески подвержены положительному влиянию именно этих атмосферных процессов (Ottersen, Stenseth, 2001).

Еще одно явление планетарного масштаба, связанное с масштабными океанографическими перестройками в Тихом океане – это Эль-Ниньо (Horel, Wallace, 1981; Overland et al., 2010). Его влиянию, в первую очередь, подвержен один из самых продуктивных регионов Мирового океана – район Перуанского апвеллинга: во время Эль-Ниньо прогрев верхних слоев препятствует подъему глубинных вод, богатых питательными веществами. В результате резко падает продуктивность экосистемы (Overland et al., 2010). Влияние Эль-Ниньо может распространяться и очень далеко. Например, обсуждается связь данного явления с погодой в Европе в конце зимы и весной: положительная фаза Эль-Ниньо имеет тенденцию совпадать с отрицательными значениями индекса NAO (Brönnimann, 2007).

Сказанное выше показывает, что динамика зоопланктона, особенно в открытых районах океана, зависит не только от прямого влияния температуры. Флуктуации температурного поля вызывают изменения атмосферной циркуляции, которая, в свою очередь, влияет

непосредственно на картину течений и вертикального перемешивания водной толщи. Динамика водных масс влияет на перемещения планктона и, соответственно, на то, в каких условиях (в том числе и температурных) он окажется в конкретный момент времени. Например, в Белом море вертикальная стратификация водной толщи влияет на состояние популяции массового вида *Pseudocalanus minutus* (Прыгункова, 1978, 1979): чем глубже располагается термоклин в весенний период, тем выше смертность молоди. Степень стратификации водной толщи влияет также и на развитие фитопланктона – основного источника пищи для планктонных животных (Sverdrup, 1953; Dickson et al., 1988).

Заметное влияние на жизнедеятельность зоопланктона оказывает горизонтальный перенос течениями, или адвекция (Lindley, Reid, 2002; Pershing et al., 2004). Особенно сильно адвекция влияет на виды, в своем жизненном цикле связанные с перемещениями между прибрежными мелководьями и глубоководными открытыми районами океана, то есть организмы с выраженными сезонными вертикальными миграциями. Такие перемещения характерны для *Calanus finmarchicus* на северо-западе Атлантики: этот вид зимует на больших глубинах в открытом океане и поднимается для размножения в относительно мелководное Северное море (Pershing et al., 2004). Морские течения и вертикальные миграции влияют на динамику обилия *C. finmarchicus* и в Баренцевом море (Tande et al., 2000). В связи с этим он особенно чувствителен к изменениям циркуляционных процессов в океане. Динамика обилия бореальных *Centropages typicus* и *Calanus helgolandicus* в Северном море тесно связана с температурой воды, однако иногда эта связь нарушается в связи с воздействием других факторов, в частности горизонтального переноса (Lindley, Reid, 2002).

Большое значение для зоопланктона может иметь материковый сток. Особенно важен этот фактор для планктона в Белом море, здесь материковый сток достигает за год 4 – 5% объема моря (Максимова, 1967; Белое море..., 2007). С речным стоком в море поступает органическое вещество и биогенные элементы, которые преодолевают маргинальные фильтры эстуариев: около 5% взвешенного и 60% растворенного в речной воде вещества (Лисицын, 2008). Связь сезонных пиков обилия фитопланктона и зоопланктона с годовыми пиками материкового стока выявлены и в других районах Мирового Океана, например, в Неаполитанском заливе, где максимумы поступления пресной воды совпадали с повышением обилия планктона (Ribera D'Alcala et al., 2004). В то же время, увеличение стока в бассейне Балтийского моря отрицательно сказалось на обилии массового вида *Temora longicornis* (Hänninen et al., 2003), что авторы в первую очередь связывают со снижением солености. По их мнению, соленость действует либо напрямую (осмотический стресс), либо опосредованно. В последнем случае это довольно длинная цепочка событий: при низкой солености увеличивается смертность личинок трески, в результате уменьшается выедание балтийского шпрота,

питающегося планктоном, что, в конечном итоге, отрицательно сказывается на обилии *Temora*. Увеличение поступления пресной воды в океан может сказаться на соотношении разных группировок фитопланктона, как это произошло в водах, омывающих Антарктический полуостров (Moline et al., 2004). Из-за смены размерных группировок фитопланктона снизилась доступность пищевого ресурса для криля, что могло быть одной из причин снижения его обилия в этом регионе. Эпизодическое увеличение материкового стока приводит к повышению продуктивности прибрежных вод в северо-западной части Средиземного моря (Guadayol, 2009). Помимо температуры и динамики вод в управлении динамикой планктона участвуют также и другие абиотические параметры среды: концентрация органического вещества, биогенных элементов, кислорода, pH.

Кроме того, на динамику обилия и структуру сообществ зоопланктона оказывают влияние и биотические факторы: в первую очередь доступность пищи (Кособокова, Перцова, 2005; Martynova et al., 2011) и пресс хищников (Steele, Henderson, 1995). Яркое следствие влияния доступности пищи на сезонное развитие планктонных животных – раннее начало размножения холодноводных *Pseudocalanus* spp. и *Calanus glacialis*. Эти виды начинают нереститься еще до схода льда, при отрицательных температурах воды (Кособокова и др. 2003, Сажин и др., 2004; Кособокова, Перцова. 2005; Усов, 2011), поскольку именно в это время, в марте – апреле, в массе развивается ледовая флора (Михайловский, Житина, 1989; Кособокова, Ратькова, 2003; Мельников и др., 2005; Hirche, Kosobokova, 2003; Varpe et al., 2009). Обилие и качество пищи является ключевым фактором также в жизненных циклах тепловодных копепод (Martynova et al., 2009; Martynova et al., 2011): завершение их развития и размножения, а также двигательная активность связаны в первую очередь с количеством и качественным составом пищи. В связи с изменением климата, важным фактором стало появление видов-вселенцев, нарушающих баланс в сообществах (Pitelka, 1997; Stachowicz et al., 2002). Смещение ареалов различных организмов является одним из важнейших следствий смещения границ климатических зон.

Изменения как внешних факторов, так и характеристик планктона происходит в самых разных временных масштабах: это сезонные циклы, межгодовые колебания и многолетние тренды (в том числе и циклические изменения). Особый интерес представляют многолетние *квазициклические* (см. Список использованных терминов, стр. 103) колебания и долговременные тренды, наличие которых указывает на действие крупномасштабных процессов (Smauda, 1998). Долговременные линейные тренды, скорее всего, являются частью длительных циклических колебаний, длина периода которых значительно превышает продолжительность наблюдений в данном районе. Флуктуации температуры воды и климатических показателей с длиной периода до 5 лет описаны в Атлантическом океане и

Баренцевом море. В Баренцевом море выявлены также колебания температуры воды с длиной периода 2 – 3 года (Бочков, Терещенко, 1994). 3-летние колебания характерны для динамики западной составляющей атмосферного переноса ("westerly weather") в Северной Атлантике (Colebrook, 1978, 1986). Динамика западного переноса, или количество дней в году с западной формой циркуляции, как было показано выше, является одним из самых важных макроклиматических показателей в Северной Атлантике (Hurrell, 1995; Rodwell et al., 1999). В Северной Атлантике выявлены циклические изменения обилия зоопланктона с длиной периодов 2 – 3 и 7 – 10 лет (Radach, 1984). Показано, что 3-летние колебания связаны отрицательной корреляцией с интенсивностью западной составляющей атмосферного переноса с 2-летней задержкой (Colebrook, 1978; Radach, 1984). Обнаружено влияние интенсивности западного переноса и на циркуляционные процессы над Белым морем (Климат Карелии..., 2004). Колебания биомассы зоопланктона с периодом около 4 лет обнаружены в Черном море, где их связывают с различными макроклиматическими процессами, вплоть до Эль-Ниньо (Kovalev, Piontkovski, 1998). В Адриатическом море выявлены 5.5-летние флуктуации обилия зоо- и бактериопланктона, которые коррелируют с интенсивностью водообмена между Адриатическим и Средиземным морем; обнаруженные там же 7.3-летние колебания связывают с динамикой температуры воды на поверхности (Baranović et al., 1993). Короткопериодная цикличность в динамике природных факторов обнаружена и на другой стороне Земного шара. Так, циклические колебания с периодом 25 – 30 месяцев были выявлены в динамике давления на уровне моря, температуры воздуха и поверхностной температуры воды в Тихом океане (Conversi, Nameed, 1998). Наиболее ярко выраженная компонента в динамике планктона Северной Пацифики имеет период колебаний 14 месяцев и коррелирует с явлением "полярного прилива", одним из последствий нутаций земной оси (Conversi, Nameed, 1998). Некоторые другие примеры многолетних трендов и квазициклических колебаний будут приведены ниже, при описании долговременных мониторинговых программ.

Все описанные выше факторы взаимосвязаны, и только долговременные комплексные исследования могут вычлениить из общей массы внешних факторов наиболее важные для планктона. Кроме того, долгосрочные наблюдения могут помочь оценить и долю антропогенного влияния во всем комплексе воздействий (Mozetič et al., 1998).

В настоящее время во многих регионах Мирового океана ведутся длительные наблюдения за животными, населяющими пелагиаль. В первую очередь, это промысловые виды рыб, для которых существуют ряды данных длиной почти 500 лет, с конца XVI века (Southward, Boalch, 1994, цит. по: Cushing, 1995). Метеорологические наблюдения ведутся с XVII века, гидрологические – с начала XIX века (Schlesinger, Ramankutty, 1994; Cushing, 1995). Постоянные наблюдения за зоопланктоном начались лишь в первой половине XX в. Наиболее

ранние из них относятся к самому началу XX века: наблюдения за бентосом, планктоном и рыбами в Баренцевом море, на так называемом "Кольском меридиане" были начаты в 1898 г. (Книпович, 1902; Линко, 1907). Следующие по продолжительности наблюдения за планктоном были запущены в 1924 г. Фредериком Расселом в западной части Ла-Манша у Плимута (Russell et al., 1971). К сожалению, эти исследования были прекращены в 1988 г. (Cushing, 1995). С конца 1930-х гг. ведутся наблюдения за зоопланктоном с использованием планктонособирателей на сети стандартных разрезов в Северной Атлантике (Glover, 1967).

Остановимся более детально на ближайших к району наших исследований регионах Мирового океана – бассейне Северной Атлантики и Баренцевом море. Север Атлантического океана является районом Мирового океана, где проводятся, пожалуй, наиболее масштабные во времени и пространстве наблюдения за зоопланктоном. Начало регулярным мониторинговым наблюдениям в этом регионе было положено в 1924 г. Фредериком Расселом: он организовал сбор проб зоопланктона у Плимута, на стандартной станции (Langmead et al., 2004). В ходе этих наблюдений, в частности, зафиксирована смена холодноводного планктона тепловодным в Ла-Манше между 1930-ми и 1960-ми гг. и последующий возврат к исходному состоянию, что впоследствии было названо "циклом Рассела". Это явление привлекло особое внимание, так как затронуло и более высокий трофический уровень: в начале цикла резко снизилось обилие сельди и выросло обилие сардины – основных промысловых видов в этом регионе.

Весь север Атлантического океана покрывает сеть стандартных разрезов, вдоль которых с помощью непрерывных планктонособирателей (continuous plankton recorders, CPR) ведутся периодические сборы планктона с конца 30-х гг. (Glover, 1967; Sir Alister Hardy Foundation For Ocean Science (SAHFOS) – Annual reports, 1995, 2000). Сеть таких разрезов покрывает также и Северное море. В ходе этих наблюдений получено огромное количество данных по динамике и распределению зоо- и фитопланктона (Colebrook, 1978, 1982, 1986; Barnard et al., 2004). Показана тенденция к снижению суммарной численности зоопланктона в северо-восточной части Атлантики до середины 1980-х, и довольно резкий ее подъем в начале 1990-х гг. (Colebrook, 1986; Planque, Taylor, 1998). Наиболее сильную корреляцию эти изменения демонстрируют с интенсивностью западного переноса (NAO), а также с положением северной границы Гольфстрима. В Северном море численность тепловодного *Centropages hamatus* связана положительной корреляцией с динамикой повышающейся температуры (SAHFOS – Annual report, 2000). На северо-востоке океана, наоборот, увеличивается численность холодноводных арктических видов, что связывают со снижением температуры воды в Лабрадорском море (SAHFOS – Annual report, 2000).

Исследования, проводимые вокруг Исландии с начала 1960-х гг. (Astthorson, Gislason, 1995), выявили наличие периодических колебаний обилия зоопланктона с длиной периода

примерно 10 лет. С 1962 г. непрерывный мониторинг фитопланктона, а с 1975 г. и зоопланктона, ведется научной станцией на о. Гельголанд (Radach, 1998; Fock, Greve, 2002). В ходе наблюдений были прослежены изменения концентрации различных биогенных элементов, фито- и зоопланктона. Особое внимание было уделено влиянию речного стока на морскую биоту, что связано с высокой концентрацией промышленных предприятий в бассейнах рек, впадающих в Северное море.

В Баренцевом море длительные планктонные, ихтиологические и океанологические наблюдения также ведутся на стандартных разрезах. Наиболее длительные наблюдения проводятся ПИНРО и ММБИ на разрезе вдоль 33°30' в.д. – "Кольском меридиане" (Фомин, 1983; Дробышева, Нестерова, 2005; Карсаков, 2009). Первые массовые сборы на этом разрезе выполнены в 1920 – 1930 гг., постоянные ежегодные съемки планктона начаты ПИНРО в 1959 г. и продолжались до 1993 г. (Фомин, 1983; Дробышева, Нестерова, 2005). Метеорологические, гидрологические и гидробиологические наблюдения на этом разрезе начаты еще Н.М. Книповичем в 1898 г., и продолжаются с перерывами (в 1906 – 1920 и 1941 – 1944 гг.) по сей день (Книпович, 1902; Линко, 1907; Зиланов, Лука, 1987, Мидттун, Луенг, 1987; Дробышева, 1991; Бойцов, 1995, 2006). Наблюдение за температурой воды на "Кольском меридиане" показало чередование теплых (начало 1950-х, 1960-х, 1970-х, 1990-х и в 2000-е гг.) и холодных (вторая половина 1960-х и 1970-х гг.) периодов (Matishov et al., 2012). В течение этого промежутка времени были выявлены холодные (1956, 1958, 1966, 1979, 1981) и теплые (1959, 1975, 1983, 1990) годы (Бочков, Терещенко, 1994). С.Г. Денисенко (1997) выявил цикличность в динамике температуры воды с длиной периода 7-8, 13 и 18 лет. Весь период исследований с 1950-х гг. видовой состав зоопланктона в поверхностном 50-метровом слое воды оставался неизменным (Дробышева, Нестерова, 2005). При этом стабильно доминировал бореальный *Calanus finmarchicus*. В остальном планктоне в холодные годы уменьшалось количество *Pseudocalanus elongatus*, и росла численность *Metridia longa*, *Aeginopsis* sp. и молоди Euphausiacea. В теплые годы доля молоди Euphausiacea снижалась, и росло обилие *Oithona similis*. В 1930-е гг. в Баренцевом море на множестве станций был собран материал с целью изучения кормовой базы сельди (Мантейфель, 1941; Тимофеев, 1997). После Второй мировой войны ежегодные съемки охватили практически всю акваторию Баренцева моря между Кольским полуостровом и архипелагом Шпицберген (Лука, 1991). Из всех видов зоопланктона особое внимание уделялось массовому представителю Copepoda *Calanus finmarchicus* и нескольким видам Euphausiacea (*Thysanoessa inermis* и *T. raschii*), составляющим основу рациона рыб-планктонофагов (Бойцов, Дробышева, 1987; Карамушко, 1994). С 1952 г. до начала 1980-х гг. на трех стандартных разрезах в Баренцевом море проводили мониторинг состояния популяций эвфаузиид (Бойцов, Дробышева, 1987). В ходе этих наблюдений была

выявлена тенденция к повышению численности планктонных эвфаузиид в южной части Баренцева моря с конца 1960-х до начала 1980-х гг., совпавшая с незначительным снижением температуры воды слоя 0 – 50 м. Обнаружены также колебания этих переменных с длиной периода 10 – 14 лет. По результатам многолетних наблюдений в западной части Баренцева моря и восточной части Норвежского моря изучены изменения обилия веслоногих ракообразных, в частности *Calanus finmarchicus*, в холодные и теплые годы (Tande et al., 2000). Было показано отсутствие прямой связи между обилием зоопланктона и температурой воды. Однако С.Ф. Тимофеев (2001), анализируя данные различных разрезов в западной и восточной частях Баренцева моря, показал, что биомасса зоопланктона связана довольно высокой положительной корреляцией ($r > 0.6$) с температурой воды в Основной и Центральной ветвях Нордкапского течения и в Прибрежной ветви Мурманского течения. Биомасса планктона в Печорской губе положительно коррелирует с температурой воды и объемом стока реки Печоры.

Многолетние флуктуации обилия зоопланктона и, в особенности, его распределения в Белом море изучены не так хорошо, как в Северной Атлантике и Баренцевом море, однако некоторые усилия в этом направлении уже предпринимались. Исследования зоопланктона Белого моря начались еще в конце XIX века Н.П. Вагнером (1885), Н.А. Педашенко (1897), А.К. Линко (1900). Это были в основном наблюдения за качественным составом планктона и фаунистические исследования отдельных групп (Линко, 1900). Позднее были выполнены экспедиционные исследования акватории К.М. Дерюгиным (1928), М.А. Виркетис (1926, 1929), В.Л. Хмызниковой (1947). Первые результаты по биомассе зоопланктона в Белом море были получены в рейсе судна "Персей" в 1926 г. (Яшнов, 1940). Судовые экспедиционные работы, охватившие меньшую акваторию, были продолжены в конце 1940-х гг. (Камшилов, 1952, 1957). Летом и осенью 1931 г. попутно с анализом уловистости разных планктонных сетей были изучены изменения в зоопланктоне на Беломорской методической станции Государственного гидрологического института (Виркетис, 1939). Сезонные изменения в планктоне на той же станции изучались в 1934–36 гг. (Воронков, Кречман, 1939), однако учитывалась лишь суммарная биомасса зоопланктона без разделения его на виды.

Более регулярные исследования начались с образованием Беломорской биологической станции Карельского филиала АН СССР в 1949 г., когда в связи с сокращением численности сельди, основного промыслового вида рыб в Белом море, были развернуты масштабные исследования зоопланктона как кормовой базы беломорской сельди. В 1951–52 гг. были проведены комплексные исследования Онежского залива, включавшие также наблюдения за зоопланктоном (Эпштейн, 1957а). Подобные исследования вскоре были проведены и в других районах моря (Эпштейн, 1957б, 1963; Иванова, 1962).

Несмотря на активные исследования, в этот период наметились некоторые разногласия в точке зрения разных исследователей на обилие и продуктивность зоопланктона Белого моря. Так, например, В.А. Яшнов (1940) и М.М. Камшилов (1957) считали, что количество зоопланктона в Белом море сравнимо с таковым в юго-западной части Баренцева моря. В то же время, данные Л.М. Эпштейн (1957, 1963) и Л.А. Зенкевича (1947) указывали на сравнительно низкую биомассу беломорского зоопланктона. Существовавшие несоответствия, скорее всего, явились следствием кратковременности наблюдений, которые охватывали лишь отдельные годы или сезоны. Сегодня хорошо известно, что в верхних слоях водной толщи Белого моря (примерно до глубины 50 м) резко выражены межгодовые колебания температуры воды и обилия зоопланктона (Бабков, Прыгункова, 1974; Бабков, Кулаковский, 1995; Трошков, 2005; Кособокова, Перцова, 2012; Kosobokova, Pertsova, 2003 и др.). Следовательно, о продуктивности акватории Белого моря нельзя судить по результатам отдельных рейсов, выполненных в ограниченный по продолжительности период в ограниченных по площади районах (Кособокова, Перцова, 2012).

В Белом море, пожалуй, лучше всего исследован зоопланктон Кандалакшского залива. Именно здесь с начала 1960-х гг. ведутся наблюдения за зоопланктоном на Беломорской биостанции Зоологического института, которая является преемником Беломорской биостанции Карельского филиала АН СССР (Прыгункова, 1987а) и на Беломорской биостанции Московского Государственного университета (Перцова, 1962, 1970, 1980б; Перцова, Прыгункова, 1995; Перцова, Кособокова, 2010; Кособокова, Перцова, 2012; Pertsova, Kosobokova, 2003). В течение долгого времени велись периодические наблюдения в глубоководном районе моря, расположенном в непосредственной близости к упомянутым выше биологическим станциям (Перцова, 1971; Прыгункова, 1985б, 1987б; Перцова, Прыгункова, 1995; Перцова, Кособокова, 2002а, 2010), а также в более обширной глубоководной акватории, включающей Бассейн, Кандалакшский и Двинский залив (Кособокова, Перцова, 2005; Кособокова, Перцова, 2012; Pertsova, Kosobokova, 2003).

Представленная работа основана на данных мониторинга зоопланктона, температуры воды и солености на Беломорской биостанции Зоологического института. Наблюдения были начаты в 1957 г., практически одновременно с основанием биостанции (Прыгункова, 1987а). Однако они велись нерегулярно, с перерывами до 1961 г., когда были установлены периодичность и методика сборов, используемые по настоящее время.

Анализ динамики зоопланктонных сообществ Белого моря начался с изучения их сезонных изменений. Еще на материалах круглогодичных наблюдений 1950-х и 1960-х гг. был исследован сезонный ход как количественных, так и качественных характеристик зоопланктона (Перцова, 1962; Иванова, 1963; Прыгункова, 1967). Впоследствии к этой теме не раз

возвращались, причем дальнейшие исследования были построены уже на основании данных за более продолжительные, чем прежде, периоды наблюдений (Прыгункова, 1974, 1985в; Перцова, Кособокова, 2002а; Перцова, Кособокова, 2010). Это позволило, во-первых, проследить за изменениями в планктонных сообществах в течение года с большей надежностью, используя данные, осредненные за несколько лет. Во-вторых, появилась возможность расшифровать жизненные циклы планктонных животных, обилие которых в условиях Белого моря колеблется от года к году в широких пределах (Перцова, 1974а, б; Прыгункова, 1974; Перцова, Кособокова, 1990). В третьих, можно было уже говорить о выявлении межгодовых изменений сезонной динамики температуры воды и обилия зоопланктона (Бабков, Прыгункова, 1974; Прыгункова, 1985; Бабков, Кулаковский, 1995; Перцова, Кособокова, 2010).

Определенный интерес представляет выделение биологических сезонов в пелагиали, что позволяет вводить периодизацию в соответствии с событиями в сезонном развитии планктонных животных. Ключевые события в жизненных циклах планктеров (размножение, переход от одной стадии развития к другой) не всегда совпадают с сезонами календарными и гидрологическими (Прыгункова, 1985в). Теория биологических сезонов в пелагиали арктических морей была разработана еще В.Г. Богоровым (1938, 1939) в ходе изучения горизонтального распределения планктона по мере удаления от кромки льдов в Северном Ледовитом океане. Суть теории в том, что каждому времени года соответствует определенный качественный состав зоопланктона, а индикаторами смены биологических сезонов служат определенные этапы жизненных циклов массовых планктонных организмов (половое созревание, размножение, линька и пр.). На основании анализа годовой динамики численности зоопланктона в губе Чупа на декадной станции (стандартной станции Д-1, см. Главу 2, раздел 2.1) Р.В. Прыгункова описала смену биологических сезонов для Кандалакшского залива Белого моря (Прыгункова, 1985в). На основании анализа многолетних данных было показано, что сроки биологических сезонов могут варьировать год от года независимо от изменений температуры, по сезонному ходу которой выделяются гидрологические сезоны. Было высказано предположение, что планктон подвержен влиянию других факторов, прежде всего, пищевого, к тому же имеет значение состояние сообщества в предыдущий сезон.

В ходе непрерывных наблюдений была также получена информация о вертикальной структуре зоопланктона (Перцова, 1962, 1971; Прыгункова, 1973, 1974), уточнена картина онтогенетических и сезонных вертикальных миграций массовых планктонных животных (Перцова, 1974; Прыгункова, 1974; Кособокова, Перцова, 1990, 2012). Исследовалось также влияние градиентов температуры и устойчивости водных масс на вертикальное распределение и миграции зоопланктона (Прыгункова, 1973, 1979; Перцова, 1974а, б, 1981). В частности, было показано, что интенсивность вертикальных миграций *Pseudocalanus minutus* весной

определяется температурой верхнего 25-метрового слоя. От протяженности весенних вертикальных миграций, в свою очередь, зависит успешность дальнейшего развития популяции вида (Прыгункова, 1978, 1979).

Круглогодичный мониторинг зоопланктона на станции Д-1 дал возможность проследить жизненные циклы многих планктонных животных Белого моря (Прыгункова, 1968а, б, 1974). По данным Р.В. Прыгунковой, всех местных Copepoda можно разделить на две группы: на долгоживущих (около 2-х лет) и короткоживущих (не более 1 года) видов. К первой группе были отнесены арктические холодноводные виды: *Calanus glacialis* и *Metridia longa*. Во второй группировке значительно больше видов – в нее входят бореальные тепловодные *Temora longicornis*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, космополитические *Oithona similis* и *Microsetella norvegica*, а также бореально-арктический холодноводный *Pseudocalanus minutus* и нижнеарктический вид *Triconia borealis*. По мнению Р.В. Прыгунковой (1974) во второй группировке некоторые виды имеют неполный бициклический тип развития, то есть за год развивается и размножается одно поколение, а следующее успевает пройти часть жизненного цикла, зимую и размножаясь лишь на следующий год.

Жизненные циклы массовых видов и роль холодноводной и тепловодной группировок в структуре и биомассе зоопланктона изучали также и на Биостанции МГУ, где проводились круглогодичные исследования с углубленным изучением сезонных изменений возрастного состава, роста, развития, размножения и вертикального распределения отдельных видов в зависимости от температуры (Перцова, 1974а, б, в; 1980а, 1981; Перцова, Кособокова, 1990; Кособокова, 1998). В ряде случаев при расшифровке жизненных циклов массовых копепод использовались также материалы масштабных съемок разных районов Белого моря (Кособокова, 1998; Kosobokova, 1999). В лабораторных условиях была изучена плодовитость и сезонные изменения биохимического состава, необходимые для расшифровки деталей жизненных циклов холодноводных видов копепод *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus*, запасующих питательные вещества для успешного переживания зимнего периода (Кособокова, 1990, 1993, 1998; Перцова, Кособокова, 1996). Данные исследования подтвердили в целом выводы, сделанные Р.В. Прыгунковой (1974) в части оценки продолжительности жизненных циклов и количества генераций в течение года, однако в них были глубже исследованы размножение и развитие массовых видов.

Многолетние сборы зоопланктона на станции Д-1 рядом с ББС ЗИН и в районе ББС МГУ позволили также проследить межгодовые колебания показателей обилия зоопланктона и хода сезонной динамики его обилия. В частности, показана зависимость распределения *Pseudocalanus minutus* от весьма изменчивого вертикального градиента температуры (Прыгункова, 1979). По данным исследований в глубоководной части Кандалакшского залива,

выполненных в течение ряда лет, сделаны выводы о причинах изменений горизонтального распределения зоопланктона (Прыгункова, 1985б, 1987б). Была показана зависимость горизонтального распределения суммарного обилия зоопланктона от специфики распределения наиболее многочисленных видов, что в свою очередь определяется особенностями гидрологии разных районов Белого моря. Выявлены межгодовые смещения сроков биологических сезонов в годы с разным ходом сезонных изменений температуры (Прыгункова, 1985в). Н.М. Перцовой и К.Н. Кособоковой (2002) рассмотрены межгодовые колебания обилия зоопланктона в глубоководной части Кандалакшского залива. Показано, что биомасса зоопланктона в этом районе от года к году может различаться в 1.5 раза, при этом в разные сезоны различается и ее вертикальное распределение. Обилие и ход сезонного развития одного из ключевых видов, *Calanus glacialis*, в большой степени зависит от температурных условий весной: в теплые годы, по сравнению с холодными, развитие рачков в весенний период ускоряется почти в два раза (Перцова, Кособокова, 2010). Многолетняя динамика обилия зоопланктона была изучена также в связи с многолетними колебаниями обилия беломорской сельди (Прыгункова, 1985а, 1990, 1995). Показано, что одним из важнейших для сельди факторов является обилие в планктоне крупных весенних форм (*Pseudocalanus minutus* и *Calanus glacialis*), которыми питаются как личинки, так и взрослые особи сельди.

В ходе мониторинга зоопланктона на ББС ЗИН были выявлены аномальные изменения в сезонной динамике обилия зоопланктона и показано, что их причинами являются отклонения хода прогрева водной толщи от среднегодовой нормы (Бабков, Прыгункова, 1974). Так, в годы с ранним (поздним) прогревом многие весенние и раннелетние процессы протекали раньше (позже) обычного. В ходе длительных наблюдений в районе исследований были выявлены значительные колебания среднегодовой температуры от года к году, часто превышающие 1°C (Бабков, 1978; Бабков, Кулаковский, 1995). Особенно подробно был изучен аномально холодный 1966 г., когда холодное начало лета совпало с преобладанием восточных ветров, принесших большое количество льда, который задержался в губах Кандалакшского залива до начала июля (Перцова, Сахарова, 1967; Русанова, Хлебович, 1967). Исследования многолетних изменений температуры не охватывали весь период наблюдений за зоопланктоном на станции Д-1, и максимальный промежуток времени, использованный для анализа изменений этого параметра, включал период с 1957 по 1993 гг. (Бабков, Кулаковский, 1995).

Межгодовые колебания значений биологических параметров и абиотических показателей часто маскируют циклические колебания и длительные тренды изменения их средних значений (Горбенко, Крышев, 1985; Colebrook, 1978; Broekhuizen, McKenzie, 1995; Roemmich, McGowan, 1995; Pitois et al., 2009 и др.). До сих пор по данным сборов на станции Д-

1 лишь один раз была сделана попытка выявления связи многолетних циклических колебаний температуры воды и сезонного развития планктона (Бабков, Прыгункова, 1974; Прыгункова, 1975). Так как это было сделано на основании изучения ряда наблюдений длиной 13 лет, этот анализ нельзя назвать исчерпывающим, поскольку длина анализируемого периода не превышала двух выделенных полных циклов (5 – 6 лет).

Представленная работа призвана заполнить пробелы в знаниях о многолетней динамике обилия зоопланктона побережья Белого моря и влиянии на нее такого внешнего фактора как температура.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Материал и его первичная обработка

В работе использованы материалы многолетнего мониторинга зоопланктона на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН за период с 1961 по 2010 г. В 1996–98 и 2002–10 гг. автор непосредственно участвовал в осуществлении работ по мониторингу, в том числе, в сборе и обработке зоопланктона.

Наблюдения велись в устьевой части губы Чупа на станции Д-1 (декадная станция) с координатами $66^{\circ} 19.8'$ с.ш. и $33^{\circ} 39.7'$ в.д. (Рисунок 1). Глубина на станции составляет в среднем 65 м с отклонениями 1 – 1.5 м во время прилива и отлива. Отбор проб зоопланктона проводили ежедекадно в период, когда море свободно ото льда, и 1 раз в месяц со льда (первые 7 лет мониторинга зимой пробы брали раз в 10 дней). Пробы отбирали по стандартным горизонтам 0–10, 10–25 и 25 м – дно сетью Джели с диаметром входного отверстия 37 см и фильтрующим конусом из шелкового или капронового сита с ячейей 168 мкм (1960–70-е гг.) или из капронового сита с ячейей 180 – 200 мкм (с 1980-х гг.). Всего за рассматриваемый период собрано и обработано 3370 количественных проб зоопланктона, из которых около 500 собрано и обработано автором. В таблице 1 приведен список сотрудников Беломорской биостанции ЗИН, принимавших участие в сборе и обработке проб зоопланктона в разные годы. Обработка проб в течение всего периода наблюдений проводилась по стандартной методике (Инструкция по сбору..., 1971). Пробу зоопланктона доводили до объема 200 или 100 мл (в зависимости от обилия планктона) и брали из нее 3 аликвоты по 1 мл, в которых подсчитывали мелкие (<0.8 – 0.9 мм) и массовые организмы. Затем пробу концентрировали и подсчитывали тотально крупные (>1 мм) и редкие организмы. Копеподитные стадии веслоногих ракообразных определяли до вида и подсчитывали отдельно, науплиальные стадии определяли до вида, но по стадиям не дифференцировали, подсчитывая для каждого вида суммарно.

Таблица 1. Сотрудники ББС ЗИН, участвовавшие в сборе и обработке планктонного материала на станции Д-1.

Имя	Сроки работы
С.С. Иванова	1957-1958 гг.
Р.В. Прыгункова	1960 – 1962, 1964 – 1995 гг.
С.С. Бурлакова	1957 – 1982 гг.
И.П. Кутчева	1981 г. – наст. время
М.А. Зубаха	1999 – 2001 гг.
И.М. Примаков	1999 – 2010 гг.
Д. М. Мартынова	1997 г. – наст. время
Н.В. Усов	1996 – 1998 гг., 2002 гг. – наст. время

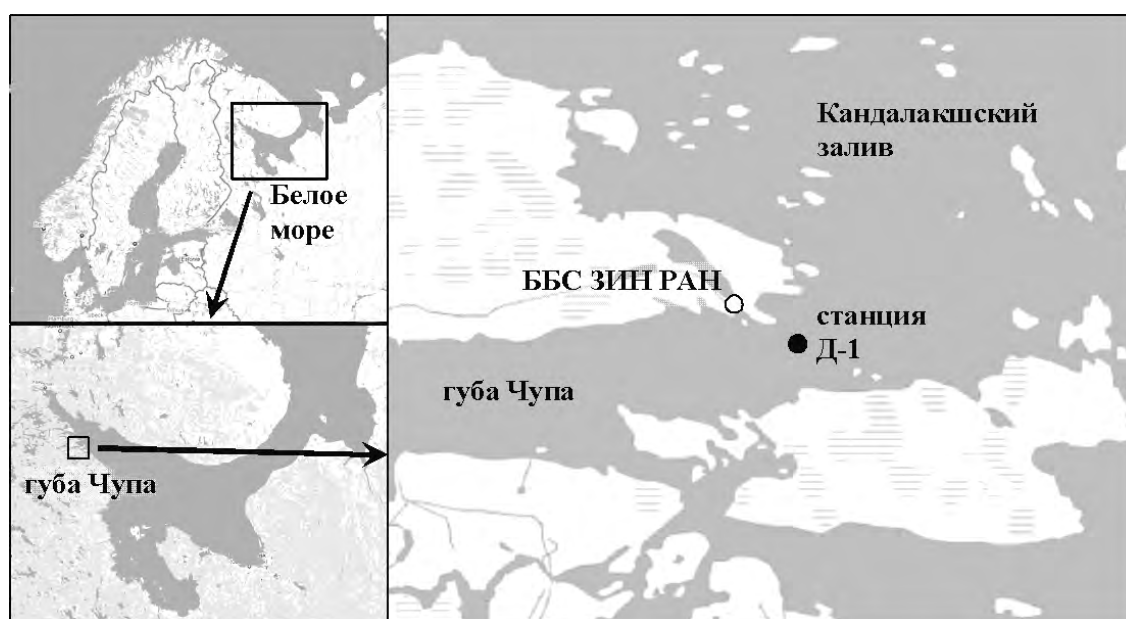


Рисунок 1. Район проведения мониторинга. Станция Д-1 - точка отбора проб зоопланктона.

С 1998 г. параллельно со стандартной сетью Джеди на станции Д-1 вели сборы сетью той же модели с размером ячеек 100 мкм. Данные этих сборов были использованы при анализе сезонной динамики численности науплиальных стадий копепод (раздел 4.2).

Для характеристики обилия зоопланктона рассчитывали количество организмов в 1 м³ воды, которое обозначали термином "численность".

В первые годы проведения мониторинга по неизвестным причинам при обработке зоопланктона не подсчитывали некоторые группы организмов. Так, личинок *Ascidia* и *Bryozoa* начали учитывать только с 1967 г. В отдельные годы отсутствуют данные по некоторым видам планктонных животных или стадиям их развития. За 1967 г. отсутствуют данные по науплиальным стадиям копепод, *Oikopleura vanhoeffeni* и личинкам *Echinodermata*. С 1969 по

1971 г. *O. vanhoeffeni* в пробах также не подсчитывали. В 1971 г. не подсчитывали *Parasagitta elegans* и *Aglantha digitale*.

До последнего времени при определении зоопланктона не различали ветвистоусых ракообразных *Pleopis (Podon) polyphaemoides* и *Podon leuckarti*, определяя оба вида как *Podon leuckarti*. Более тщательное определение показало, что оба вида обычны для местного планктона, при этом *Pleopis polyphaemoides* более многочислен (собств. данные). В работе эти виды рассматриваются совместно как *Podon* spp.

После специальных исследований стало ясно, что беломорская популяция *Pseudocalanus minutus* представляет собой смесь особей двух видов – *P. minutus* и *P. acuspes*, которые морфологически очень сходны (Markhaseva et al., 2012). В работе данные виды будут обозначаться *Pseudocalanus* spp.

В ходе наблюдений на станции Д-1 по тем или иным причинам случались перерывы в отборе проб. Особенно продолжительные перерывы наблюдались в начале 1970-х гг. В 1972 г. наблюдения вели только с 21.07 по 20.10, предыдущей и последующей зимой пробы не отбирали. Пробы не отбирали также в периоды ледостава и схода льда, которые в некоторые годы занимали значительные промежутки времени. Зимний период в силу особенностей ледового режима в разные годы охватывали неравномерно, поскольку лед иногда подолгу не достигал толщины, необходимой для безопасной работы на нем. Особенно частыми и продолжительными зимние перерывы были в 1990-е гг. Причины пробелов в эти годы могли быть связаны не только с климатическими, но и с экономическими факторами.

Для анализа сезонной динамики температуры воды, обилия зоопланктона и соотношения численностей холодноводной и тепловодной группировок использовали среднемесячные значения. Усреднение данных проводилось по следующей схеме: путем усреднения ежедекадных значений получали среднемесячные значения, затем, по среднемесячным, рассчитывали средние для сезона. При усреднении ежедекадных значений сборы в даты по 3-е число каждого месяца относили к предыдущему месяцу, т.е. считали их сборами последней декады предыдущего месяца, выполненными с запозданием. Такой подход был использован для того, чтобы избежать различий весов среднемесячных значений величин, поскольку при отнесении наблюдений за 1-3 число к текущему месяцу иногда возникала ситуация, когда в одном месяце оказывалось четыре наблюдения, а в предыдущем - всего два. Затем по среднемесячным данным рассчитывали средние многолетние для каждого месяца и, в результате, получали кривую динамики того или иного параметра в "среднем году".

Для анализа многолетних изменений рассчитывали средневзвешенные значения температуры и численности животных для горизонтов 0 – 25 м и 10 – 65 м:

$$x_{0-25} = \frac{(10x_{0-10} + 15x_{10-25})}{25}$$

и $x_{10-65} = \frac{(15x_{10-25} + 40x_{25-65})}{55},$

где $x_{0-10}, x_{10-25}, x_{25-65}$ – средние значения температуры (численности зоопланктона) для соответствующих слоев облова.

Для анализа многолетних изменений были рассчитаны также среднесезонные значения температуры воды и численности планктонных животных. Однако не по календарным сезонам, а по гидрологическим. Методику расчета см. в разделе 2.6.

2.2. Регистрация температуры

Температуру воды измеряли параллельно со сборами планктона на глубинах 0, 5, 10, 15, 25, 50 м и у дна. С начала мониторинга до 1970-х гг. использовали опрокидывающиеся термометры типа ТГ с разрешением 0.1°C, а с 1970-х гг. – батитермограф ГМ7-Ш. Поверхностную температуру измеряли родниковым ртутным термометром. Начиная с 2006 г., температуру определяли океанологическим зондом MIDAS CTD+ (Valeport Ltd.).

Для приведения гидрологических данных в соответствие с горизонтами сбора планктонных проб рассчитывали средние значения температуры в пределах этих стандартных горизонтов. Чтобы получить среднее для слоя 0–10 м, усредняли значения температуры на глубинах 0, 5 и 10 м, для слоя 10 – 25 м - на глубинах 10, 15 и 25 м, для слоя 25 м – дно на глубинах 25, 50 м и у дна.

Наряду с температурой воды на станции Д-1 измеряли также соленость, однако воздействие многолетних изменений солености на зоопланктон мы не исследовали. С одной стороны, надежно проследить ее роль не представлялось возможным, так как в конце зимы – начале весны, когда имеет место наибольшее опреснение, наблюдения велись нестабильно, со значительными пропусками. В связи с этим, любые выводы о влиянии солености на многолетние изменения численности зоопланктона могли бы оказаться ненадежными. С другой стороны, рядом авторов было показано, что колебания солености в пределах 10 – 20% от средней для водоема оказывают незначительное влияние на жизнедеятельность планктонных организмов (Норрег, 1959; Lance, 1962). Известно, что для некоторых беломорских видов этот диапазон даже шире. Например, *Temora longicornis* устойчива к колебаниям солености от 11 до 26‰, что превышает 50% ее средних значений на станции Д-1 (Хлебович, 1974). Известно также, что в эстуариях Белого моря морские виды способны переносить непродолжительное

снижение солености даже до 6 - 8‰ (Перцова, Кособокова, 2002). До минимальных значений (менее 20‰) соленость опускается в районе наших исследований только в течение короткого периода в конце зимы – начале весны (апрель – май) в тонком поверхностном слое 0 – 1 м (Howland et al., 1999; собств. данные). Совершая вертикальные миграции, планктонные организмы могут активно избегать неблагоприятного воздействия резких колебаний солености (Lance, 1962). Только один раз в течение периода наблюдений в Белом море, в 1966 г., аномальное распреснение верхнего слоя существенно повлияло на зоопланктон (Русанова, Хлебович, 1967; Перцова, Сахарова, 1967). Все это показывает, что, несмотря на значительные сезонные и межгодовые колебания солености, этот фактор не имеет для местного зоопланктона такого же значения, как температура воды.

В разное время океанологическими измерениями на декадной станции занимались Р.В. Пясковский (1957 – 1960 гг.), Ю.М. Савоськин (1961 – 1971 гг.), А.И. Бабков (1973 – 1994 гг.), М. Сорокин (1997 – 1998 гг.) и И.М. Примаков (1999 – 2009 гг.).

2.3. Методика выделения группировок планктонных животных с разными оптимальными температурами

Первые же исследования распределения и сезонной динамики зоопланктона в Белом море показали наличие двух группировок организмов – холодноводной и тепловодной, различающихся по своим температурным предпочтениям (Хмызникова, 1947; Перцова, 1962; Прыгункова, 1974; Перцова, Прыгункова, 1995). Эти группы животных различаются как по времени размножения (холодноводные размножаются, как правило, весной, до начала интенсивного прогрева; тепловодные – летом), так и по диапазону глубин, на которых они преимущественно обитают (холодноводные уходят на глубину по мере прогрева водной толщи; тепловодные придерживаются верхних слоев воды). Для выделения холодноводной и тепловодной группировок применяют методы, основанные на определении температуры, оптимальной для жизнедеятельности планктонных организмов.

Оптимальные температуры определяют как в лабораторных экспериментах (Marshall, Orr, 1955; Сажина, 1968; Corkett, Zillioux, 1975; Сушин, 1978; Richardson, Verheye, 1998; Koski, Kuosa, 1999), так и в ходе полевых наблюдений путем простой регистрации температуры, при которой обнаружены те или иные виды (Линко, 1907; Никитин, 1929; Численко, 1972; Богоров, 1974; Прыгункова, 1974; Кос, 1977). Наблюдения в течение многих лет увеличивают надежность второго подхода.

В представленной работе используется, с некоторыми изменениями, метод расчета оптимальных температур, описанный в работе М.А. Зубахи и И.П. Кутчевой (2001) и развитый в работах И.М. Примакова (2002), М.А. Зубахи и Н.В. Усова (2004). Суть данного метода заключается в расчете оптимальных температур как средних температур, взвешенных по численности соответствующего вида. В результате, за оптимальные принимаются такие значения температуры, при которых конкретный вид встречается в наибольшем количестве. Данный подход в значительной степени формален, так как для разных аспектов жизнедеятельности живого организма оптимальны разные температуры, и рассчитанный оптимум достаточно условен. Кроме того, этот метод не учитывает действия других факторов, значение которых для планктона в отдельные периоды года может быть важнее, чем значение температуры, и не позволяет определить границы диапазонов оптимальных температур. Однако данный подход используется нами только для классификации планктонных организмов, и хорошо подходит для разделения холодноводной и тепловодной группировок в исследуемой акватории. На это указывает различие динамики их обилия в рамках сезонного цикла обилия зоопланктона (Зубаха, Усов, 2004). Кроме того, полученные группировки четко различаются и биогеографически (см. раздел 3.3).

Таким образом, термин "оптимальная температура" в контексте данной работы условен и принимается нами для обозначения температуры, при которой численность вида максимальна.

Некоторые беломорские холодноводные виды (*Metridia longa* и, в меньшей степени, *Calanus glacialis*) летом совершают суточные вертикальные миграции значительной протяженности, поднимаясь ночью из холодных глубинных слоев в прогретые поверхностные (Перцова, 1974б, 1980б; Перцова, Кособокова, 1990; 2002). Однако отбор проб на станции Д-1 проводился только в светлое время суток, поэтому удалось проследить лишь глубинную фазу миграций. Поэтому неизбежным оказалось некоторое занижение при расчетах температуры, оптимальной для *Metridia longa* и *Calanus glacialis*.

Расчет оптимальных температур проводился следующим образом:

Рассчитывали среднюю температуру, взвешенную по численности группы, вида или стадии развития для видов, у которых копепоидитные стадии учитывались отдельно:

$$t_x = \frac{\sum_{i=1}^n t_i N_{xi}}{\sum_{i=1}^n N_{xi}},$$

где t_x – средняя температура, взвешенная по численности вида или отдельной онтогенетической стадии x ; t_i – значение температуры на станции i на стандартном горизонте облова; N_{xi} – численность вида x на данной станции и горизонте, экз/м³; n – число станций.

По значениям оптимальных температур зоопланктон района исследований был разделен на тепловодную и холодноводную группировки (см. раздел 3.3).

Для анализа многолетней динамики суммарное обилие холодноводной группировки рассматривалось без учета *Pseudocalanus* spp. Динамика обилия этих видов изучалась отдельно от холодноводной группировки. Как будет показано в главе 3, *Pseudocalanus* spp. составляет в среднем более 75% численности этой группировки и, по сути, определяет динамику всей холодноводной группировки, маскируя особенности варьирования других видов. К тому же виды рода *Pseudocalanus* являются единственными бореально-арктическими видами в данной группировке, остальные виды имеют арктическое распространение.

С целью проследить изменение соотношения холодноводных и тепловодных видов для каждой пробы рассчитывалось отношение суммарной численности холодноводной группировки к суммарной численности тепловодной. В дальнейшем, для краткости, этот показатель мы будем называть "соотношение группировок". При расчете соотношения группировок виды рода *Pseudocalanus* не исключались из состава холодноводной группировки, как один из важнейших ее компонентов.

Оптимальные температуры *Parasagitta elegans* (Chaetognatha) и *Aglantha digitale* (Hydrozoa) рассчитывались для разных размерных классов по данным сборов мелкоячеистой сетью. При обработке этих сборов измеряли длину тела особей данных двух организмов.

Помимо суммарной численности холодноводной и тепловодной группировок, в анализе сезонной и многолетней динамики численности рассматривали массовых видов: холодноводных *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp. и *Triconia borealis*, тепловодную *Temora longicornis* и эврибионта *Oithona similis*. Из популяции *C. glacialis* для изучения многолетней динамики использовали молодь (науплии и 1-е – 3-е копеподитные стадии), так как в течение первого года жизни развитие данного вида доходит только до 3-й копеподитной стадии, и происходит это в течение весны в пределах горизонта 0 – 25 м (Прыгункова, 1974; Kosobokova, 1999). Затем особи *C. glacialis* мигрируют глубже, где приостанавливают свое развитие до весны следующего года.

2.4. Методы изучения сезонной динамики температуры воды и количественных характеристик зоопланктона

Для изучения сезонной динамики обилия зоопланктона, изменений соотношения численности холодноводной и тепловодной группировок и гидрологических параметров

рассчитывали их среднемноголетние значения для каждого месяца. В результате расчетов, переходили к описанию динамики указанных параметров в среднем году, т.е. к описанию некоего среднего состояния, характерного для исследованной акватории. Ежедекадные показатели в данном случае не рассматривались из-за больших колебаний численности животных и гидрологических характеристик между датами декадных сборов. При ведении мониторинга в одной точке их нельзя было объяснить только временной динамикой - в данном случае не последнюю роль могло играть неравномерное пространственное распределение планктона и гидрологических параметров.

Для определения границ гидрологических сезонов использовали принцип, предложенный А.И. Бабковым (1985). Согласно этому принципу, гидрологическая зима в изучаемом слое водной толщи характеризуется отрицательными температурами воды, весна начинается, когда температура этого слоя поднимается выше 0°C, начало лета совпадает с моментом наибольшей скорости увеличения температуры воды, осень – период от момента максимальной скорости снижения температуры воды до достижения ею 0°C. Наибольшее число пропусков в наших данных приходится на период с конца марта по середину мая – именно в это время происходит распаление льда. В связи с этим нам не удалось проследить сроки перехода температуры через 0°C. Поэтому за начало весеннего периода принят момент, когда первый раз в году отмечена температура выше нуля. В нашей работе максимальная скорость роста температуры определялась как первый максимум на среднемноголетнем графике конечных разностей (разностей между соседними декадными значениями температуры воды) – этот момент был принят за начало гидрологического лета. За конец лета принимался момент падения температуры ниже этого значения.

За период сезонного максимума численности вида условно принимали промежуток времени в течение года, когда среднемесячные значения превышают среднегодовую величину. Слой наибольшей численности вида считали горизонт, в котором она была более чем в 2 раза выше, чем в каждом из соседних горизонтов.

2.5. Методы изучения фенологических процессов в планктоне

Для изучения сроков прогрева водной толщи и различных событий в сезонном цикле зоопланктона календарный год был разбит на 10-дневные периоды, при этом каждая дата пробоотбора была отнесена к соответствующей декаде. При изучении сезонной динамики температуры были рассмотрены сроки перехода температуры через 3°, 4° (индикаторы

скорости весеннего прогрева) и 5°C (начало летнего периода). Температура ниже 3°C не рассматривалась, так как приходится на период года с наибольшим числом пропусков в данных. Применительно к условиям Белого моря, были рассмотрены следующие фенологические индексы (Ji et al., 2010): сроки появления первой копеподитной стадии (C1) *Calanus glacialis* и C1 – C3 *Temora longicornis* (молодь последней не разделяли по стадиям), сроки пика обилия C1 *Calanus glacialis*, пика обилия суммарной численности (всех стадий) *Oithona similis*, *Temora longicornis* и *Triconia borealis*. В сезонной динамике численности *Pseudocalanus* spp. часто наблюдался растянутый максимум или даже несколько пиков численности. Поскольку невозможно приписать тот или иной пик конкретному виду, многолетние изменения фенологических индексов этого рода не рассматривались, чтобы избежать некорректных выводов.

Как было показано на станции Д-1 еще Р.В. Прыгунковой (1985), изменения структуры планктонного сообщества в течение года, или так называемые биологические сезоны (см. стр. 17), далеко не всегда соответствуют сезонному ходу изменений гидрологических параметров, то есть сезонам гидрологическим. Используя значительно более длинный ряд данных, мы решили рассмотреть соответствие сроков начала биологического лета срокам начала лета гидрологического. За начало биологического лета приняты сроки смены молоди холодноводных видов Copepoda молодью тепловодных в слое 0 – 25 м. Чтобы уловить этот момент, рассчитано отношение численности науплиев – 2-х копеподитов *Calanus* и *Pseudocalanus* к суммарной численности науплиев – 5-х копеподитов *Acartia*, *Centropages* и *Temora*. Началу биологического лета соответствует момент, когда значение этого отношения опускается ниже единицы. Рассмотренные виды являются массовыми, встречаются каждый год в значительных количествах, что позволяет использовать их для выделения биологических сезонов (Прыгункова, 1985). За окончание биологического лета принят момент, когда значение отношения суммарных численностей всех стадий развития холодноводных (*Calanus* и *Pseudocalanus*) и тепловодных Copepoda (*Acartia*, *Centropages* и *Temora*) становится выше единицы.

2.6. Анализ многолетней динамики температуры воды и количественных характеристик зоопланктона

Для анализа многолетней динамики обилия планктонных животных была рассмотрена суммарная численность холодноводной и тепловодной группировок, а также, отдельно, изменения численности нескольких массовых видов. Для анализа были отобраны виды,

среднегодовой (расчет велся по всем сезонам) численность которых превышала 100 экз/м³. В итоге было выбрано 5 видов: *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp., *Temora longicornis*, *Oithona similis* и *Triconia borealis*. Средняя численность *C. glacialis* составила 83 экз/м³ при значительной вариабельности (ошибка среднего = 44 экз/м³). Однако данный вид играет важную роль в планктонном сообществе и пелагиали в целом, являясь одним из главных потребителей фитопланктона и основным пищевым объектом для молоди сельди (Герасимова, Подражанская, 1991; Трошков, Слонова, 2000), поэтому он также был включен в анализ. Для *Pseudocalanus* spp. и *Calanus glacialis* рассчитывались значения суммарной численности их молоди (науплии – 3-и копепоидиты), так как только данные стадии являются поколением этого года. Уже на 4-й стадии оба вида могут зимовать (Прыгункова, 1974; Kosobokova, 1999), в связи с чем нельзя однозначно разделить поколение этого и предыдущего года на стадиях развития старше 3-й копепоидитной.

Для анализа связи многолетней динамики численности зоопланктона и температуры воды рассматривали слой 0 – 25 м. В Белом море этот слой является наиболее продуктивным (Перцова, 1980б; Прыгункова, 1974). К тому же именно в этом слое происходит раннее развитие практически всех массовых видов зоопланктона (Прыгункова, 1974). При анализе многолетней динамики численности *Triconia borealis* рассматривали слой 10 – 65 м, так как этот вид весь жизненный цикл проводит глубже 10 м.

Среднегодовые значения температуры и обилия зоопланктона при анализе многолетних колебаний не всегда дают правильное представление о процессах, происходящих в пелагиали, так как в отдельные годы в зимний период наблюдения велись неравномерно, со значительными пропусками. Поэтому для анализа многолетней динамики использованы средние значения численности холодноводной группировки и молоди *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. (науплии – 3-е копепоидиты) в слое 0 – 25 м за период с начала весны (см. раздел 2.4) до начала лета (до момента прогрева слоя 0 – 25 м до 5°C). В некоторых случаях вычисляли средние значения численности за период с начала весны до 30 июня, если лето в конкретный год начиналось раньше этого срока, поскольку пик численности молоди холодноводных видов наблюдался иногда вплоть до конца июня. Многолетнюю динамику численности тепловодных организмов и эврибионта *Oithona similis* изучали по средним значениям за лето (период, когда температура слоя 0 – 25 м выше 5°C). Пик размножения и развития *Triconia borealis*, в отличие от остальных холодноводных видов, приходится на лето, поэтому в работе рассматривали среднелетнюю численность этого вида, но в слое 10 – 65 м.

Линейные тренды в рядах температуры, численности планктонных животных и фенологических характеристик изучались с использованием линейной модели:

$$y = a + bx,$$

где a – свободный член, b – коэффициент регрессии. Достоверность отличия наклона линии регрессии (b) от нуля определяли с помощью t -критерия. Достоверность коэффициента детерминации (R^2) оценивалась с использованием F -критерия.

Достоверность различий многолетних средних значений разных переменных оценивалась с помощью t -критерия.

Для выявления цикличности в долговременной динамике использовали метод компонентной фильтрации (Colebrook, 1978; Ibañez, Dauvin, 1988), реализованный в оригинальной программе А.Д. Наумова и В.В. Федякова (Наумов, 2006; Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009). Метод является одной из реализаций сингулярного спектрального анализа. В основе метода – факторный анализ по методу главных компонент на основе автокорреляционной матрицы, с помощью которого в исследуемом временном ряду выявляются компоненты с разными периодами колебаний и различной амплитудой. Период колебаний выявленных компонент, как правило, нестабилен во времени, поэтому для их обозначения использован термин "квазициклический". Компонента с наибольшей длиной периода колебаний условно называется "главным трендом". Статистическая оценка значимости отдельных компонент определялась по доле объясненной ими общей дисперсии с помощью t -критерия Стьюдента. Расчеты проводились по формуле, используемой для оценки достоверности корреляционного отношения, поскольку оно также, по сути, представляет собой долю объясненной дисперсии:

$$t = \frac{\eta \times \sqrt{n-2}}{\sqrt{1-\eta^2}},$$

где η – доля объясненной дисперсии; n – количество наблюдений. Для длины рядов, рассмотренных в данной работе, порог достоверности составил 30% общей дисперсии. В связи с тем, что достоверных компонент было выявлено очень мало, для более полного представления о закономерностях варьирования изученных переменных, в работе были рассмотрены все компоненты, вклад которых превышал 20% общего варьирования. Главный тренд, или компонента с максимальной длиной периода, тоже представляет собой квазициклические колебания, длина периода которых, однако, не может быть определена при данной длине ряда наблюдений.

Поскольку компоненты, кроме главного тренда, представляют собой отклонения от предыдущей оси максимального варьирования, они могут принимать отрицательные значения. Для их анализа и графического представления из каждого члена соответствующего ряда вычиталось минимальное значение, что позволило избавиться от отрицательных величин.

Пропуски в данных (не более 1-го года) заменялись средним, рассчитанным по двум соседним значениям. Такая же замена была произведена для аномального скачка численности *Temora longicornis* в 1974 г.

Как показал расчет корреляционного отношения и критерия Блекмана, связь межгодовых колебаний биологических и абиотических переменных в анализируемых данных почти всегда нелинейна. Критерий Блекмана рассчитывался по следующей формуле (Лакин, 1990):

$$B = N \times (\eta^2 - r^2),$$

где N – количество наблюдений; η – корреляционное отношение; r – коэффициент корреляции Пирсона.

Кроме того, абсолютное большинство рядов биологических показателей и температуры воды имеют частотное распределение, отличное от нормального. Трансформация рядов путем логарифмирования и извлечения квадратного корня не дала удовлетворительных результатов, поэтому для анализа связи между исходными переменными использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Михайловский, 1983).

В начале 1970-х гг. произошло резкое изменение типа атмосферной циркуляции над Белым морем: преобладающий восточный перенос сменился западным (Климат Карелии..., 2004; Белое море..., 2007). Столь значительное изменение климата не могло не сказаться на зоопланктоне. Для оценки достоверности сдвигов температуры воды и численности зоопланктона использован описанный ранее подход (Weijerman et al., 2005). Были рассчитаны средние значения температуры воды и численности планктонных животных в слое 0-25 м за 10-лет до предполагаемого сдвига и после него: с 1961 по 1970 и с 1971 по 1980 гг. Для того, чтобы проследить дальнейшие тенденции, были вычислены средние 10-летние до конца периода наблюдений. Это позволило также избавиться от резких межгодовых колебаний и сравнить средние значения в разные периоды. Достоверность различий средних 10-летних значений исследуемых параметров в разные десятилетия оценивалась с помощью U-критерия Манна-Уитни.

Достоверность всех статистических показателей проверялась на уровне значимости 5%. Статистическая обработка данных проведена с использованием пакета Statistica (StatSoft, Inc.) и Microsoft Excel.

2.7. Высокие и низкие значения температуры воды и количественных характеристик зоопланктона

Достоверность отличия нормированных отклонений от среднего многолетнего значения оценивалась с использованием t -критерия (Лакин, 1990). Однако использование этого метода не дало ни одного достоверного результата для температуры и лишь единичные достоверные отличия – для численности зоопланктона и соотношения группировок, поэтому для выявления высоких и низких значений изученных переменных дополнительно был использован формальный подход, неоднократно применявшийся ранее (Толстикова, 2006; Clark et al., 2003). Высокими и низкими считались такие значения температуры, обилия планктона и соотношения группировок, которые превышали половину максимального положительного или отрицательного отклонения от среднемноголетнего значения. Верхняя и нижняя границы условной *нормы* определялись по следующим формулам:

$$\text{верхняя граница} = x + \frac{x_{\max} - x}{2}$$

$$\text{нижняя граница} = x_{\min} + \frac{x - x_{\min}}{2}$$

Значения температуры воды и характеристик зоопланктона, выходящие за эти границы, сопоставлялись для анализа реакции планктонных животных на повышенные и пониженные значения температуры. При наличии четко выраженной реакции организмов планктона на такие изменения температуры воды последние были признаны *аномальными*.

Список использованных терминов приведен на стр. 103

Глава 3. Состав и обилие зоопланктона в районе исследований

В данном разделе рассмотрен видовой состав зоопланктона в районе станции Д-1, численность различных видов планктонных животных, а также их доля в суммарной численности зоопланктона.

В зоопланктоне района исследований обнаружено 59 таксонов, среди которых 51 были определены до видового уровня и 8 – до более высокого таксономического ранга. 19 видов и 7 групп надвидового ранга встречаются на станции Д-1 каждый год в количестве более 10 экз/м³. Именно эти виды и группировки были использованы в анализе. Из них только личинки *Ascidia* встречались не каждый год, хотя в отдельные годы образовывали скопления до 400 экз/м³. Средние значения их обилия, а также доля в суммарной численности приведены в Таблице 2. Остальные виды перечислены ниже:

Infusoria:

Tintinnopsis campanula Ehrenberg,

Ptychocylis obtusa Brandt

Hydrozoa:

Aeginopsis laurentii Brandt,

Rathkea octopunctata (M. Sars),

Bougainvillia superciliaris (L. Agassiz),

Euphysa flammea Linko,

Sarsia tubulosa (M. Sars),

Obelia geniculata (Linnaeus),

Obelia longissima (Pallas),

Halitholus yoldiaarcticae Birula,

Catablema vesicarium (A. Agassiz),

Plotocnide borealis Wagner;

Scyphozoa:

Aurelia aurita (Linnaeus),

Cyanea capillata (Linnaeus);

Ctenophora:

Bolinopsis infundibulum (O.F. Müller),

Beroe cucumis Fabricius, личинки;

Rotifera:

Keratella cruciformis (Thompson),

Synchaeta sp.;

Copepoda Calanoida:*Acartia bifilosa* Giesbrecht,*Jaschnovia tolli* (Linko),*Neoscolecithrix farrani* Smirnov;**Copepoda Harpacticoida:***Ectinosoma neglectum* Sars,*Harpacticus uniremis* Krøyer,*Parathalestris cronii* (Krøyer),*Tisbe furcata* (Baird);**Amphipoda:***Hyperia galba* (Montagu),*Themisto abyssorum* Boeck,*Themisto libellula* Lichtenstein;**Mysidacea:***Mysis oculata* (Fabricius),*Mysis mixta* Lilljeborg;**Euphausiacea:***Thysanoessa raschii* (M. Sars);**Mollusca Gymnosomata:***Clione limacina* (Phipps),**Mollusca Thecosomata***Limacina helicina* (Phipps).

В течение года видовой состав зоопланктона в районе исследований изменяется, однако несколько видов присутствуют круглогодично. Среди них копеподы *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp., *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и *Triconia* (= *Oncaea*) *borealis* и др. (см. Таблицу 3).

Наиболее многочисленными в сборах сетью с ячейей 180 – 200 мкм являются веслоногие ракообразные Copepoda. Среди них доминируют *Pseudocalanus* spp. и *Oithona similis* (средний вклад в суммарную численность зоопланктона $38.0 \pm 0.5\%$ и $35.4 \pm 0.5\%$, соответственно; Таблица 2). В отдельных случаях *Pseudocalanus* spp. и *O. similis* составляют более 98% суммарной численности зоопланктона. Однако другие, даже относительно малочисленные виды, в отдельные годы и периоды года могут преобладать в планктоне. Например, доля *M. longa* в марте-апреле 1970, 1974 и 2004 гг. в придонном горизонте поднималась выше 50% по численности. Доля *Temora longicornis* в августе 1974 г. достигала в верхнем 25-метровом слое

77%. Доля *Fritillaria borealis* в августе 2006 г. поднималась в слое 0-10 м до 74%. Тем не менее, данные виды не вошли в число доминирующих по результатам наших расчетов, поскольку основную часть периода наблюдений они либо отсутствовали в планктоне, либо были представлены единичными особями, и после усреднения среднесезонные доли их численности были относительно невысокими. Причиной их локального доминирования могло быть, в частности, низкое общее обилие зоопланктона в период наблюдений, за счет чего даже при небольшой численности вид или группа могли преобладать в сообществе. Особенно велика разница между средней и максимальной численностями планктонных инфузорий. Однако к ней следует относиться с осторожностью, так как инфузории плохо улавливаются стандартной сетью. Более близкие к реальным значения обилия инфузорий дают сборы сетью с размером ячеи 100 мкм (Усов, 2007а). По данным сборов такой сетью, средняя суммарная численность двух представителей сем. Tintinnidae (*Parafavella denticulata* и *Helicostomella* sp.) за период с 1998 по 2010 гг. составляла 7220 экз/м³, а максимальная обнаруженная – 252000 экз/м³ (20.08.98 г. в слое 0-10 м).

Личинки донных организмов иногда вносят существенный вклад в общее обилие зоопланктона в районе исследований, но чаще они составляют лишь малую долю численности и биомассы. Так, личинки асцидий редко встречаются, но во время вспышек обилия могут составлять до 35 % общей численности планктона. Средняя же доля их численности обычно не превышает 1% (Таблица 2).

Таблица 2. Виды и таксономические группы зоопланктона более высокого порядка, обычные для зоопланктона района исследований. Среднемноголетняя численность и ее доля (%) в суммарной численности зоопланктона (среднее \pm стандартная ошибка).

Вид или группа	Средняя численность, экз/м ³	Средняя доля в суммарной численности зоопланктона, %
Infusoria		
Tintinnina gen. spp. (<i>Parafavella denticulata</i> Ehrenberg и <i>Helicostomella</i> sp. Jörgensen)	45 \pm 9	0.32 \pm 0.03
Hydrozoa		
<i>Aglantha digitale</i> (O.F. Müller)	25 \pm 6	0.37 \pm 0.04
Polychaeta		
личинки	31 \pm 2	0.44 \pm 0.02
Cladocera		
<i>Evadne nordmanni</i> Lovén	96 \pm 7	0.74 \pm 0.05
<i>Podon</i> spp. (<i>Pleopis polyphaemoides</i> (Leuckart, 1859) и <i>Podon leuckarti</i> (Sars G.O., 1862))	30 \pm 2	0.26 \pm 0.02
Copepoda		
<i>Calanus glacialis</i> Jaschnov	100 \pm 8	1.5 \pm 0.1
<i>Metridia longa</i> (Lubbock)	36 \pm 1	2.8 \pm 0.1
<i>Pseudocalanus</i> spp. (<i>P. acuspes</i> (Boeck, 1865) и <i>P. minutus</i> (Krøyer, 1845))	1948 \pm 65	38.0 \pm 0.5
<i>Acartia longiremis</i> (Lilljeborg)	138 \pm 7	1.9 \pm 0.1
<i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg)	99 \pm 7	0.9 \pm 0.1
<i>Temora longicornis</i> (Müller)	347 \pm 22	4.2 \pm 0.2
<i>Oithona similis</i> Claus	2442 \pm 73	35.4 \pm 0.5
<i>Triconia</i> (= <i>Oncaea</i>) <i>borealis</i> Sars	223 \pm 8	8.1 \pm 0.2
<i>Microsetella norvegica</i> Boeck	83 \pm 9	1.1 \pm 0.1
Cirripedia		
Cirripedia (науплии)	21 \pm 2	0.24 \pm 0.03
Mollusca		
личинки Bivalvia	66 \pm 5	0.73 \pm 0.03
личинки Gastropoda	61 \pm 4	0.82 \pm 0.04
Echinodermata		
личинки	26 \pm 4	0.20 \pm 0.03
Chaetognatha		
<i>Parasagitta elegans</i> Verrill	22 \pm 2	0.33 \pm 0.01
Bryozoa		
личинки	9 \pm 2	0.06 \pm 0.01
Appendicularia		
<i>Fritillaria borealis</i> Lohman	142 \pm 14	1.4 \pm 0.1
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i> Lohman	2 \pm 0.2	0.08 \pm 0.01
Ascidia		
личинки	0.4 \pm 0	0.006 \pm 0.003

Поскольку в зоопланктоне губы Чупа наиболее многочисленны веслоногие ракообразные (Таблица 2), в дальнейшем основное внимание будет уделено массовым представителям этой группы.

Глава 4. Сезонная динамика температуры воды

Согласно усредненным данным, самый холодный месяц в году в районе исследований – март, со среднемноголетней температурой воды в слое 0 – 10 м -0.9°C , самый теплый – август со среднемноголетней температурой в том же слое $+12.4^{\circ}\text{C}$. Таким образом, амплитуда сезонных колебаний температуры воды в слое 0 – 10 м составляет в среднем 13°C . С глубиной размах колебаний уменьшается, составляя всего лишь 3.2°C в слое 25 – 65 м. В июле и августе наблюдается максимальный градиент температуры в водной толще: разность температур между слоями 0 – 10 и 10 – 25 м в июле достигает 5.4°C , а между горизонтами 10 – 25 и 25 – 65 м в августе разность равна 6.1°C . С ноября по апрель наблюдается практически полная вертикальная гомотермия (Рисунок 2). Следует отметить некоторое запаздывание сезонных максимумов температуры в нижних слоях по сравнению с верхними: в придонном горизонте пик температуры наступает на месяц позже по сравнению со слоем 0 – 25 м.

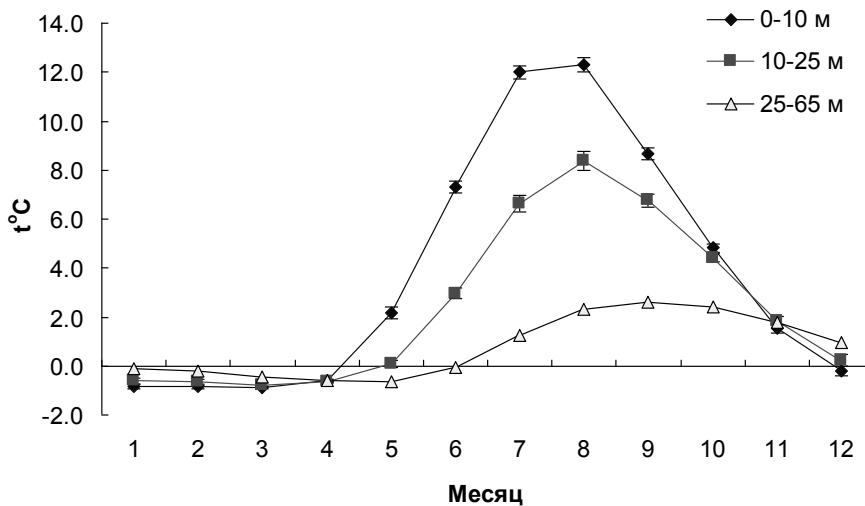


Рисунок 2. Сезонная динамика температуры ($t^{\circ}\text{C}$) на разных глубинах на станции Д-1.

Приведены стандартные ошибки средних.

Для периодизации процессов в планктонном сообществе нами были установлены моменты значительных изменений термического режима, которые соответствуют границам гидрологических сезонов. Использование принципа, предложенного А.И. Бабковым в 1985 г. для слоя 0 – 25 м (см. раздел 2.4) позволило выделить следующие гидрологические сезоны.

Зима – период с температурами ниже 0°C (длится в среднем со второй декады декабря по вторую декаду мая (Рисунок 3). В течение гидрологической весны вода прогревается от 0°C до 5°C (среднегодовое сроки – с третьей декады мая по вторую декаду июня). Период с температурами выше 5°C соответствует гидрологическому лету (конец июня – начало октября). Согласно многолетним данным, переход температуры весной и осенью через 5-градусный порог совпадает по времени с максимальными скоростями прогрева и охлаждения верхнего 25-метрового слоя воды. Это соответствует границам летнего периода согласно подходу А.И. Бабкова (1985), принятому в нашей работе. Осенью верхний 25-метровый слой воды охлаждается от 5° до 0°C (середина октября – середина декабря). Календарные сроки сезонов варьировали от года к году в связи со смещением сроков прогрева водной толщи.

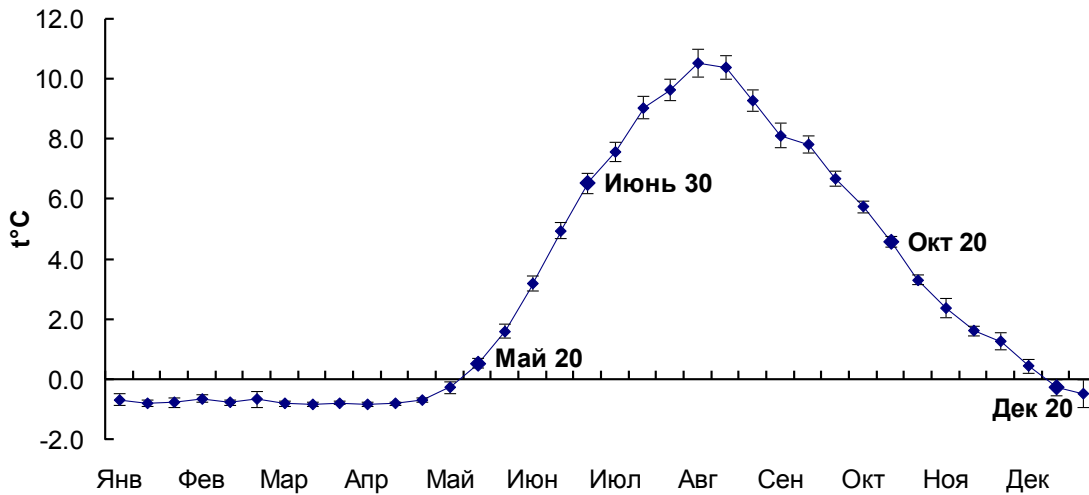


Рисунок 3. Ход изменений температуры ($t^{\circ}\text{C}$) в верхнем 25-метровом слое воды на станции Д-1 в среднем году. Показаны стандартные даты сборов – сроки начала гидрологических сезонов: вторая декада декабря (Дек 20) – начало зимы, вторая декада мая (Май 20) – начало весны, последняя декада июня (Июнь 30) – начало лета, вторая декада октября (Окт 20) – начало осени. Приведены ошибки средних.

Глава 5. Температурные предпочтения и экологические группировки планктонных животных. Сезонная динамика численности зоопланктона

Температурные предпочтения. Таблица 3 дает представление о среднегодовой встречаемости и обилии планктонных животных в течение года. Из нее видно, что только половина всех видов и групп может быть встречена в планктоне круглогодично, встречаемость остальных животных ограничена лишь определенным временем года. Так, например, *Temora*

longicornis и личинки *Bivalvia* не встречаются зимой и ранней весной, а *Oikopleura vanhoeffeni* в районе исследований не отмечалась ни разу в самое теплое время года – в июле и августе. Личинки *Ascidia* встречаются в мае и с августа по ноябрь, что объясняется присутствием в бентосе района исследований нескольких видов этой группы, нерестающихся в разное время. Из личинок донных животных только *Gastropoda* можно встретить в планктоне круглый год, но и они представлены разными видами, в том числе голопланктонным *Limacina helicina* (Phipps, 1774). Максимальное обилие и разнообразие личиночного планктона приходится на весенне-летний период.

Анализ данных, представленных в Таблице 3, показывает, что максимум обилия практически всех планктонных видов приходится на теплый период года, что, в свою очередь, указывает на важную роль температуры воды среди факторов, управляющих сезонной динамикой обилия зоопланктона. Несколько особняком стоят *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и *Oikopleura vanhoeffeni*, максимальное обилие которых приходится на холодный период года (май и ноябрь-февраль). Особенности сезонного развития *C. glacialis* и факторы, на него влияющие, будут подробнее рассмотрены ниже (см. разделы 5.5 и 5.6). Варьирование сроков максимального обилия разных видов и групп указывает на их разные температурные предпочтения.

Ниже рассмотрены оптимальные температуры разных видов. Расчеты для таксономических групп выше родового уровня не проводились, так как в состав таких групп могли входить виды с разными температурными предпочтениями, и расчет среднего значения оптимальной температуры мог стать некорректным.

Таблица 3. Среднеголетняя (1961 – 2010 гг.) численность (экз/м³) планктонных животных по месяцам в слое 0 – 65 м на станции Д-1.

Вид, группа	Месяц											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Infusoria												
Tintinnidae gen. spp.	0.4	0	0.1	0.6	5	53	102	45	128	6	0.2	0.1
Hydrozoa												
<i>Aglantha digitale</i>	2	2	1.1	0.7	1.2	19	47	56	10	4	4	2
Polychaeta												
личинки	0.3	0.3	1.1	14	131	35	86	17	2	0.4	0.3	0.2
Cladocera												
<i>Podon</i> spp.	0	0	0	0.2	0.2	25	113	78	14	2	0	0
<i>Evadne nordmanni</i>	0	0	0	0	2	153	385	164	32	2	0.4	0
Copepoda												
<i>Calanus glacialis</i>	5	5	3	6	472	323	128	30	10	2	2	1.4
<i>Metridia longa</i>	42	35	42	38	25	52	18	11	47	57	60	35
<i>Pseudocalanus</i> spp.	307	277	487	896	3550	4790	3766	1760	958	519	307	323
<i>Acartia longiremis</i>	5	2	6	17	20	94	155	304	272	186	55	25
<i>Centropages hamatus</i>	0	0	0	0	2	32	172	394	136	14	2	0
<i>Oithona similis</i>	601	370	397	823	1947	2096	4088	3570	3558	2293	1973	1059
<i>Temora longicornis</i>	0.8	0	0	0.1	0.3	39	167	1217	955	241	48	9
<i>Microsetella norvegica</i>	16	11	6	15	78	308	139	75	50	14	22	9
<i>Triconia borealis</i>	105	95	100	104	236	375	401	264	216	127	108	82
Cirripedia												
науплии	0	0	0	9	136	21	34	9	3	0.2	0	0
Mollusca												
личинки Bivalvia	2	0.6	0.1	0.2	0.2	27	278	133	42	19	12	4
личинки Gastropoda	10	7	7	6	6	32	207	138	49	15	8	10
Echinodermata												
личинки	0	0	0	0	0	34	141	21	0.3	0.3	0.1	0
Chaetognatha												
<i>Parasagitta elegans</i>	2	2	1.4	1.5	11	74	73	13	3	2	3	3
Bryozoa												
личинки	0	0	0	0	0	0.3	33	33	2	0.5	0.5	0.1
Appendicularia												
<i>Fritillaria borealis</i>	3	5	3	3	45	147	467	228	138	48	25	8
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	2	3	1.4	2	4	3	0.4	0.1	0.9	0.5	2	2
Ascidia												
личинки	0	0	0	0	0.9	0.0	0.0	0.3	3	0.3	0.1	0

Результат расчета оптимальных температур представлен на Рисунке 4 и в Таблице 4. В ряду оптимальных температур отчетливо видна граница между двумя группами организмов. На диаграмме (Рисунок 4) виден разрыв значений, проходящий между *Calanus glacialis* и *Oithona similis* и делящий животных на две группы с диапазонами оптимальных температур между 2.4 – 4.2°C и 8.1 – 11.9°C, соответственно. В первую группировку – холодноводные виды – вошли арктические виды копепод *Calanus glacialis*, *Metridia longa*, бореально-арктический вид *Triconia borealis*, бореально-арктический вид щетинкочелюстных *Parasagitta elegans*. Вторая группировка представлена тепловодными видами: бореальными копеподами *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia longiremis*, клadoцерами *Evadne nordmanni* и *Podon* spp.¹ и аппендикуляриями *Fritillaria borealis*, а также копеподой-космополитом *Microsetella norvegica*. Принадлежность конкретного вида к группировке организмов, выделенной на основании расчетов температурных предпочтений, соответствует его биогеографической принадлежности: в группу холодноводных попадают виды арктические и бореально-арктические, в группу тепловодных, за редкими исключениями – бореальные виды и космополиты.

Космополитический вид *Oithona similis* (Copepoda, Cyclozoa) является одним из наиболее многочисленных видов в районе исследований, наряду с *Pseudocalanus* spp. (Таблица 2). *O. similis* присутствует в планктоне в течение всего года в значительных количествах. Это единственный вид копепод, науплии которого в стабильно высоких количествах (до 3000 экз/м³ в слое 0 – 10 м) встречаются всю зиму. Несмотря на близость оптимальной для данного вида температуры (7.7°C) к оптимальному диапазону тепловодной группировки, мы рассматривали этот эврибионтный вид отдельно. *Microsetella norvegica* также является космополитом и, по данным сборов мелкочелюстной сетью, присутствует в планктоне круглый год. Однако размножение этого вида происходит только в теплое время года, поэтому он был отнесен нами к тепловодной группировке.

Максимум численности *Parasagitta elegans* (Chaetognatha) и *Aglantha digitale* (Hydrozoa) на станции Д-1 по многолетним данным приходится на теплое время года. В связи с этим, оптимальные температуры *P. elegans* и *A. digitale*, рассчитанные по данным многолетних сборов, оказались достаточно высокими (9.3 и 12.3°C, соответственно). Однако данные сборов мелкочелюстной сетью за 1998 – 2010 гг., когда представителей этих видов дифференцировали по размеру, показали, что в теплый сезон в популяциях *P. elegans* и *A. digitale* преобладает молодь. По мере роста они опускаются в более холодные слои воды. Поэтому оптимальные температуры, рассчитанные для разных размерных групп, оказались намного ниже вычисленных без разделения по размерам (Рисунок 4; Таблицы 4 и 5). Пик размножения

¹ Оба вида, *Podon leuckarti* и *Pleopis polyphaemoides*, присутствуют в планктоне одновременно, что позволяет допустить сходство оптимальных для них температур.

Parasagitta приходится на весну – наибольшее количество яиц обнаружено в конце мая – начале июня, что позволяет отнести *Parasagitta elegans* к холодноводной группировке. Молодь *Aglantha* появляется намного позже, в конце июня – июле и даже иногда в августе. Тем не менее, особи этой гидромедузы ведут себя, как типичные холодноводные организмы, довольно быстро опускаясь в нижние слои воды по мере развития (Перцова и др., 2006). Вследствие такого поведения не представляется возможным однозначно определить принадлежность *Aglantha digitale* к той или иной группировке.

Сравнение с данными по диапазонам оптимальных температур, приведенными Р.В. Прыгунковой в 1974 г., показало, что за редкими исключениями (*Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*), наши данные укладываются в диапазон значений, определенный Р.В. Прыгунковой (Таблица 4).

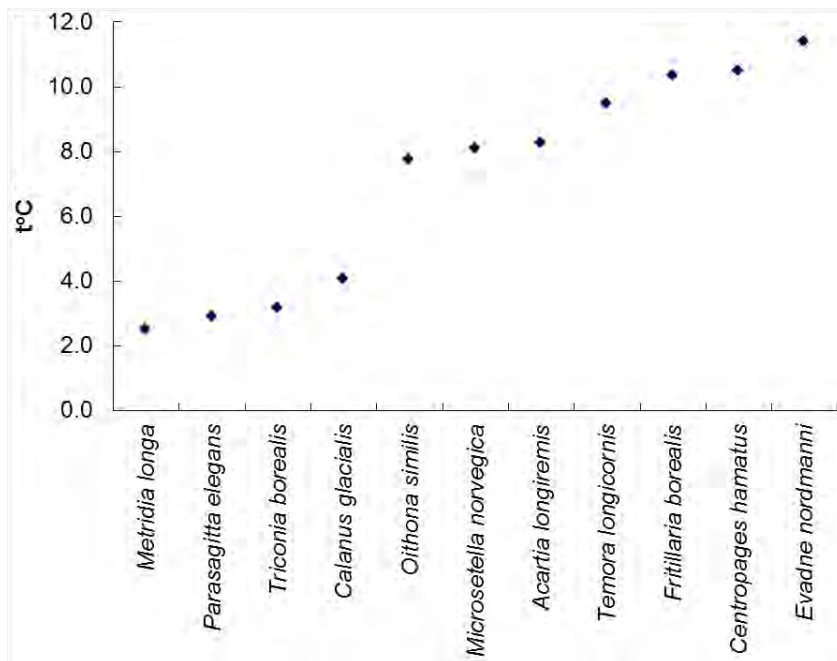


Рисунок 4. Средние значения температурных оптимумов массовых беломорских планктонных организмов (точки). Оптимум *P. elegans* рассчитан по данным сборов сетью с ячейей 100 мкм. Ошибки средних не приведены, так как очень малы (0.01 – 0.05°C). t°C – температура воды.

Оптимальные температуры исследованных планктонных Copepoda с возрастом, как правило, снижаются (Таблица 5), причем у холодноводных видов это выражено сильнее, чем у тепловодных. Интересно отметить, что диапазоны онтогенетических изменений оптимальных температур холодноводных и тепловодных видов не перекрываются.

Как уже было показано (Таблица 3), различия оптимальных температур могут быть причиной различий в сезонной динамике планктонных организмов. В следующем разделе более

подробно будет рассмотрена сезонная динамика как тепловодной и холодноводной группировок в целом, так и отдельных их массовых представителей.

Таблица 4. Средние значения оптимальных температур планктонных организмов. Приведены оригинальные данные в сравнении с диапазонами, определенными Р.В. Прыгунковой (1967, 1974) на станции Д-1. Значения для *P. elegans* и *A. digitale* рассчитаны по данным сборов 1998 – 2010 гг. как средние для 3-х размерных классов. Жирным шрифтом выделены виды холодноводной группировки. Ошибки средних не приведены, так как не превышают величины инструментальной ошибки.

Вид	Среднее значение оптимальной температуры, °С	Диапазон оптимальных температур, °С (по: Прыгункова, 1967, 1974)
Infusoria		
<i>Tintinnidae gen, sp.</i>	9.4	–
Coelenterata		
<i>Aglantha digitale</i>	6.3	–
Copepoda		
<i>Metridia longa</i>	2.5	–0.59 – 3.21
<i>Triconia (=Oncaea) borealis</i>	3.2	–0.7 – 7.9
<i>Pseudocalanus spp.</i>	4.2	–0.34 – 10.66
<i>Calanus glacialis</i>	4.1	–0.39 – 4.86
<i>Oithona similis</i>	7.7	6.85 – 16.91
<i>Microsetella norvegica</i>	8.1	9.11 – 16.27
<i>Acartia longiremis</i>	8.3	4.9 – 14.96
<i>Temora longicornis</i>	9.5	10.85 – 15.59
<i>Centropages hamatus</i>	10.5	10.09 – 15.22
Cladocera		
<i>Evadne nordmanni</i>	11.4	10.25 – 15.65
<i>Podon spp.</i>	11.9	10.08 – 17.32
Chaetognatha		
<i>Parasagitta elegans</i>	2.9	–
Appendicularia		
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	2.4	–
<i>Fritillaria borealis</i>	10.3	–

Таблица 5. Изменение оптимальной температуры массовых планктонных животных (°C) по мере их развития. Ошибки средних не приведены, так как они не превышают 0.05°C. N, C1 – C5 – науплии и копеподитные стадии Copepoda.

Вид	Стадия развития (размерная группа)							
	N	C1	C2	C3	C4	C5	Самцы	Самки
<i>Metridia longa</i>	4.3	3.4	1.8	0.4	0.3	1.3	0.6	0.8
<i>Triconia borealis</i>		4.0					2.9	2.9
<i>Pseudocalanus</i> spp.	3.7	5.8	6.1	4.4	3.6	2.9	0.7	1.7
<i>Calanus glacialis</i>	3.7	5.8	6.0	4.8	3.0	2.3	0.6	0.4
<i>Acartia longiremis</i>	8.4	9.5			7.9		8.1	7.2
<i>Centropages hamatus</i>	10.9	11.2			10.9		9.2	9.5
<i>Oithona similis</i>	10.4	8.8			6.7		8.7	9.2
<i>Temora longicornis</i>	11.5	11.2			9.9		8.0	8.4
<i>Microsetella norvegica</i>	10.3	9.8			7.6			8.1
Размерные классы	< 1 мм	1 – 5 мм			5 – 10 мм		> 10 мм	
<i>Parasagitta elegans</i>		7.52			1.02		0.17	
<i>Aglantha digitale</i>	10.7	5.5					2.7	

Сезонная динамика численности зоопланктона и соотношения холодноводной и тепловодной группировок. По нашим данным, в течение весенне-летнего периода, с мая по июль, происходит увеличение суммарной численности зоопланктона (Рисунок 5). Наиболее резкий скачок обилия происходит в мае, что связано с массовым размножением холодноводных видов. Массовое развитие тепловодных животных происходит летом, а пик численности эврибионта *Oithona similis* растянут во времени (Рисунок 6). Особенно ярко описанная последовательность проявляется в изменениях численности науплиальных стадий холодноводных и тепловодных веслоногих (Рисунок 7). Они показывают, насколько четко разделены периоды размножения этих группировок. Кроме того, в течение года закономерно изменяется и соотношение численностей холодноводной и тепловодной группировок (Рисунок 8). В верхнем 25-метровом слое максимальная величина отношения приходится на май, когда в планктоне доминирует холодноводная группировка, минимальные значения (≤ 10) приходится на лето и осень. В верхнем 10-метровом слое в июле – сентябре, то есть в течение гидрологического лета величина этого отношения опускается ниже единицы (Рисунок 8, Б). В слое 25 – 65 м значения отношения достигают максимума в июне и июле, когда холодноводный зоопланктон мигрирует сюда из верхнего 25-метрового слоя.

Пик численности меропланктона также приходится на гидрологическое лето (Рисунок 9), однако есть небольшой всплеск весной, являющийся следствием раннего появления науплиев усоногих раков и личинок некоторых видов Polychaeta (Рисунок 10, г).

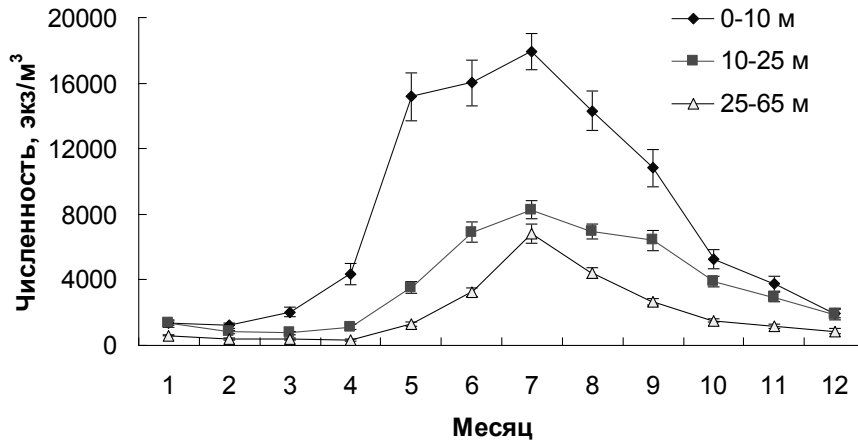


Рисунок 5. Сезонная динамика суммарной численности зоопланктона на станции Д-1. Приведены стандартные ошибки средних.

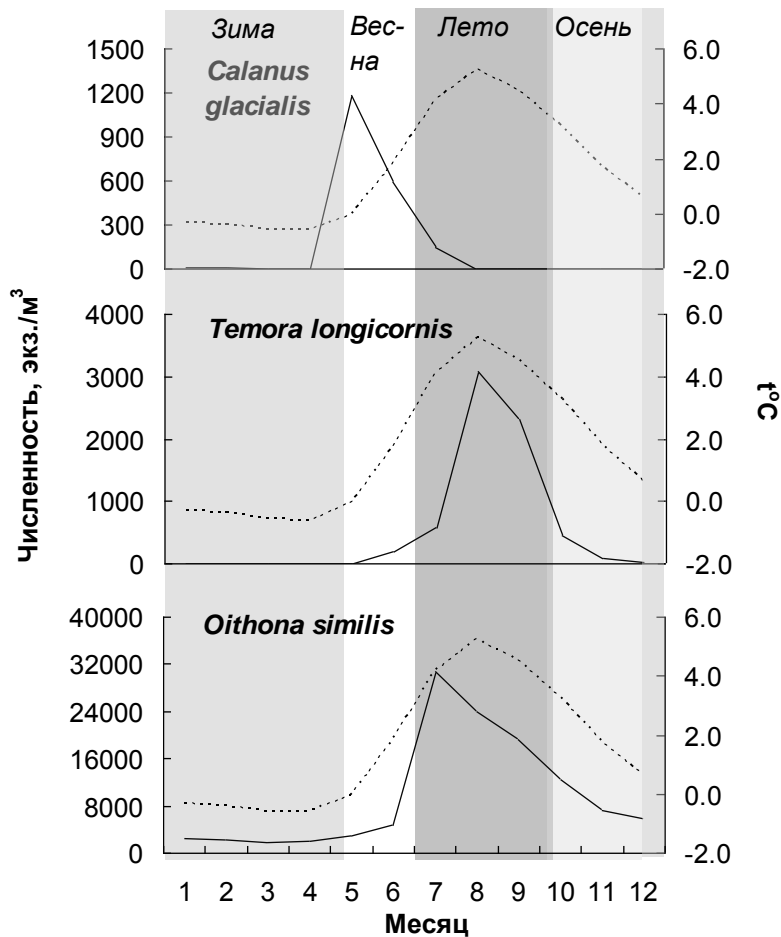


Рисунок 6. Сезонная динамика численности холодноводного (*Calanus glacialis*), тепловодного (*Temora longicornis*) и эврибионтного (*Oithona similis*) организмов в слое 0 – 25 м на станции Д-1. Заливкой обозначены гидрологические сезоны. Пунктиром показана динамика температуры в том же слое.

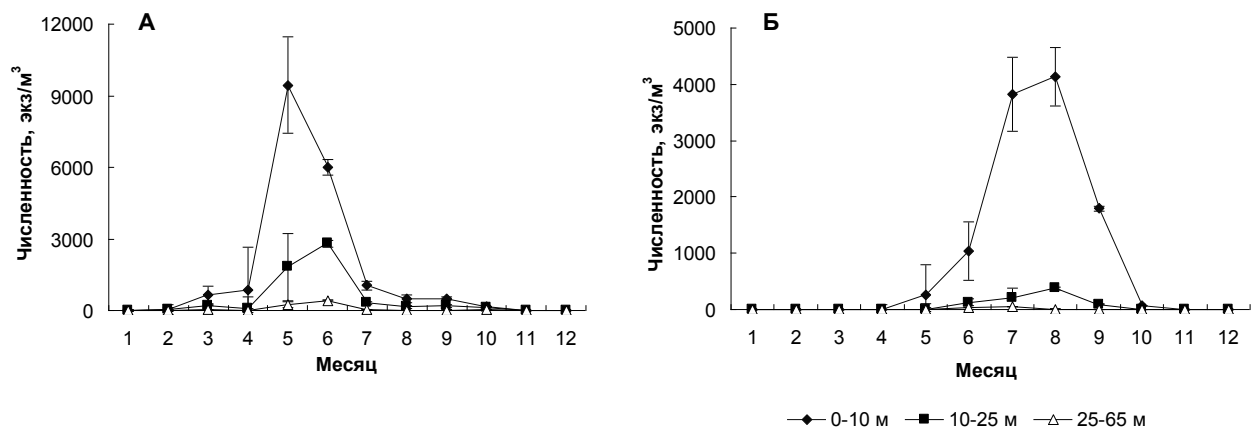


Рисунок 7. Сезонная динамика численности науплиальных стадий холодноводных (А) и тепловодных (Б) копепод на разных глубинах по данным сборов сетью с ячейей 100 мкм. Приведены стандартные ошибки средних.

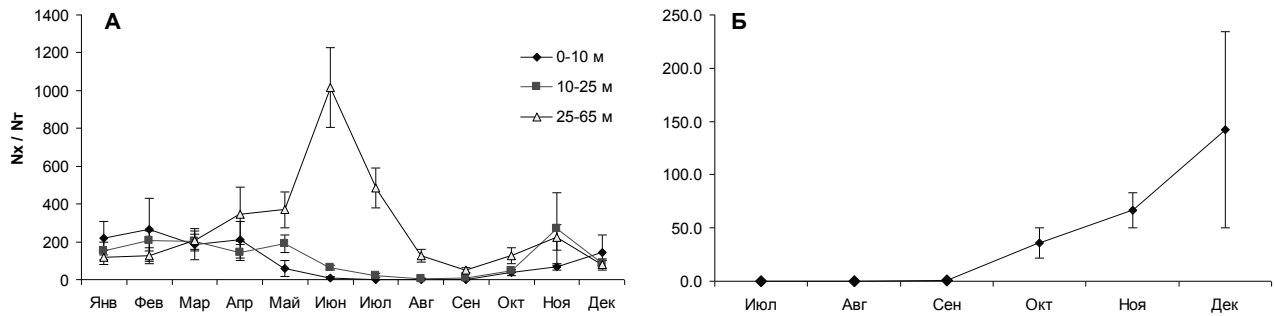


Рисунок 8. Сезонная динамика отношения численностей холодноводной и тепловодной группировок (N_x/N_t). А – на разных глубинах в течение года; Б – в слое 0-10 м с июля по декабрь. Приведены стандартные ошибки средних.

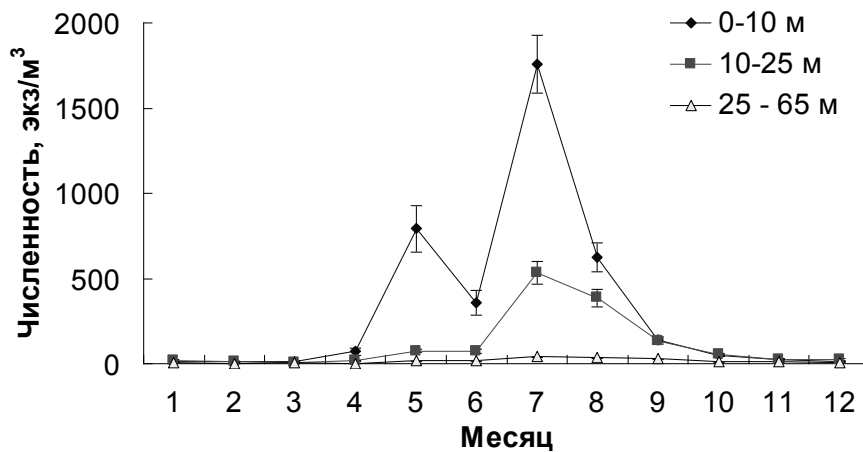


Рисунок 9. Сезонная динамика численности меропланктона на разных глубинах. Приведены стандартные ошибки средних.

Последовательность появления в планктоне и роста численности отдельных видов в течение сезона вегетации выглядит следующим образом. В первую очередь увеличивается обилие весенних видов: *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp., науплиев Cirripedia (Рисунок 10, а, г). Одновременно с ними или чуть позже появляется весенне-летний комплекс видов: *Triconia borealis*, личинки *Ascidia*, *Parasagitta elegans* и личинки Polychaeta (Рисунок 10, а, в, г) (как уже говорилось выше, за счет представителей разных семейств последние формируют два пика – ранневесенний и летний). Наиболее разнообразна летняя группировка. Она состоит из *Oithona similis*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Microsetella norvegica*, *Podon* spp., *Evadne nordmanni*, *Fritillaria borealis*, *Aglantha digitale*, *Tintinnina* gen. spp.; личинок: *Bivalvia*, *Gastropoda*, *Bryozoa*, *Echinodermata* (Рисунок 10, б, в, г). В конце лета наблюдается второй пик обилия личинок *Ascidia* (Рисунок 10, г). Осенью падает численность почти всех

видов, кроме *Metridia longa* (Рисунок 10, а). Изменение обилия этого вида в течение года резко отличается от хода температурной кривой (Рисунок 2).

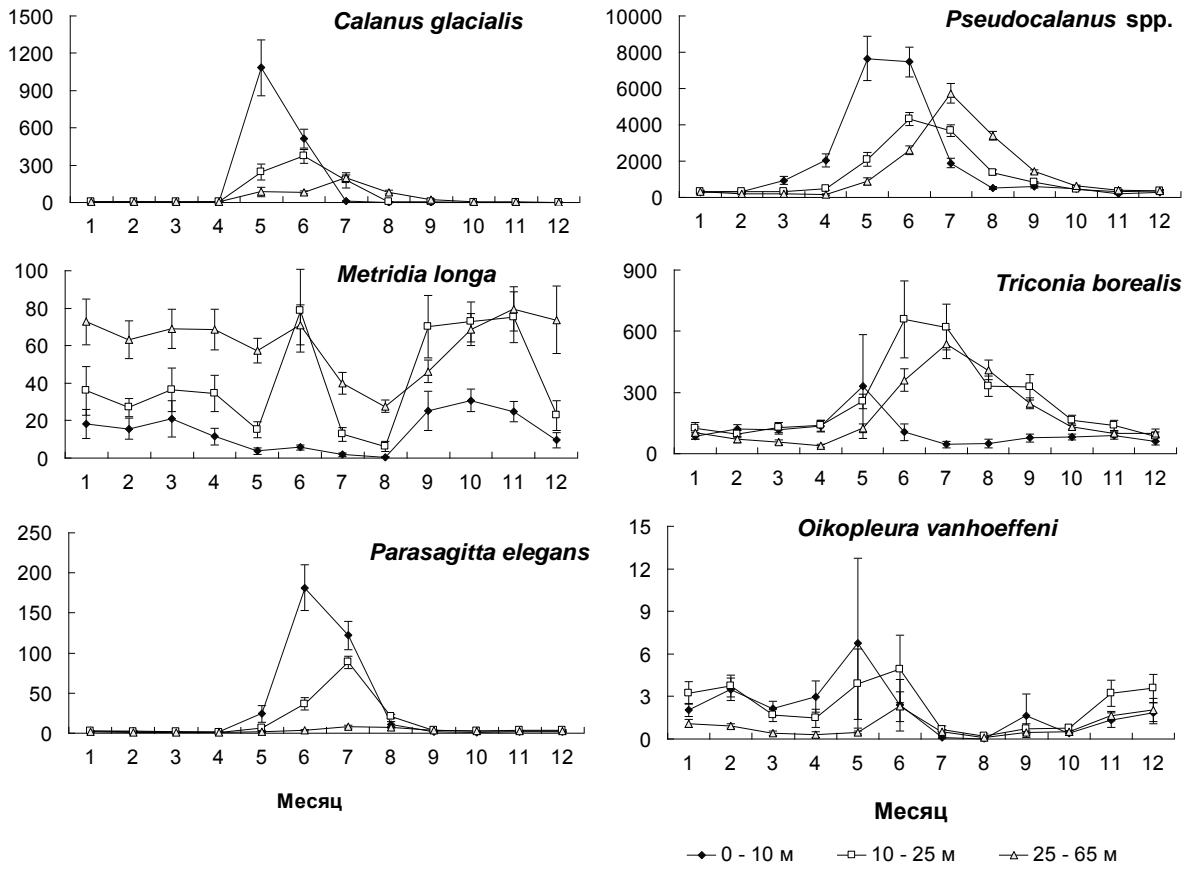


Рисунок 10, а. Сезонная динамика численности представителей холодноводной группировки на разных глубинах на станции Д-1. Приведены ошибки средних.

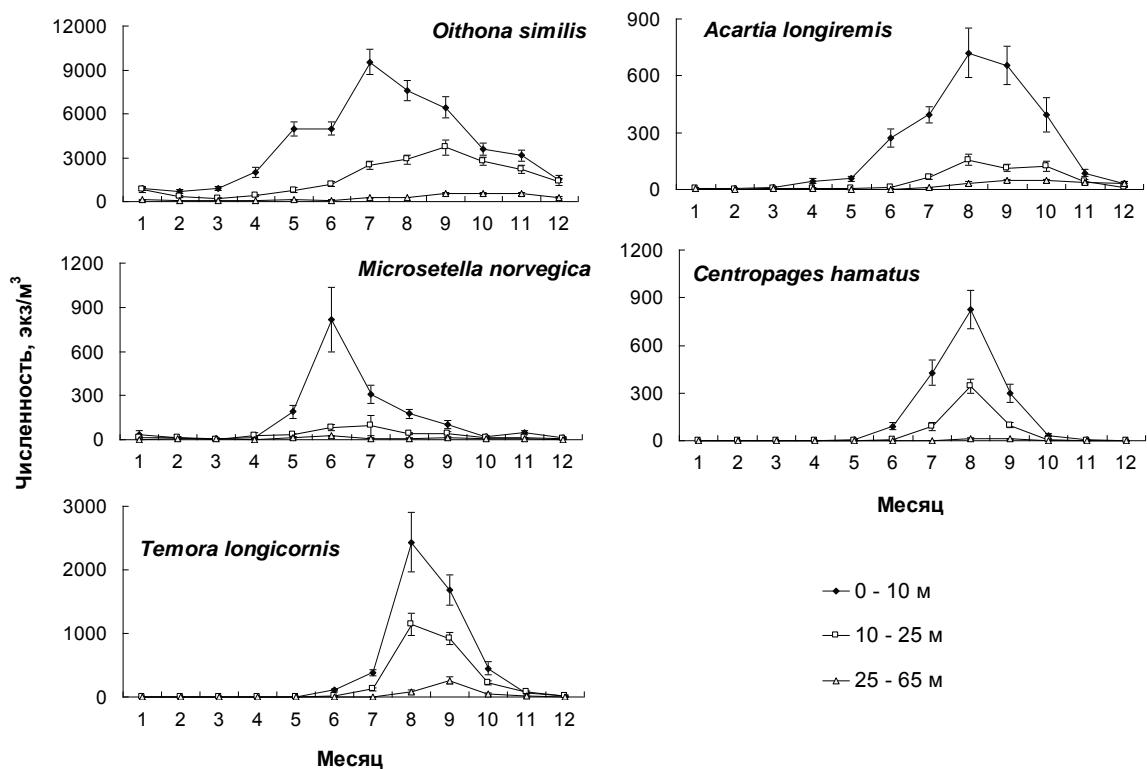


Рисунок 10, б. Сезонная динамика численности эврибионта *Oithona similis* и тепловодных копепоид на разных глубинах. Приведены ошибки средних.

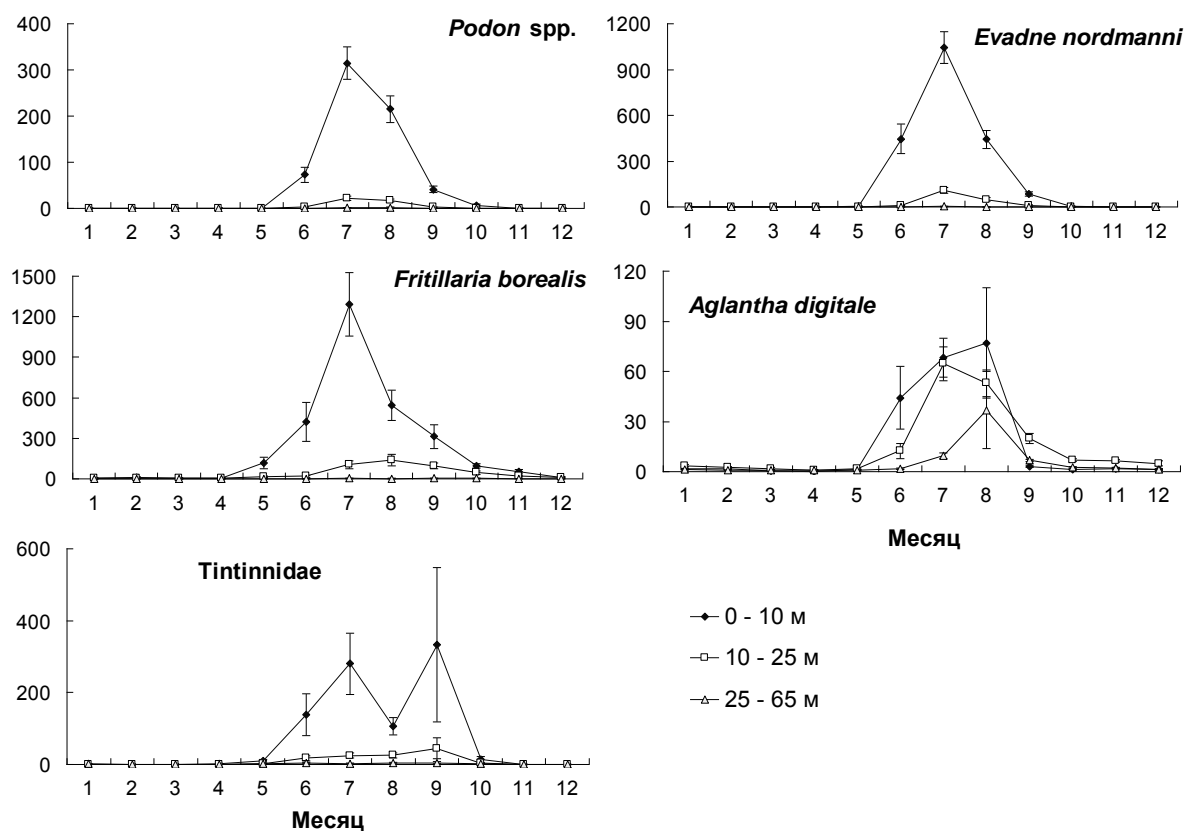


Рисунок 10, в. Сезонная динамика численности представителей тепловодного голопланктона на разных глубинах. Приведены ошибки средних.

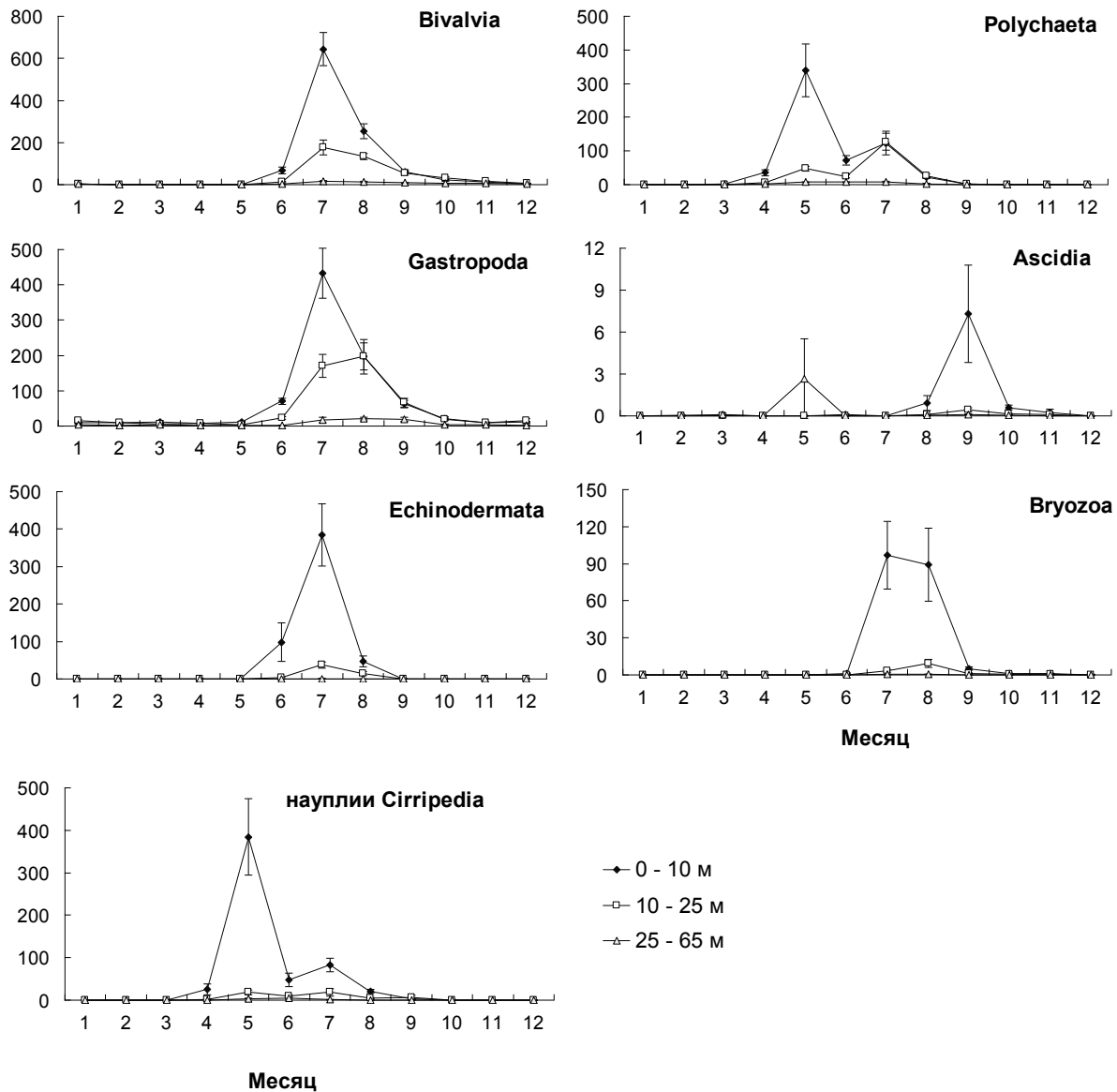


Рисунок 10, г. Сезонная динамика численности представителей меропланктона на разных глубинах. Приведены ошибки средних.

Анализ вертикального распределения животных в течение года показал четкое разделение холодноводной и тепловодной группировок по глубинам обитания (Рисунок 10). Верхний слой населяют тепловодные виды *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Microsetella norvegica*, *Evadne nordmanni*, *Podon* spp., *Fritillaria borealis*, *Tintinnina* gen. spp. и эвритермная *Oithona similis*. Личинки донных животных в течение всей планктонной фазы жизненного цикла также придерживаются верхнего слоя водной толщи. Арктический *Calanus glacialis* у поверхности проводит только часть жизненного цикла – с марта по июнь. К середине лета (конец июля) большая часть его популяции уходит глубже 10 м. В популяции *Pseudocalanus* spp. лишь взрослые особи покидают верхний слой в летний период (с июля по

сентябрь), при этом размножение не прекращается до октября. Как было показано выше, по мере роста холодноводных копепоид их отношение к температуре изменяется (Таблица 5). По мере их развития происходит снижение температур, оптимальных для жизнедеятельности этих животных, поэтому повзрослевшие особи уходят на глубину. Особи *Oikopleura vanhoeffeni* также совершают вертикальные миграции: они уходят в более глубокие горизонты по мере прогрева водной толщи весной. Холодноводные копепоиды *Triconia borealis* и *Metridia longa* – единственные виды в районе исследований, которые в течение всего жизненного цикла придерживаются глубин более 10 м (Рисунок 10, а). *M. longa* на станции Д-1 появляется в холодное время года, а во время летнего прогрева уходит на глубины, превышающие 70 м, и в наших пробах практически не встречается. *Parasagitta elegans* и *Aglantha digitale*, как показал анализ размерной структуры популяции, лишь на ранних этапах развития придерживаются верхнего слоя.

По результатам анализа сезонной динамики численности и вертикального распределения массовых видов была составлена таблица, в которой представлены сроки сезонного максимума численности и горизонты преимущественного обитания каждого из них на разных стадиях развития в районе исследований (Таблица 6).

Таблица 6. Период сезонного максимума численности массовых видов копепоид и горизонт максимальной численности разных стадий их развития. N, C1 – C5 – науплии и копепоидитные стадии.

Вид	Стадия	Месяц	Горизонт
<i>Calanus glacialis</i>	Самки и самцы	январь – май	0–65 м
	C5	июнь	0–65 м
	C4	июль – август	10–65 м
	C1 – C3	июнь	0–25 м
	N	май	0–10 м
<i>Pseudocalanus spp.</i>	Самки и самцы	май	0–10 м
	C3 – C5	июнь – август	0–65 м
	C1 – C2	июнь	0–10 м
	N	май – июнь	0–10 м
<i>Triconia borealis</i>	Самки и самцы	июнь – сентябрь	10–65 м
	C1 – C5	июнь – июль	10–25 м
	N*		
<i>Oithona similis</i>	Самки и самцы	июнь – август	0–25 м
	C1 – C5	июль – ноябрь	0–25 м
	N	июль	0–10 м
<i>Temora longicornis</i>	Все стадии	август – сентябрь	0–25 м

* - науплии *Triconia borealis* до 2011 г. не идентифицировали.

Глава 6. Сезонные изменения обилия и состава зоопланктона в связи с динамикой температуры воды в Белом море

Белое море – субарктический водоем, климат которого имеет континентальные черты, в связи с чем, как уже говорилось выше, здесь ярко выражена сезонность гидрологических процессов (Berger, Naumov, 2001; Pertsova, Kosobokova, 2003). Сезонность отражается, в первую очередь, на динамике прогрева водной толщи. Годовые изменения температуры воды можно рассматривать в двух аспектах: временном (сезонные изменения) и пространственном (с глубиной). Во временном аспекте происходит циклическое повышение температуры воды от зимы к лету и последующее ее снижение к следующей зиме. В пространстве имеет место изменение термических характеристик воды с глубиной: температура снижается с увеличением глубины, лишь зимой имеет место вертикальная гомотермия, а в период осеннего охлаждения – обратные градиенты. Кроме того, с глубиной уменьшается амплитуда сезонных изменений температуры - она минимальна в придонном горизонте.

Сезонные изменения обилия и состава зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря хорошо изучены (Перцова, 1962; Иванова, 1963; Прыгункова, 1974, 1985в; Кособокова и др., 2003; Кособокова, Перцова, 2005; Pertsova, Kosobokova, 2003), однако на меньшей длине ряда наблюдений. Результаты нашего исследования в целом согласуются с предыдущими работами. Анализ сезонной динамики суммарной численности зоопланктона показывает ее соответствие сезонным изменениям температуры воды. При этом максимум численности соответствует максимуму температуры. Как уже говорилось выше, в рамках сезонного хода обилия зоопланктона можно проследить, как виды с разными оптимальными температурами последовательно сменяют друг друга. Анализ фенологических изменений в зоопланктоне позволяет выделить группировку видов, максимальная численность которых приурочена к весеннему периоду, и группу летних видов. Особенно ярко это проявляется в динамике численности науплиев разных видов веслоногих ракообразных: наблюдаются два четких пика – весной и летом. Именно температура является также важнейшим из факторов, определяющих сроки выхода *Temora* spp., *Acartia* spp. и других бореальных видов из покоящихся яиц (Engel, 2005; Katajisto, 2006).

Описанные выше особенности динамики обилия видов с разными температурными предпочтениями (см. раздел 3.3) указывают на разобщение во времени, по крайней мере, частичное, холодноводной и тепловодной группировок. Анализ изменений вертикального распределения выделенных группировок в течение года выявляет также их пространственное разобщение по глубине: по мере прогрева водной толщи холодноводные животные уходят в глубокие слои, на смену им у поверхности появляются тепловодные животные. Это

подтверждается и динамикой соотношения обилия холодноводной и тепловодной группировок, которое в слое 0 – 25 м достигает максимума в мае, во время массового размножения холодноводных *Sopropoda*. Минимальные значения соотношения двух группировок приходится на теплый период, когда у поверхности доминирует тепловодная группировка. В слое 0 – 10 м величина этого соотношения в июле и августе опускается даже ниже единицы, что говорит об однозначном количественном доминировании в нем тепловодных организмов. В слое 25 – 65 м максимальные значения соотношения отмечаются в июне – июле, именно в тот период, когда холодноводные организмы покидают верхние слои воды.

Последовательность смены видов с разными температурными предпочтениями в течение года является в Белом море характеристикой, устойчивой от года к году и в значительной степени определяется годовым циклом температуры воды. Такая устойчивость сезонной сукцессии видов с разными температурными предпочтениями характерна и для других районов Мирового океана. Нам удалось найти лишь две работы, где устойчивости сезонной сукцессии специально уделяют внимание: в прибрежье Северного (Feike, Heerkloss, 2008) и Средиземного морей (Ribera d'Alcala et al., 2004). Тем не менее, они охватывают разные широтные зоны, для которых характерны сезонные изменения температуры. С учетом наших наблюдений, это позволяет предположить, что постоянство сезонной смены видов в планктоне от года к году является общей чертой для морей с выраженной сезонностью климата.

В Баренцевом море, с которым Белое море связано наиболее тесно, набор доминантных видов немного другой: бореальный *Calanus finmarchicus* наиболее многочислен, за ним следуют *Pseudocalanus* spp. и *Oithona similis* (Дробышева, Нестерова, 1994). Преобладание бореальных и эвритермных видов является следствием сильного влияния теплых атлантических вод. Сезонная динамика обилия зоопланктона различается в разных районах Баренцева моря в связи с наличием разнообразных течений и водных масс (Дробышева, Нестерова, 1994). Биологические сезоны в прибрежье Мурмана смещены на месяц назад по сравнению с Белым морем и ближе по срокам к календарным сезонам (Дробышева, Нестерова, 1994). Это связано, по всей видимости, с отсутствием ледового покрова. Так, весна длится с марта по май, лето – с июня по август, осень – с сентября по ноябрь, зима – с декабря по март. Биомасса зоопланктона максимальна в летний период, при этом наибольший ее рост наблюдается весной, максимальное видовое разнообразие имеет место осенью и зимой за счет приноса тепловодных видов с атлантическими водами. О.К. Фомин выделил следующих доминант в зоопланктоне южной части Баренцева моря: *Calanus finmarchicus*, *Microcalanus pusillus* и *Oithona similis* (Фомин, 1991). Сезонная динамика видов, массовых на декадной станции, в соседнем Баренцевом море отличается от того, что наблюдается в районе наших исследований. Так, *Oithona similis* у берегов Мурмана начинает активно размножаться и доминирует в планктоне в

осенний период и зимой (Фомин, 1991). Это связывают со снижением конкуренции со стороны массового *Calanus finmarchicus* и обилием органического детрита, которым питается *O. similis* в это время года. В целом можно отметить, что в южной части Баренцева моря период активной продукции зоопланктона шире, чем в Белом море. Это связано, в первую очередь, с положительными температурами воды и отсутствием ледового покрова в зимний период (Бойцов, 1994). В результате, солнечная радиация раньше и беспрепятственно проникает в воду, что благоприятствует интенсивному развитию планктонной флоры и питающегося ей зоопланктона.

Температура, несомненно, очень важный, но не единственный абиотический фактор, определяющий сезонный ход изменений в зоопланктоне. Еще более стабильным из года в год является сезонное изменение количества солнечной радиации, характерное для высоких широт (Varpe, 2012). Свет - один из факторов, наиболее важных для развития ледовых водорослей и фитопланктона. Даже небольшое увеличение освещенности весной существенно влияет на продукцию микроводорослей. Температура при этом практически не влияет на их развитие до тех пор, пока не наступит световое насыщение, что является нормой в полярных морях подо льдом при постоянных отрицательных температурах (Winder, Sommer, 2012). Действительно, в Белом море размножение ледовых а затем и планктонных водорослей начинается еще подо льдом, в марте – апреле, при отрицательных температурах и в условиях субоптимального освещения (Ильяш и др., 2003). В это время свет только начинает пробиваться сквозь толщу льда, причем количество света увеличивается по мере таяния льда, создавая условия для начала развития планктонных водорослей. Именно в этот период года начинается размножение холодноводных фитофагов *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp., поскольку появляется пища для самок этих видов. Уже после полного распаления льда на первый план выходит температура воды, от которой зависит формирование устойчивой вертикальной стратификации водного столба, и в значительной степени зависят скорости развития планктеров. По достижении светового насыщения фотосинтеза, температура воды становится важным фактором и для фитопланктона (Winder, Sommer, 2012).

В южной части Баренцева моря выявлена асинхронность сезонного развития зоопланктона в прибрежье и в открытом море (Тимофеев, 1997). Показано, что на динамику обилия, помимо освещения и прогрева воды, влияет концентрация биогенных веществ и перестройка водных масс (Фомин, 1991). Действительно, в прибрежье Мурмана существует система течений, направленных в общем параллельно берегу (различные ветви Мурманского прибрежного течения; Matishov et al., 2012). В результате меандрирования этих течений сезонный ход изменений в планктоне в конкретной точке может изменяться (Тимофеев, 1997). По сути, сходная ситуация может быть и на декадной станции Беломорской биостанции ЗИН,

которая расположена в открытой части залива. Явления в планктоне, которые можно объяснить только затокком вод из соседних районов, периодически наблюдаются в точке наших наблюдений. Они выражаются в непредсказуемых скачках численности какого-либо вида, который в норме немногочислен на декадной станции. Примером такого явления может быть массовое развитие планктонной водоросли *Phaeocystis* sp. весной 2011 и 2012 гг. (собств. наблюд.). В норме эта водоросль не встречается в районе исследований, по крайней мере, в таких количествах, так что ее появление можно объяснить только адвекцией. Отмечаются также аномальные скачки численности планктонных животных, которые можно объяснить той же причиной.

Таким образом, температура, обладая четкой годовой цикличностью в районе наших исследований, является одним из важнейших факторов, управляющих сезонным циклом развития зоопланктона. При этом размах сезонных изменений температуры варьирует от года к году в широких пределах. Результаты исследования связи обилия зоопланктона с межгодовыми изменениями температуры воды изложены в следующей главе.

Глава 7. Многолетняя динамика температуры воды, численности зоопланктона и фенологических сроков в сезонном цикле развития зоопланктона

7.1. Межгодовые колебания и тренды в динамике температуры воды и численности зоопланктона

Многолетние изменения температуры воды. Для многолетних изменений температуры воды в районе исследований характерна значительная амплитуда. По данным 50-летних наблюдений, размах абсолютных значений этого показателя у поверхности моря на станции Д-1 превышает 20°C. Минимальная температура (-1.5°C) отмечалась за период с 1961 по 2010 гг. несколько раз и только в верхнем 15-метровом слое. На поверхности температура опускалась до -1.5°C 16.01.76 и 14.03.91. Максимальная температура (+20.0°C) была отмечена на поверхности 29.07.03. Максимальная температура у дна (5.0°C) отмечена 21.09.65.

Анализ многолетней динамики температуры воды показал, что максимальные значения и наибольшая амплитуда колебаний и весной, и летом наблюдаются в слое 0 – 10 м (Рисунок 11, Б и 12, Б). При этом абсолютные значения температуры и размах ее колебаний снижаются с глубиной.

Примерно с середины 1970 гг. наблюдалось увеличение глубины прогрева водной толщи в весенний период (Рисунок 11, А), а во второй половине 1980-х гг. были отмечены первые положительные значения температуры в слое 25 – 65 м (Рисунок 11, Б). Весной 2007 г. вся водная толща была прогрета выше 0°C (в остальные годы этого не наблюдалось). Самая низкая средневесенняя температура в верхнем 10-метровом слое (2.3°C) была зарегистрирована в 1984 г., самая высокая (6.6°C) – в 1966 г.

Несмотря на интенсивный весенний прогрев, в 1966 г. глубина прогрева летом была наименьшей за весь период наблюдений. В слое 10 – 25 м температура составила 4.0°C, а в слое 25 – 65 м она была отрицательной (-0.3°C) единственный раз за весь рассмотренный период (Рисунок 12, А, Б). В тот год имело место аномально позднее таяние льда: в июне – июле 1966 г. из-за устойчивых восточных ветров наблюдался возврат льда в Кандалакшский залив (Перцова. Сахарова, 1967; Русанова, Хлебович, 1967). Однако в слое 0 – 10 м среднелетняя температура в тот год не была самой низкой за период наблюдений (8.7°C). Наиболее высокая температура верхнего 10-метрового слоя летом наблюдалась в 1974, 1988 и 2005 гг. (13.2, 13.0 и 12.9°C, соответственно). Как уже говорилось выше, глубже всего весной водная толща прогрелась в 2007 г., и в придонном горизонте средняя температура достигла 0.65°C. Самый глубокий летний прогрев был отмечен в 1962 г. – в этот год в слое 25 – 65 м среднелетняя

температура составила 3.37°C . Значимых тенденций в динамике вертикального распределения летней температуры обнаружено не было.

В многолетней динамике температуры воды верхнего 25-метрового слоя ни весной, ни летом нами не выявлено достоверных трендов (коэффициент регрессии b и коэффициент детерминации R^2 недостоверны; Рисунок 11, Б и 13).

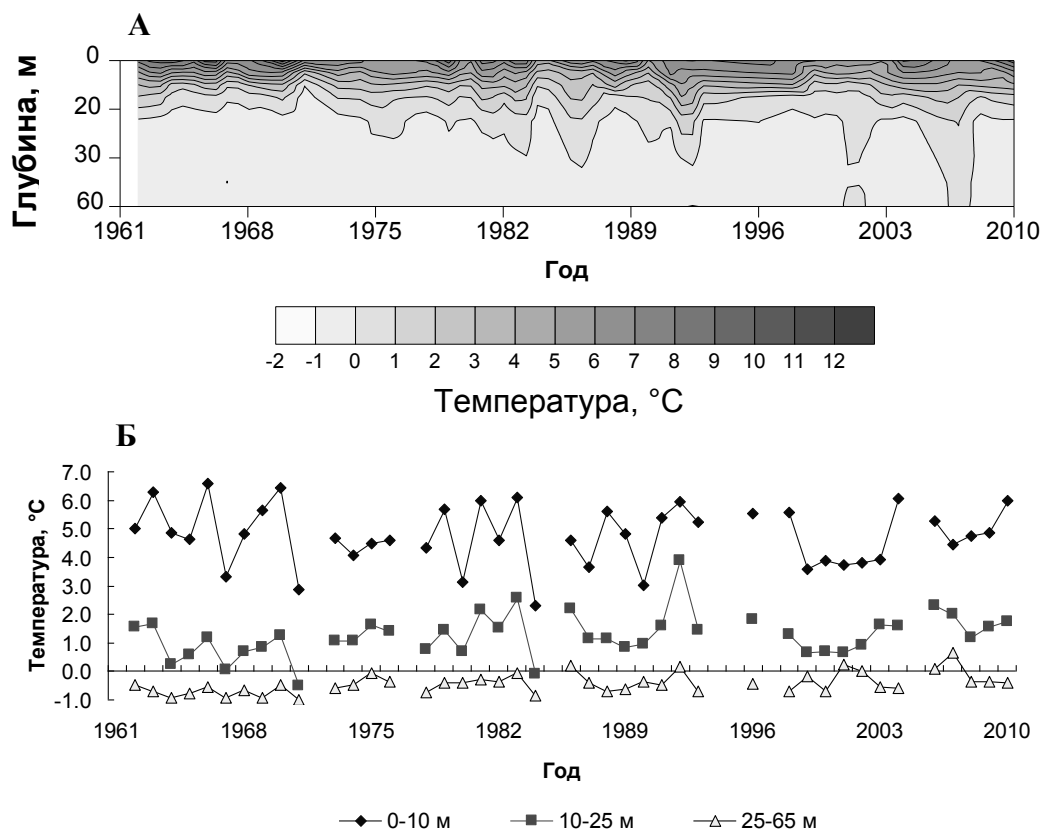


Рисунок 11. Многолетняя динамика весенней температуры на станции Д-1. А – по глубинам гидрологических измерений; шкала – в градусах Цельсия; Б – по горизонтам планктонных сборов.

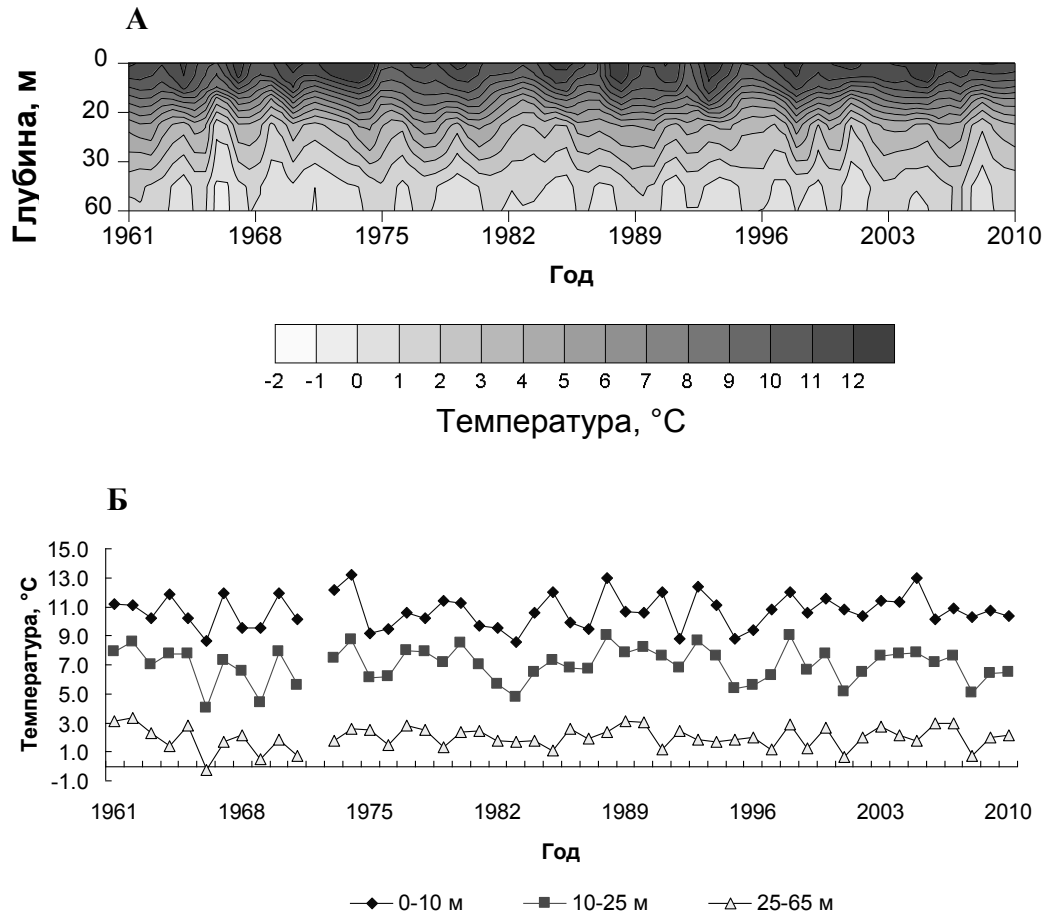


Рисунок 12. Многолетняя динамика летней температуры на станции Д-1. Обозначения см. на Рисунок 11.

Высокие и низкие значения температуры. В динамике температуры воды с использованием формального подхода (см. раздел 2.7) нами были выделены значения этой переменной, выходящие за пределы условной нормы. На Рисунок 13 представлена многолетняя динамика температуры воды в слое 0 – 25 м. Весной минимальная температура отмечена в 1971 и 1984 гг. (0.8 и 0.9°C), максимальная – в 1992 г. (4.7°C). Самая низкая среднелетняя температура наблюдалась в 1966 г. (5.9°C), самая высокая – в 1974 и 1988 гг. (10.5 и 10.6°C , соответственно). Холодные и теплые годы различаются также глубиной прогрева: в холодные годы прогрев проникает на меньшую глубину (Рисунок 11 и 12). Обращает на себя внимание распределение высоких и низких значений во времени. Все низкие значения как весенней, так и летней температуры отмечены в первую половину периода наблюдений (Рисунок 13). Высокие весенние значения отмечены ближе к середине периода наблюдений. Летом высокие значения наблюдались в основном во второй периода наблюдений. Чтобы оценить относительную величину отклонений температуры воды от среднего, мы рассмотрели отношение отклонений от среднего к величине среднего. Весной максимальное положительное значение этого показателя составило 80% среднего (1992 г.), а отрицательное -70% от среднего значения (1971

и 1984 гг.). Летом, соответственно, 20% (1974 и 1988 гг.) и -30% (1966 и 1983 гг.). Различия величин отклонений весной и летом объясняются различием средних – абсолютные величины отклонений не различаются.

Анализ нормированных отклонений не выявил ни одного достоверного отклонения температуры от среднемноголетнего значения, ни весной, ни летом.

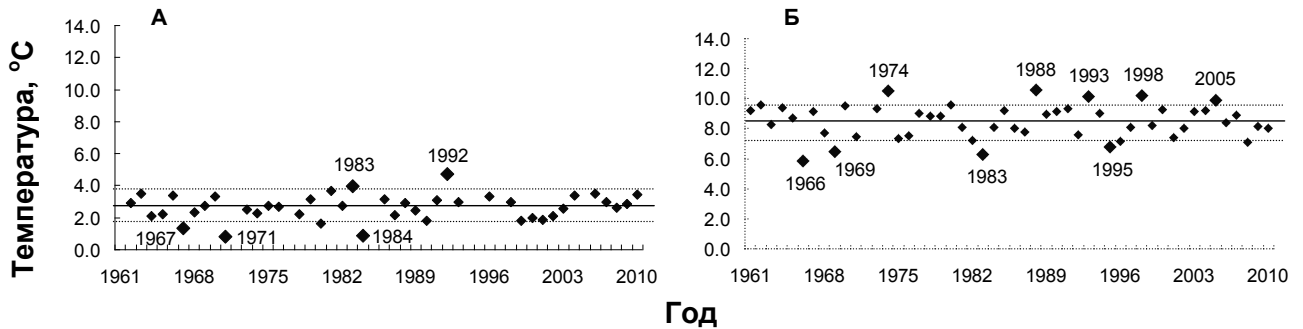


Рисунок 13. Колебания температуры воды в слое 0 – 25 м на станции Д-1 относительно среднемноголетнего значения весной (А) и летом (Б). Сплошная линия – среднее, пунктирные линии – половина максимального отклонения (граница условной нормы). Подписаны отклонения температуры от многолетней нормы.

Многолетние колебания численности зоопланктона. Межгодовые колебания суммарной численности и холодноводной, и тепловодной группировок зоопланктона характеризуются очень большим размахом величин (Рисунок 14). В некоторые годы численность зоопланктона и каждой из группировок отличалась в разы от предыдущего и последующего годов. В динамике суммарной численности видов холодноводной группировки можно выделить квазициклические изменения амплитуды межгодовых колебаний. В течение периода наблюдений имели место два периода ее снижения – в начале 1970-х гг. и в конце 1990-х – начале 2000-х гг. (Рисунок 14, А). При этом значимых многолетних линейных трендов не выявлено. В динамике численности тепловодной группировки амплитуда колебаний была высокой в течение всего периода наблюдений (Рисунок 14, Б).

Вертикальное распределение холодноводной группировки в весенний период в пределах верхнего 25-метрового слоя изменялось от года к году (Рисунок 14, А), в результате отсутствуют различия среднемноголетних значений ее численности в слоях 0 – 10 и 10 – 25 м (Рисунок 15). Следует обратить внимание на смену слоя преимущественного обитания видов холодноводной группировки в начале 1980-х гг.: до этого их наибольшее обилие весной наблюдалось в слое 10 – 25 м, а в более поздний период – в слое 0 – 10 м (Рисунок 14, А). Численность же видов тепловодной группировки убывает с глубиной, и средние величины их

обилия во всех трех исследованных слоях достоверно отличаются друг от друга, что соответствует экологическим особенностям тепловодных организмов (Рисунок 15). Следует отметить, что вертикальное распределение тепловодных организмов не изменялось от года к году. Распределение в слое 0 – 25 м, близкое к равномерному, имело место только в 2000 г.

Амплитуда межгодовых колебаний обилия обеих группировок уменьшается с глубиной. Особенно ярко это проявляется в динамике численности тепловодной группировки.

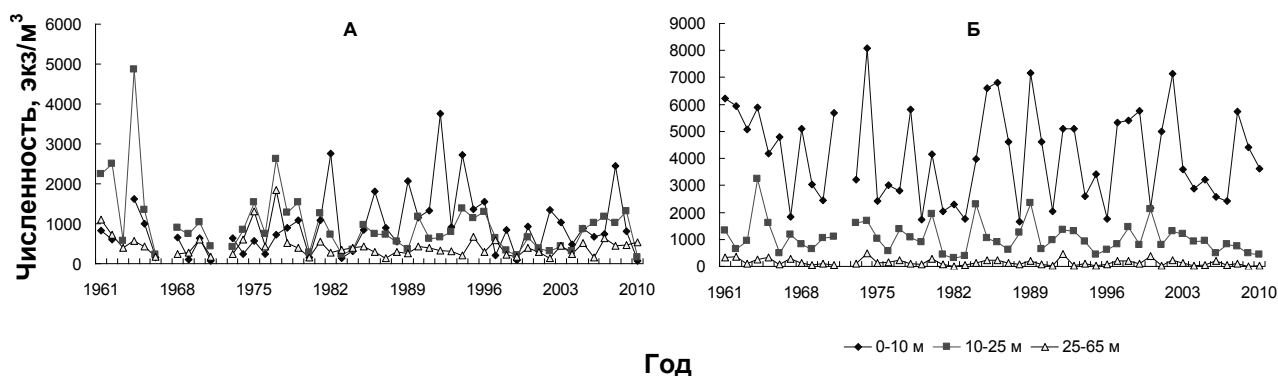


Рисунок 14. Многолетняя динамика суммарной численности: А - холодноводной группировки (весной), без *Pseudocalanus* spp.; Б - тепловодной группировки (летом) в разных слоях.

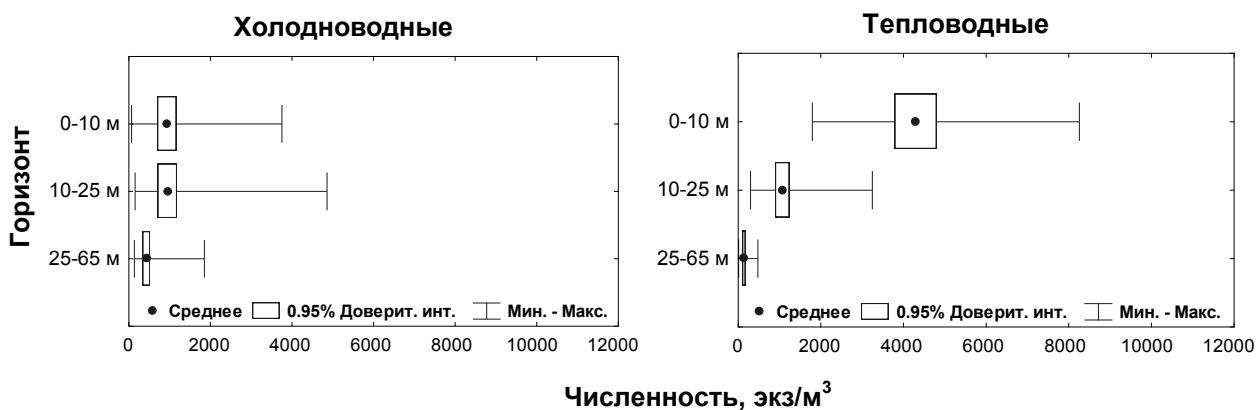


Рисунок 15. Вертикальное распределение суммарной численности холодноводной (весной) и тепловодной (летом) группировок на станции Д-1.

От года к году резко изменялось также и соотношение численностей группировок (Рисунок 16). Можно проследить несколько скачков весенних значений этого показателя: в 1979 (615), 1999 (716) и в 2008 (481) гг. при среднем многолетнем 39.2 (Рисунок 16, А). В

динамике летних значений соотношения (Рисунок 16, Б) выделялись всплески в 1977 (40) и 1979 (30) гг. и, 1991 (34) и 1997 (30) гг. (среднее многолетнее равно 6.7).

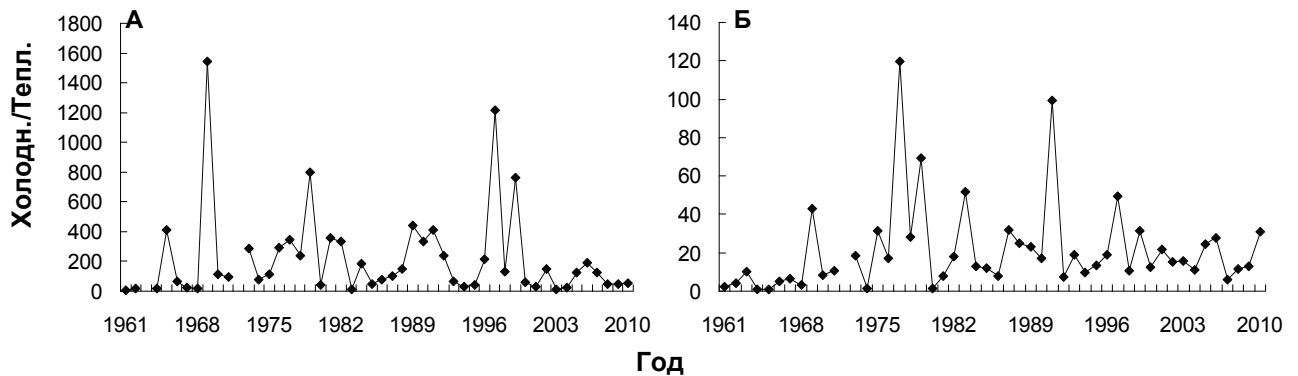


Рисунок 16. Многолетняя динамика отношения численностей холодноводной (Холодн.) и тепловодной (Тепл.) группировок в слое 0 – 25 м на станции Д-1. весной (А) и летом (Б)

В динамике численности рассмотренных массовых видов зоопланктона также наблюдались резкие межгодовые колебания, однако их амплитуда изменялась во времени по-разному (Рисунок 17). В динамике численности молоди холодноводных *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. можно отметить увеличение размаха варьирования во второй половине периода наблюдений. При этом максимальные значения численности имели место в середине 1990-х гг. Наименьшее варьирование и минимальные значения их численности наблюдались в конце 1960-х – начале 1970-х гг. У холодноводной *Triconia borealis* вариабельность численности и ее абсолютные величины резко снизились к 1980-м гг. В динамике численности эврибионта *Oithona similis* можно проследить снижение интенсивности межгодового варьирования в 1970-е гг. и к концу периода наблюдений. В динамике обилия тепловодной *Temora longicornis* закономерности менее выражены, однако, помимо резкого всплеска ее численности в 1974 г., прослеживается увеличение размаха колебаний в 1980-е гг.

Характер варьирования численности трех из пяти рассмотренных видов указывает на существование многолетних трендов изменения их обилия. Регрессионный анализ показал наличие достоверных линейных трендов в слое 0 – 25 м: положительного – в динамике численности молоди *Calanus glacialis* ($b = 8.1$, $p = 0.04$) и отрицательного в динамике численности *Oithona similis* ($b = -74.2$, $p = 0.002$). Наиболее яркие изменения произошли в динамике численности *T. borealis* в слое 10 – 65 м: с начала 1980-х гг. обилие вида упало в 3 раза (среднее за 1981 – 2000 гг. ровно в 3 раза меньше среднего за 1961 – 1980 гг.; $b = -12.6$, $p = 0.0001$). Лишь после 2006 г. численность *T. borealis* вновь начала расти.

Несколько слов об особенностях вертикального распределения массовых видов. Вертикальное распределение эпипелагической *Oithona similis* оставалось неизменным в течение всего периода наблюдений (Рисунок 17). Вертикальное распределение всех остальных рассмотренных видов изменялось от года к году. Так, максимум численности *Temora longicornis* из верхнего 10-метрового слоя часто смещался в слой 10 – 25 м. Изменчивым было также вертикальное распределение холодноводных видов. Максимум численности молоди *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. периодически смещался из слоя 0 – 10 м в слой 10 – 25 м (Рисунок 17). Тем не менее, усредненное вертикальное распределение всех видов, кроме *T. borealis*, было одинаковым (Рисунок 18): наибольшая численность в слое 0 – 10 м, минимум – в слое 25 – 65 м. Максимум численности *Triconia borealis* изменял свое положение в пределах слоя 10 – 65 м. Среднеголетняя численность этого вида в слоях 10 – 25 м и 25 – 65 м практически не различалась и была значительно выше, чем у поверхности.

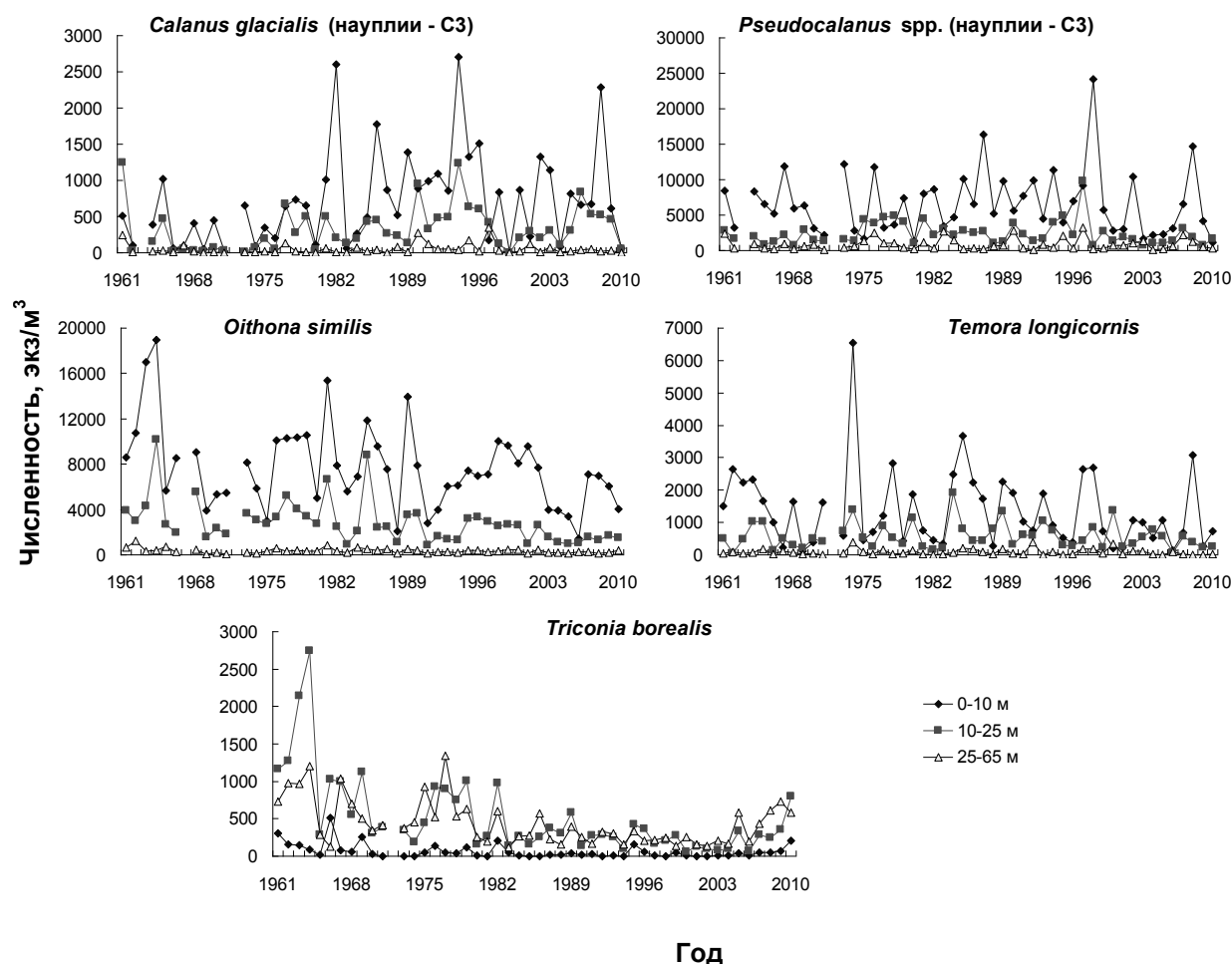


Рисунок 17. Многолетняя динамика численности массовых видов зоопланктона в разных слоях на станции Д-1. Средние значения обилия: молоди (науплии – C3) *C. glacialis* и *Pseudocalanus* spp. (весна), *O. similis*, *T. borealis* и *T. longicornis* (лето)

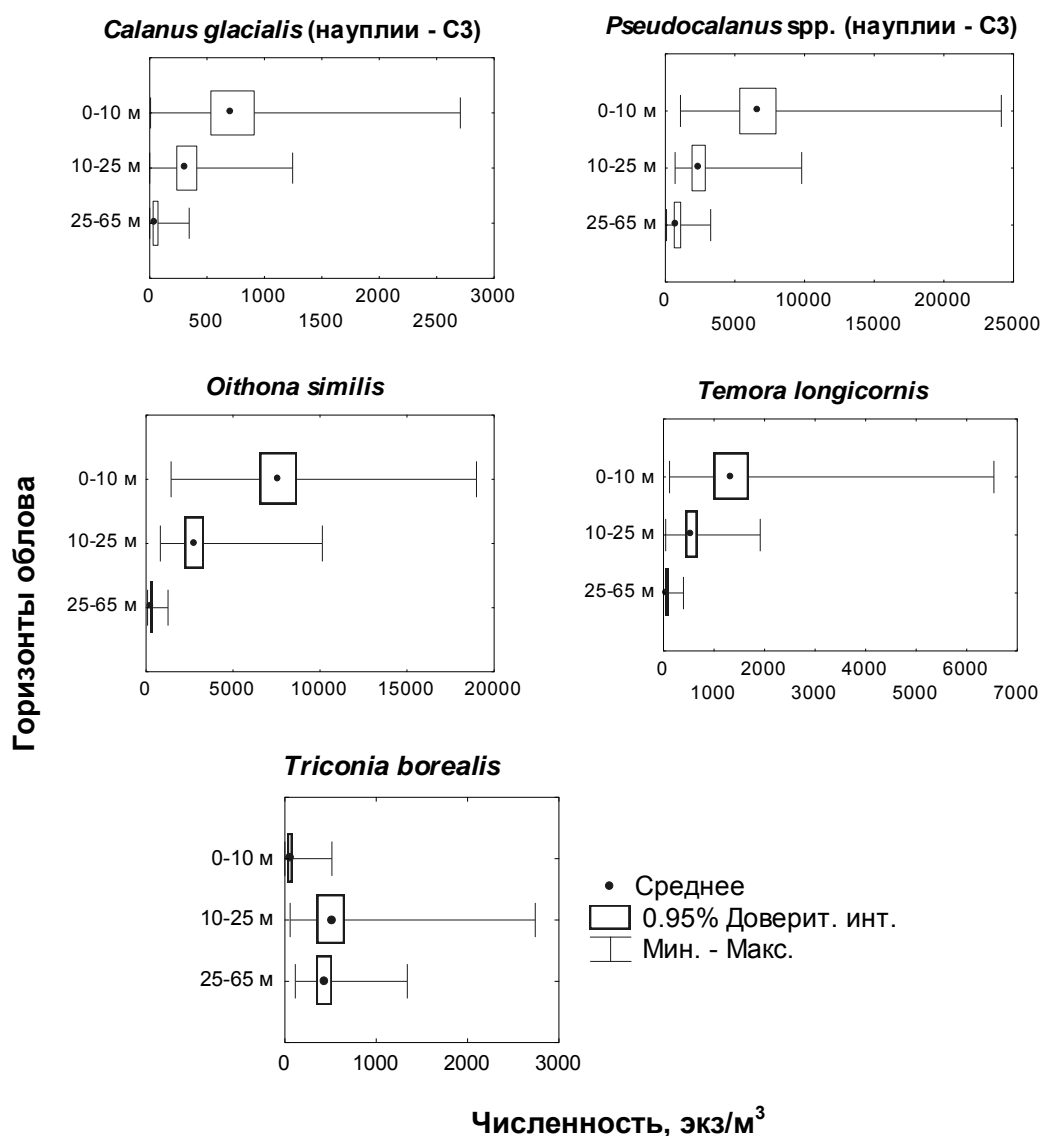


Рисунок 18. Вертикальное распределение массовых видов. Показаны среднемноголетние значения численности (точки), доверительные интервалы (прямоугольники) и разброс значений (линии с планками). Средние значения обилия молоди (науплии – C3) *C. glacialis* и *Pseudocalanus* spp. (весна), *O. similis* и *T. borealis*, *T. longicornis* (вся популяция; лето)

Высокие и низкие значения обилия зоопланктона и соотношения группировок. Среднемноголетние значения суммарной численности зоопланктона за период 1961 – 2010 гг. составили: 9960 экз/м³ весной и 10260 экз/м³ летом. Максимальная суммарная численность зоопланктона была отмечена в районе исследований 20.07.89 г. в слое 0 – 10 м, она составила 92600 экз/м³. Причиной такого ее всплеска было массовое развитие *Oithona similis* и аппендикулярии *Fritillaria borealis*. Однако в остальные даты сбора проб в то лето были получены результаты, близкие к норме, поэтому среднесезонное значение не отличалось существенно от среднемноголетнего. Тем не менее, в некоторые годы величины суммарной численности значительно отклонялись от среднего многолетнего. С целью выявления значений,

выходящих за пределы нормы, мы рассмотрели среднесезонные величины численности основных группировок зоопланктона и массовых видов в верхнем 25-метровом слое воды. Во всех рассмотренных случаях отрицательных отклонений численности отмечено намного больше, чем положительных, при этом высокие значения сильнее отклонялись от нормы, чем низкие (Рисунок 19). Все высокие значения численности *Triconia borealis* отмечены в 1960 – 1970-е гг. На первую половину периода наблюдений приходятся положительные аномалии численности *Oithona similis*. Высокие значения численности молоди *Calanus glacialis* отмечены ближе к концу мониторинга (Рисунок 19). Это соответствует трендам в динамике численности данных видов, описанным выше.

В динамике соотношения группировок также преобладали отрицательные отклонения от многолетней нормы, однако положительные отклонения значительно превосходили их по величине (Рисунок 20). Максимум соотношения весной отмечен в 1999 г., летом – в 1977 г. В 1979 г. положительные отклонения отмечались и весной, и летом.

Анализ нормированных отклонений показал, что от среднего многолетнего достоверно отличались значения численности молоди *Calanus glacialis* в 1994 г., суммарной численности *Triconia borealis* в 1964 г., *Temora longicornis* в 1974 г. и *Oithona similis* – в 1964 г. В динамике суммарной численности холодноводной и тепловодной группировок все отклонения оказались недостоверными.

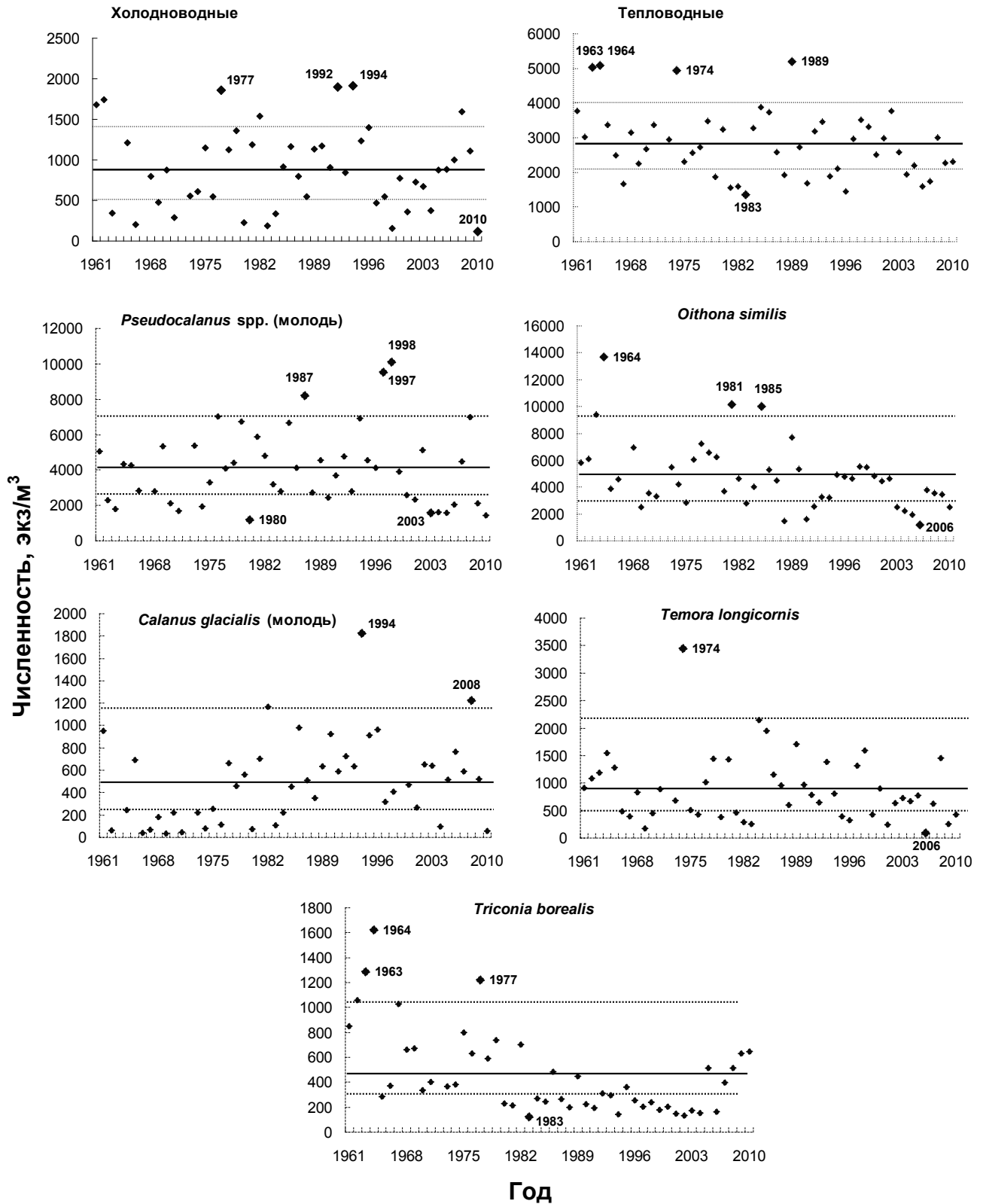


Рисунок 19. Колебания численности холодноводной и тепловодной группировок, а также массовых видов в слое 0 – 25 м относительно среднегогодового значения. Сплошная линия – среднее, пунктирные линии – половина максимального отклонения. Крупными точками и подписями выделены минимальные и максимальные значения.

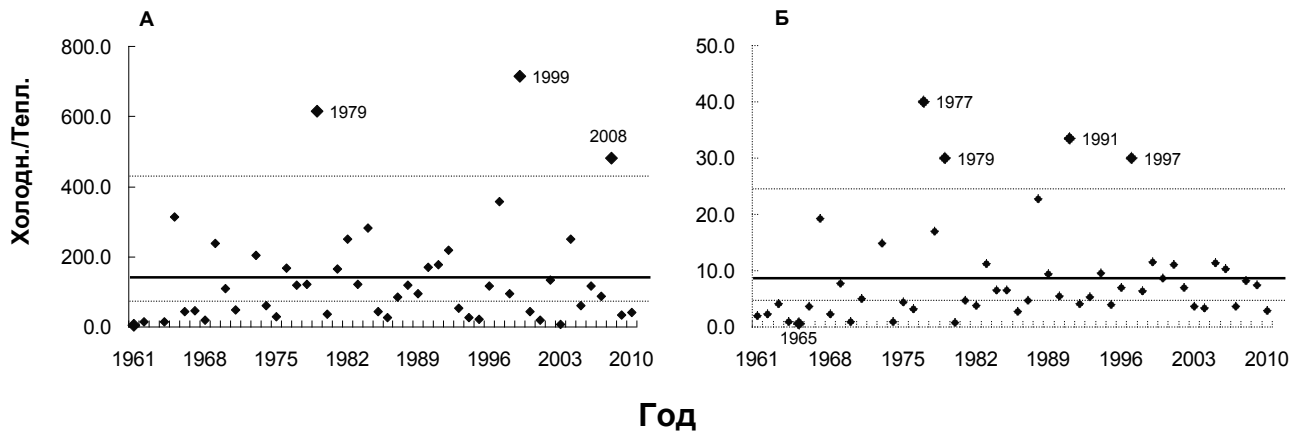


Рисунок 20. Межгодовые изменения соотношения численности холодноводной (Холодн.) и тепловодной (Тепл.) группировок весной (А) и летом (Б). Обозначения см. на Рисунке 19.

7.2. Связь межгодовых колебаний обилия зоопланктона и температуры воды

Для выявления связи между динамикой численности зоопланктона и изменениями температуры воды был проведен корреляционный анализ с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена. Было выявлено крайне мало достоверных связей, при этом они оказались невелики. В Таблице 7 приведены самые высокие коэффициенты корреляции Спирмена. Наиболее сильна корреляция численности *Temora longicornis* в слое 10 – 25 м со среднелетней температурой воды в слое 0 – 25 м ($r = 0.65$). Несколько слабее связь суммарной численности тепловодной группировки в слое 10 – 25 с летней температурой в слое 0 – 25 м ($r = 0.51$). Эта связь обусловлена, вероятно, корреляцией численности *T. longicornis* с температурой, так как этот вид доминирует среди видов тепловодной группировки, и динамика суммарной численности группы в значительной степени зависит от динамики численности *Temora* (корреляция рядов численности этого вида и суммарной численности тепловодной группировки составила 0.69). Коэффициенты корреляции численности остальных видов с температурой редко превышали 0.4 по модулю. Достоверных корреляций соотношения численностей холодноводной и тепловодной группировок с температурой не обнаружено.

Для выявления отложенного действия температуры была рассмотрена корреляция численности планктонных животных и температуры со смещением последней относительно рядов численности на 1 год. В результате существенных корреляций не выявлено – напротив, коэффициенты оказались ниже, чем без смещения (< 0.5).

Таблица 7. Корреляция численности планктонных животных с температурой воды. Приведены коэффициенты корреляции Спирмена, достоверные на уровне значимости 0.05, и их ошибки.

Температура воды		<i>Calanus glacialis</i> (N – C3)	Тепловодные	<i>Triconia borealis</i>	<i>Temora longicornis</i>	
		0 - 25 м	10 - 25 м	0 - 25 м	10 - 25 м	0 - 25 м
Июнь	0 - 25 м			-0.46 ± 0.13		
Июль	0 - 25 м		0.48 ± 0.13	-0.44 ± 0.13		
Весна	0 - 25 м		-0.46 ± 0.13			
Весна	10 - 25 м	0.39 ± 0.14				
Весна	25 - 65 м	0.40 ± 0.14				
Лето	0 - 25 м		0.60 ± 0.12		0.65 ± 0.11	0.47 ± 0.13

Низкая корреляция численности зоопланктона с температурой воды показывает, что, в отличие от сезонного цикла изменений температуры, ее межгодовые колебания существенно не влияют на планктонное сообщество. Отклонения численности планктонных животных и температуры воды от нормы также практически не связаны между собой. Можно отметить лишь следующее совпадение. В 1966 г. – год с самым поздним и самым холодным летом – отмечена низкая численность молоди *Calanus glacialis* весной (37 экз/м³) и ее появление более чем на месяц позже среднемноголетнего срока (в конце 1-й декады июля по сравнению с 1-й декадой июня в среднем за 50 лет наблюдений). Однако в данном случае влияние температуры на численность калануса не очевидно, так как в менее холодном 1969 г. (среднелетняя температура в этот год меньше отличалась от нормы) численность калануса была ниже, чем в 1966. По всей видимости, в 1966 г. сильное влияние на зоопланктон, помимо аномально низких температур, имело также продолжительное и интенсивное опреснение, связанное с возвратом льда в прибрежье Кандалакшского залива в конце июня (Перцова, Сахарова, 1967; Русанова, Хлебович, 1967).

Приведенные результаты показывают, что и для температуры воды, и для численности зоопланктона характерны значительные межгодовые колебания, достигающие в случае численности порядка величин. При этом межгодовые колебания обилия зоопланктона и температуры воды связаны между собой слабо – абсолютное большинство коэффициентов корреляции не превышает 0.5 как без смещения, так и со смещением ряда температуры относительно рядов обилия. Анализ значений температуры и обилия зоопланктона, выходящих за пределы нормы, также не выявил достоверных связей между ними.

7.3. Многолетние изменения сроков сезонного прогрева водной толщи и фенология массовых видов

Известно, что изменения сезонного хода прогрева водной толщи могут существенно влиять на обилие и сроки развития планктонных организмов (Бабков, Прыгункова, 1974), однако в указанной работе не была дана количественная оценка этих изменений. Показано также, что сроки развития *Calanus glacialis* в Кандалакшском заливе смещаются в пределах 1 месяца в годы с аномалиями весеннего прогрева воды (Перцова, Кособокова, 2010). В нашем распоряжении имеется многолетний непрерывный ряд наблюдений, что позволяет более надежно установить среднемноголетние значения сроков прогрева воды и выявить отклонения от них, существенные для планктонных животных. Данные непрерывного мониторинга дают возможность также проследить длительные тенденции в динамике сроков сезонного прогрева воды и сроков различных фенологических событий.

Сроки прогрева. В качестве показателей сезонной динамики прогрева водной толщи был рассмотрен переход температуры слоя 0 – 25 м в ходе весеннего прогрева через 3, 4 и 5°C. Последнее значение соответствует началу летнего периода в данном слое воды. Позднее всего, в последней декаде июля (на месяц позже среднемноголетнего), лето началось в 1966 г., когда имело место аномально позднее таяние льда (он задержался в Кандалакшском заливе до середины июля). Самое раннее начало наблюдалось в 1984 г. (в конце мая), в этот же год лето было самым продолжительным (150 дней против 110 дней в среднем). Наиболее коротким летний период был в аномальном 1966 г. (50 дней). В динамике сроков прогрева водной толщи выявлены достоверные тенденции (Рисунок 21). Так, момент, соответствующий началу летнего периода, за период с 1961 по 2010 гг. на станции Д-1 сместился на более раннее время примерно на 17 дней ($R^2 = 0.15$, $b = -0.35$, $p = 0.005$). Одновременно, примерно на такое же время увеличилась продолжительность летнего периода (Рисунок 21). Поскольку время окончания лета, или начала осени (охлаждение до 5°C) существенно не изменилось за время наблюдений, можно заключить, что продолжительность этого периода увеличилась за счет более раннего его наступления. Достоверная тенденция к смещению на более раннее время наблюдалась и для сроков перехода через 3 и 4°C ($R^2 = 0.11$, $b = -0.22$ и $R^2 = 0.18$, $b = -0.38$, соответственно; $p < 0.02$; Рисунок 21). К сожалению, сроки начала весеннего и зимнего периодов (переход температуры через 0°C) проследить не удалось, поскольку именно в эти сезоны имели место пропуски в отборе проб из-за сложной ледовой обстановки. Однако столь существенное смещение сроков весеннего прогрева (3 и 4°C) позволяет допустить, что на более раннее время сместилось и начало весеннего периода.

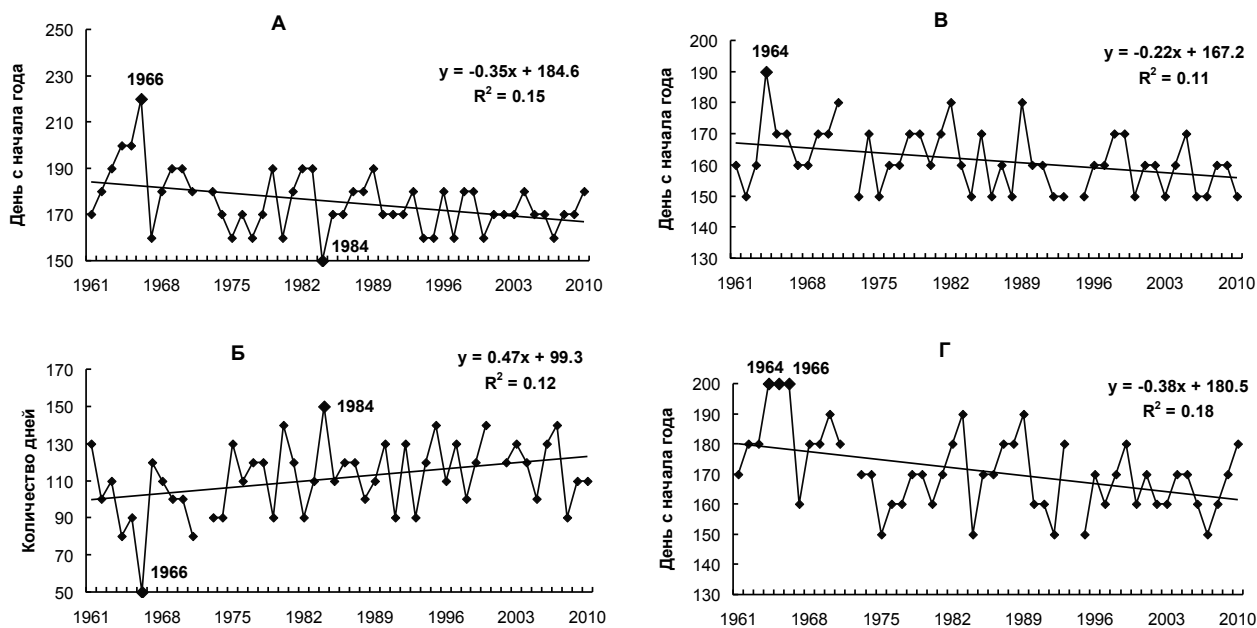


Рисунок 21. Время начала (А) и продолжительность (Б) летнего периода, момент прогрева до 3°C (В) и 4°C (Г) в устьевой части губы Чупа, на станции Д1. Приведены линейные тренды с коэффициентами детерминации (R^2). Начало и конец лета соответствуют переходу температуры воды в слое 0 – 25 м через 5°C. Крупными значками и подписями отмечены крайние значения сроков.

Фенологические изменения в зоопланктоне. Чтобы проследить влияние сроков прогрева на время появления молоди массовых видов зоопланктона, мы рассмотрели два вида, для которых эти сроки можно надежно зафиксировать – арктического *Calanus glacialis* и бореального *Temora longicornis*. Проследить сроки появления в планктоне младших стадий развития других рассмотренных в работе видов не представляется возможным. Это связано с тем, что молодь *Oithona similis* присутствует в планктоне круглый год, а молодь *Triconia borealis* появляется в тот период года, когда сборы планктона наименее регулярны. Для этих видов, а также для *Temora longicornis* были исследованы сроки сезонного пика суммарной численности популяции. Так как в сезонном цикле развития этого вида сменяется несколько поколений, рассматривали первый пик его численности. Для *Calanus glacialis* были рассмотрены сроки пика численности C1.

В половине рассмотренных случаев наиболее поздние сроки появления молоди и сезонных пиков обилия изученных видов приходились на 1960-е годы (Рисунок 22). Особенно ярко это выражено в изменении сроков появления и сезонного пика численности молоди *C. glacialis*. Наиболее поздние сроки наблюдались в конце 60-х гг. Раньше всего молодь *Calanus* появлялась в конце периода наблюдений, в 2001 и 2006 – 2008 гг. Результаты регрессионного анализа указывает на наличие многолетнего отрицательного тренда в динамике сроков

появления молоди *Calanus* ($R^2 = 0.21$, $b = -0.39$, $p = 0.002$). Сроки пика численности *Temora longicornis* также сместились на более раннее время в последнее десятилетие (**Рисунок 22**), однако достоверного тренда не обнаружено. В многолетней динамике *фенологических индексов* (см. Список использованных терминов, стр. 103) остальных видов (*Oithona similis*, *Triconia borealis*) закономерности не выявлены (Рисунок 22).

Были рассмотрены также сроки начала доминирования молоди бореальных видов *Sopropoda* в слое 0 – 25 м, что было принято за начало биологического лета (Рисунок 23). В течение периода наблюдений имела место тенденция к смещению этого срока на более раннее время ($R^2 = 0.10$, $b = -0.25$, $p = 0.02$), что совпадает с тенденциями в динамике сроков прогрева водной толщи. Сроки окончания биологического лета испытывали более значительные межгодовые колебания и не демонстрировали достоверных трендов в течение рассматриваемого периода. В связи с этим нет значимых трендов и в многолетних изменениях продолжительности биологического лета.

Существует ли связь рассмотренных выше фенологических событий со сроками прогрева водной толщи? Наиболее сильные корреляции обнаружены между сроками появления молоди *C. glacialis* и сроками прогрева слоя 0 – 10 м выше 5°C ($r = 0.56$) и сроками прогрева слоя 0 – 25 м выше 3°C ($r = 0.45$). Однако эти корреляции невелики и не позволяют сделать окончательный вывод о наличии тесной связи между указанными переменными.

Косвенным подтверждением такой связи могло бы быть аномально позднее появление молоди *калянуса* в 1966 г. (Рисунок 22). Однако в тот год лимитирующим фактором для холодноводных видов, в частности *C. glacialis*, была не температура, которая не выходила за рамки оптимальной для их размножения, а аномальное по силе и по продолжительности распреснение в период развития молоди этих видов (Перцова, Сахарова, 1967; Перцова, Сахарова, 1970).

Тем не менее, положительная связь сроков появления молоди *Calanus* и сроков весеннего прогрева (переход температуры через 3, 4 и 5°C) отчасти подтверждается на уровне многолетних трендов в динамике этих переменных – они достоверны и направления изменений совпадают. Таким образом, существует тенденция к более раннему появлению молоди *Calanus glacialis* в годы с ранним весенним прогревом.

Корреляции между остальными фенологическими сроками (в том числе сроками появления молоди тепловодных видов и начала биологического лета) и сроками прогрева воды не превышают 0.4. В то же время, сроки начала биологического лета демонстрируют долговременные тенденции, совпадающие с трендами в динамике сроков прогрева.

Сроки прогрета водной толщи напрямую не влияют на среднесезонные значения обилия планктонных животных и экологических группировок – достоверных коэффициентов корреляции крайне мало и они не превышают 0.4.

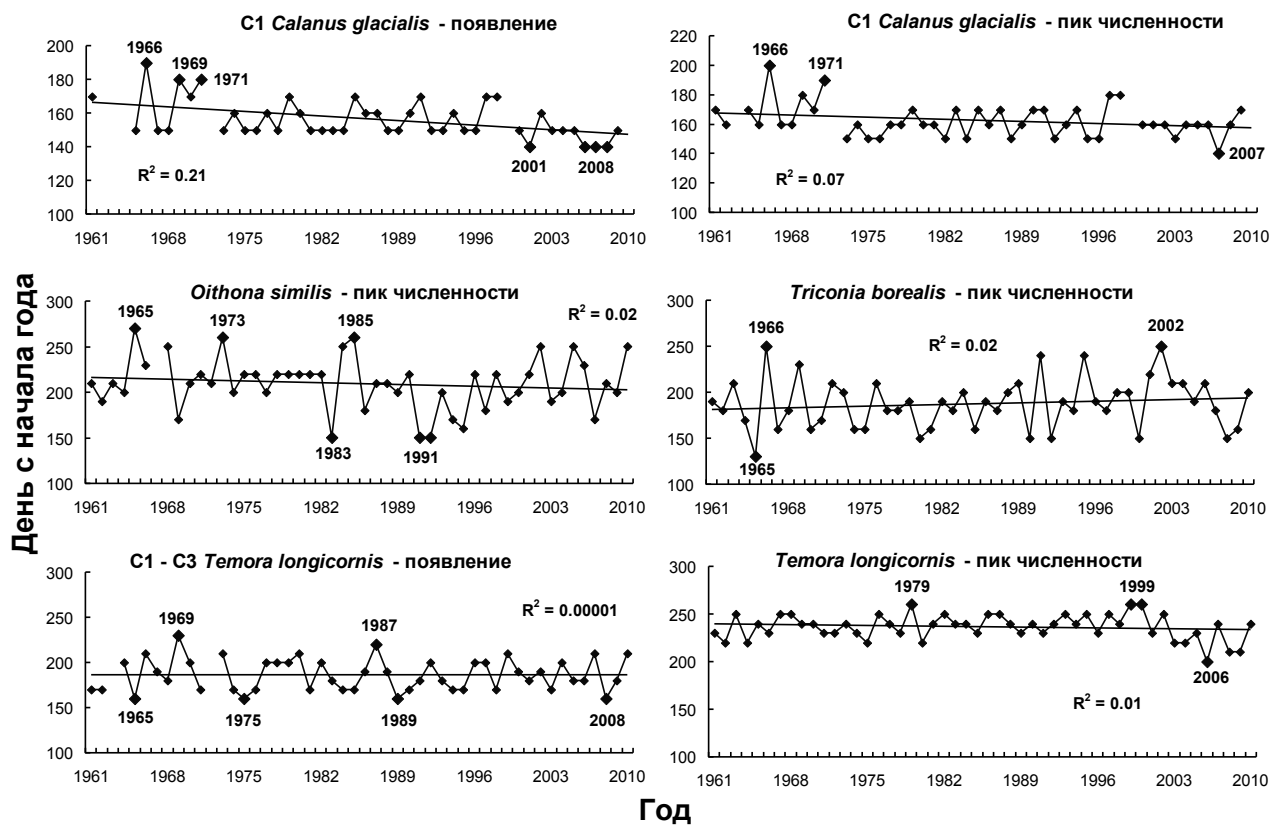


Рисунок 22. Сроки появления молоди и пиков численности массовых видов зоопланктона на станции Д-1. Приведены линейные тренды с коэффициентами детерминации (R^2). Выделены годы с наиболее высокими и низкими значениями рассмотренных характеристик.

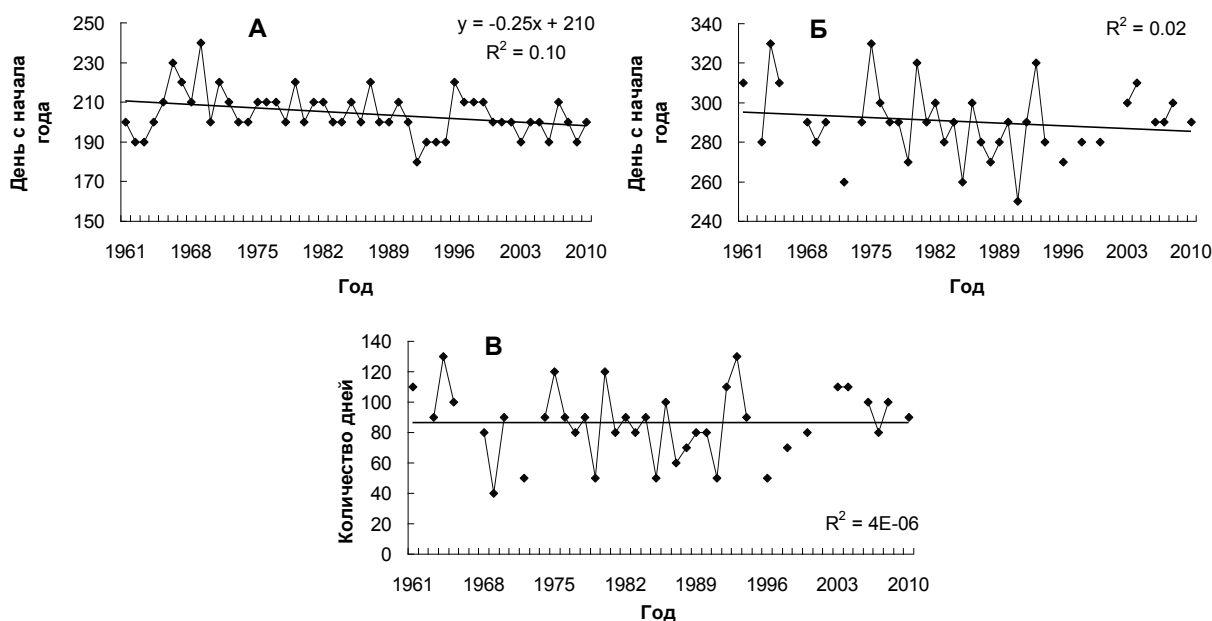


Рисунок 23. Динамика сроков начала биологического лета (А), его окончания (Б) и продолжительности (В). Приведены линейные тренды с коэффициентами детерминации (R^2). Уравнение регрессии приведено для достоверного тренда.

7.4. Квазициклические изменения температуры воды и численности зоопланктона

Межгодовые колебания температуры воды и обилия зоопланктона в районе наблюдений, как было показано выше, велики, однако даже визуальный анализ графиков их многолетней динамики показывает наличие периодов с более высокими и низкими значениями, а также высокой и низкой амплитуды межгодовых колебаний. Это предполагает существование квазициклических колебаний этих параметров, выявлению которых и посвящен данный раздел.

Из-за нестабильности длины периода и амплитуды колебаний в динамике природных факторов и обилия зоопланктона эти изменения, строго говоря, нельзя считать циклическими. Тем не менее, использованный в работе метод позволяет описать относительно стабильные квазициклические составляющие динамики температуры воды и численности массовых представителей зоопланктона. В данной главе речь будет идти в основном о достоверных компонентах, определяющих не менее 30% суммарного варьирования соответствующей переменной (при данной длине ряда наблюдений). В отдельных случаях будут рассмотрены и менее значимые компоненты, представляющие интерес в контексте работы.

Температура. Анализ исходных данных методом компонентной фильтрации показал, что для температуры воды в разное время года характерны два типа колебаний: с длиной периода 3 – 5 лет и около 15 лет (Таблица 8). Доля варьирования температуры, объясняемая

данными компонентами, во всех случаях не достигает 30%. Это указывает на слабую выраженность цикличности в динамике температуры воды. Мы рассмотрим компоненты, вклад которых в варьирование переменных превышает 20%. Для весенней температуры воды в слое 0 – 25 м характерны и короткопериодные, и долгопериодные колебания, причем вклад их в общее варьирование практически не различается (Рисунок 24). Амплитуда 3-летних колебаний снижается дважды – в конце 1970-х гг., и в начале 2000-х гг. В динамике летней температуры в слое 0 – 25 м преобладают короткопериодные колебания с длиной периода около 3 лет (Рисунок 25), амплитуда которых незначительно снижалась только в начале 1980-х гг. В слое 10 – 65 м летом выделены колебания с длиной периода 3 и 15 лет (Рисунок 26). Амплитуда 3-летних колебаний летней температуры в слое 10 – 65 м максимальна в 1960-е гг., и минимальна в 1980-е и начале 1990-х гг. Размах 15-летних колебаний несколько уменьшается к концу периода наших наблюдений.

Таблица 8. Циклические компоненты динамики среднесезонной температуры воды на разных горизонтах. В процентах указана доля общей дисперсии ряда, объясненная данной компонентой.

Сезон	Горизонт, м	Длина периода цикла, годы	Доля объясненной дисперсии, %
Весна	0 – 25	15	24
Весна	0 – 25	3	25
Лето	0 – 25	3	28
Лето	10 – 65	15	27
Лето	10 – 65	3	23

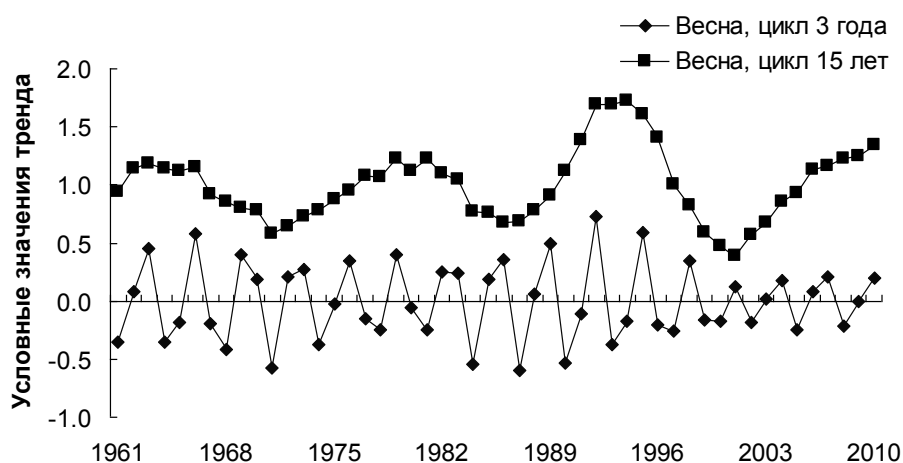


Рисунок 24. Циклические компоненты динамики весенней температуры в слое 0 – 25 м.

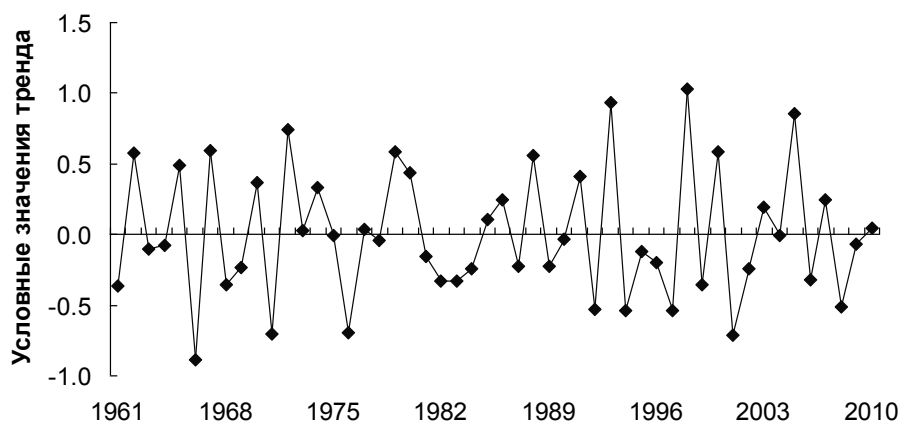


Рисунок 25. 3-летняя циклическая компонента динамики летней температуры воды в слое 0 – 25 м.

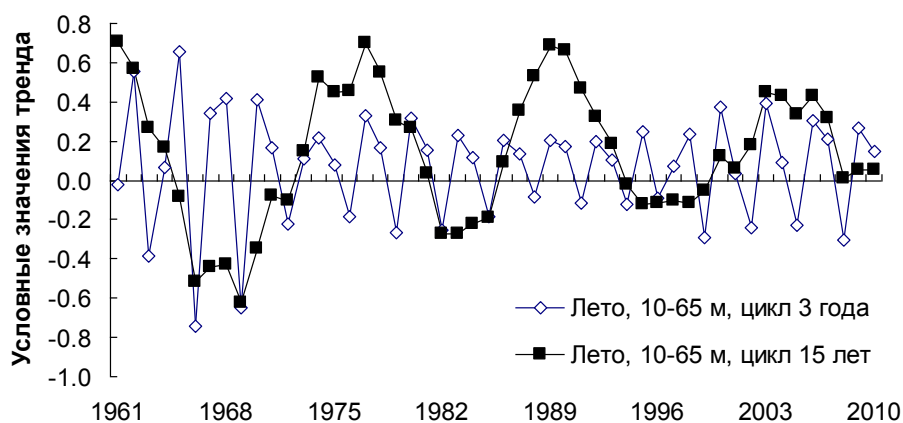


Рисунок 26. Циклические компоненты динамики летней температуры в слое 10 – 65 м.

Зоопланктон. В динамике суммарной численности холодноводной и тепловодной группировок преобладает долгопериодная цикличность с длиной периода 15 и 13 лет, соответственно (Таблица 9, а; Рис 27). Причем вклад обеих компонент в варьирование соответствующих переменных достоверно отличается от нуля.

В динамике численности науплиев и младших копеподитов арктического *Calanus glacialis* 25 % варьирования объясняет основной тренд, представляющий собой колебания с длиной периода более 50 лет (Таблица 9, б; Рисунок 29). В динамике численности молоди *Pseudocalanus* spp. цикличность выражена слабо, даже наиболее значимые компоненты динамики этого вида объясняют не более 22 % общей вариации (Таблица 9,б; Рисунок 30). Значительную долю варьирования численности *Triconia borealis* объясняет главный тренд, отражающий ярко выраженную тенденцию к снижению численности данного вида в 1960 – 1970-е гг. (Рисунок 31).

Таблица 9, а. Квазициклические тренды динамики суммарной численности группировок. Выделены компоненты, вклад которых в общее варьирование ряда достоверен.

Группировка	Сезон	Горизонт, м	Длина периода цикла, лет	Доля объясненной дисперсии, %
Холодноводные	Весна	0 – 25	15	29
Тепловодные	Лето	0 – 25	13	20

Таблица 9, б. Квазициклические тренды динамики обилия массовых видов зоопланктона. С3 – 3-я копеподитная стадия.

Вид, стадия жизненного цикла	Сезон	Горизонт, м	Длина периода цикла, лет	Доля объясненной дисперсии, %
<i>Calanus glacialis</i> Науплии – С3	Весна	0 – 25	Осн. тренд	25
<i>Pseudocalanus</i> spp. Науплии – С3	Весна	0 – 25	3	22
	Весна	0 – 25	5	22
<i>Triconia borealis</i>	Лето	10 – 65	Осн. тренд	44
<i>Oithona similis</i>	Лето	0 – 25	4	33
	Лето	0 – 25	Осн. тренд	20
<i>Temora longicornis</i>	Лето	0 – 25	5	28

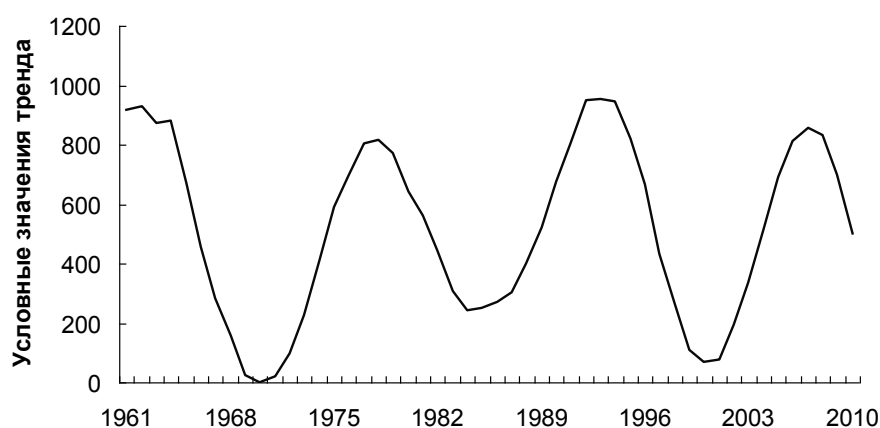


Рисунок 27. 15-летние колебания в динамике суммарной численности холодноводной группировки в слое 0 – 25 м весной.

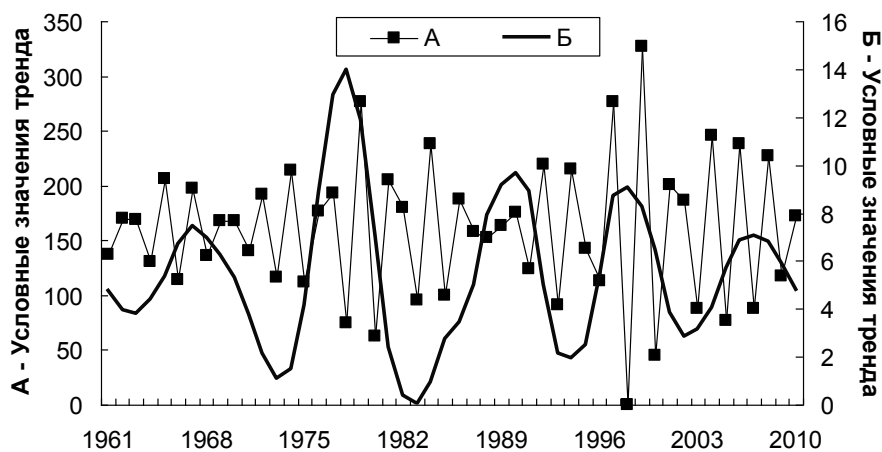


Рисунок 28. Циклические компоненты динамики отношения численностей холодноводной и тепловодной группировок в слое 0 – 25 м весной (2-летние колебания; А) и летом (10-летние колебания; Б).

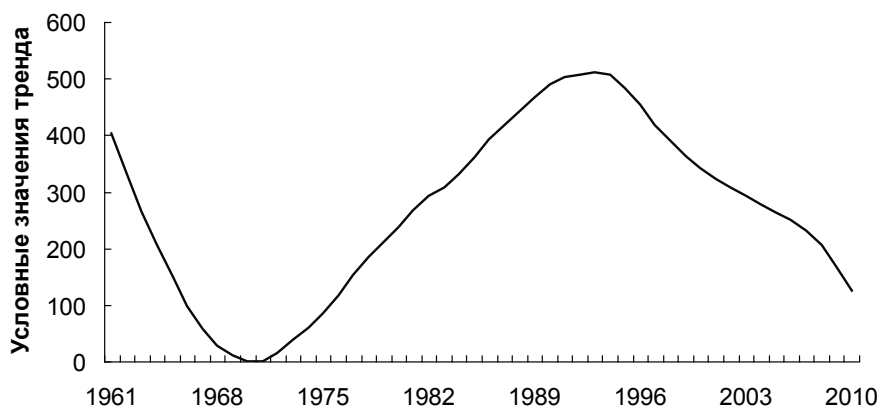


Рисунок 29. Основной тренд динамики численности молоди (науплии – 3-и копеподиты) *Calanus glacialis* в слое 0 – 25 м весной.

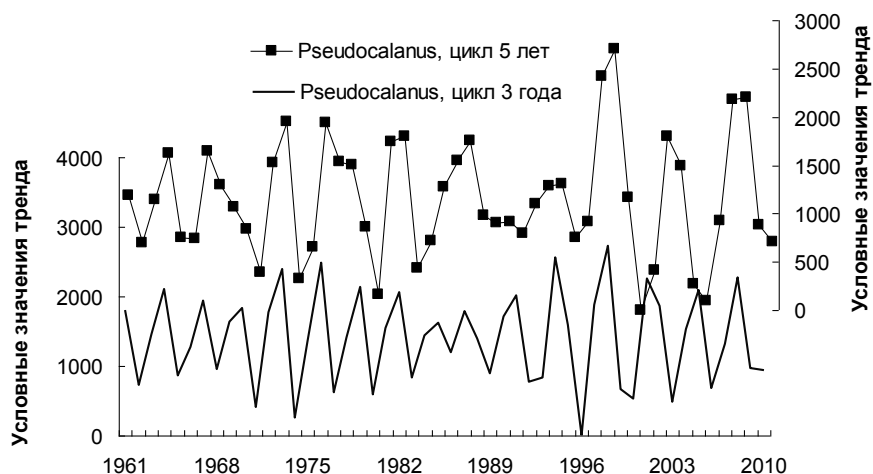


Рисунок 30. Компоненты динамики численности молоди (науплии – 3-и копеподиты) *Pseudocalanus* spp. в слое 0 - 25 м весной.

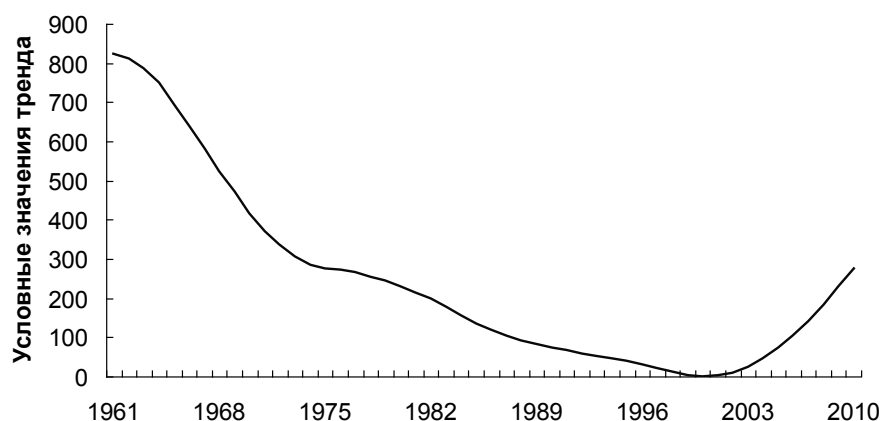


Рисунок 31. Основной тренд динамики численности *Triconia borealis* в слое 10 – 65 м.

Наибольшую долю варьирования (33%) численности *Oithona similis* объясняет циклическая компонента с длиной периода 4 года, максимум амплитуды которой приходится на вторую половину 1970-х и начало 1980-х гг. (Таблица 9, б; Рисунок 32). К 2000-м гг. размах колебаний резко уменьшается, что является следствием общего снижения численности. Основной тренд объясняет всего 20 % вариации ряда.

Для численности *Temora longicornis* характерна короткопериодная цикличность с длиной периода около 5 лет (Таблица 9, б; Рисунок 33). Амплитуда колебаний резко возрастает в начале 1980-х гг., при этом максимум колебаний приходится на 1980-е гг. Перед анализом аномальный всплеск численности в 1974 г. был заменен средним за предыдущий и последующий год.

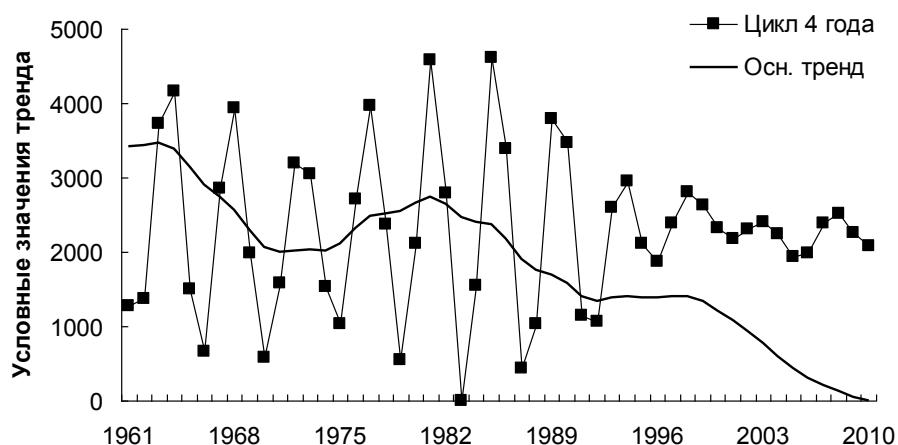


Рисунок 32. Компоненты динамики численности *Oithona similis* в слое 0 – 25 м.

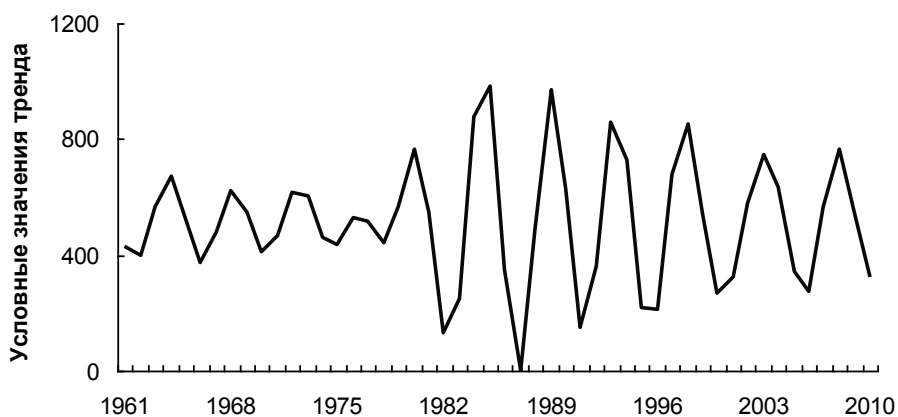


Рисунок 33. 5-летняя циклическая компонента динамики численности *Temora longicornis* в слое 0 – 25 м.

Корреляционный анализ не выявил наличие связей между компонентами динамики обилия зоопланктона, достоверно отличающимися от нуля.

Таким образом, в динамике температуры воды цикличность выражена слабо – не выявлено ни одной компоненты, вклад которой в общее варьирование достоверно отличается от нуля (равен или выше 30%). Для планктонных организмов значимые квазициклические компоненты обнаружены только в динамике суммарной численности холодноводных и тепловодных организмов, а также в динамике обилия *Triconia* и *Oithona*. Причем, из 4-х достоверных компонент 3 – долгопериодные (с длиной цикла превышающей 13 лет).

7.5. Смена термического режима в губе Чупа и реакция на нее зоопланктона

Как было показано выше (см. раздел 4.3), в районе исследований нами отмечена тенденция к более раннему началу летнего периода. Предположительно, наиболее резкое смещение начала лета пришлось на первую половину 1970-х гг. Как отреагировал зоопланктон на эти изменения?

Для ответа на этот вопрос были вычислены средние значения температуры, численности планктонных организмов, а также сроков начала лета, сроков появления молоди и времени появления пиков обилия планктонных организмов по 10-летним периодам: 1961 – 1970, 1971 – 1980, 1981 – 1990, 1991 – 2000 и 2001 – 2010 гг.

Средние значения и весенней, и летней температуры воды существенно не изменялись в течение всего периода наблюдений (Рисунок 34). В то же время, сроки прогрева до 3°C к 2000-м гг. сместились на более раннее время на 9 дней (Рисунок 35, А; тест Манна-Уитни: $U = 24.0$, $p = 0.05$). Сроки перехода через 4°C и через 5°C (начало летнего периода) в 1970-е гг. сместились на 19 ($U = 11.5$, $p = 0.004$) и 17 дней ($U = 17.5$, $p = 0.02$), соответственно, и в последствии достоверно не смещались (Рисунок 35, Б, В). Одновременно с этим увеличилась продолжительность летнего периода, однако изменения недостоверны из-за значительных межгодовых колебаний длительности лета (Рисунок 35, Г).

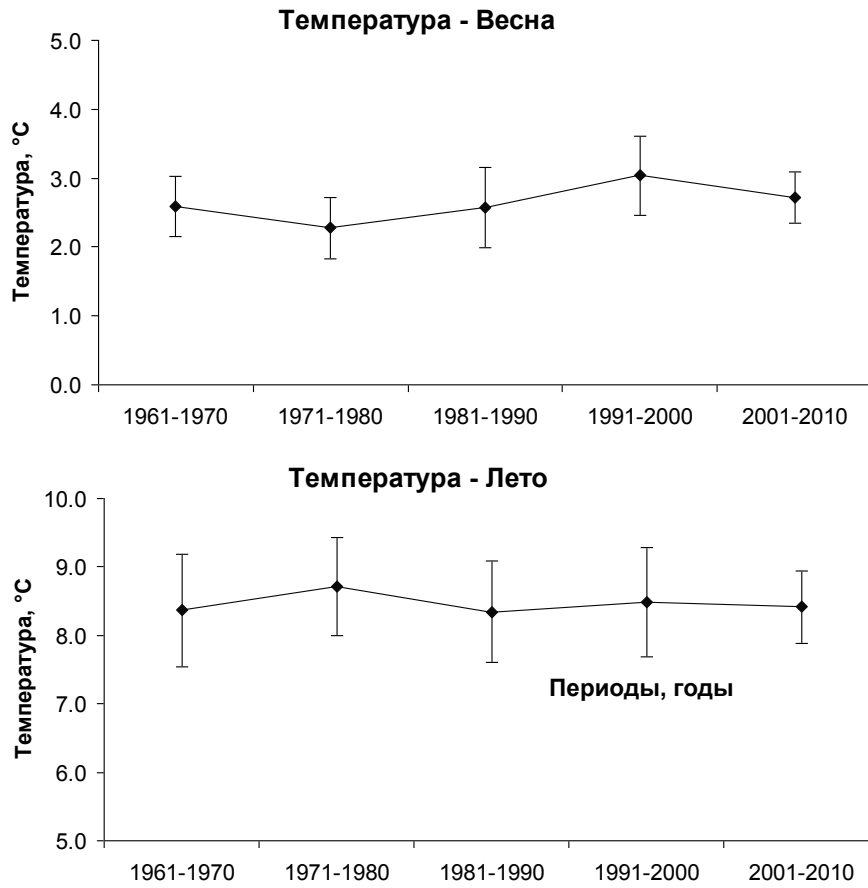


Рисунок 34. Средние за десятилетие значения температуры воды в слое 0 – 25 м. Вертикальные планки представляют 95% доверительные интервалы для средних.

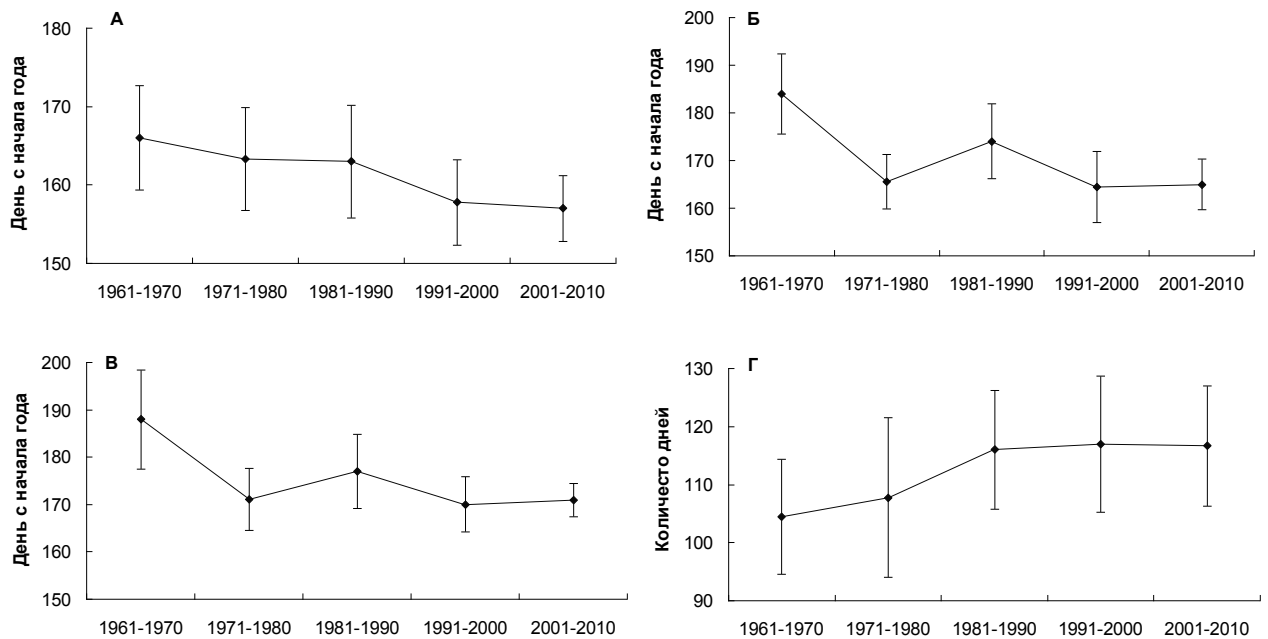


Рисунок 35. Средние за десятилетие значения сроков перехода температуры через 3°C (А), 4°C (Б), начала лета (В) и продолжительности лета (Г) в слое 0 – 25 м. Вертикальные планки представляют 95% доверительные интервалы для средних

Анализ средних за 10 лет значений численности планктонных животных (Рисунок 36) показал наличие многолетних трендов в ее динамике (см. также раздел 4.1). Причем преобладают отрицательные тенденции (Рисунок 36). Следует отметить, что динамика суммарной численности холодноводной группировки идентична таковой *Pseudocalanus* spp., так как этот вид доминирует среди холодноводных организмов. Поэтому диаграмма для суммарной численности группировки здесь не приведена. Анализ сроков фенологических событий в популяциях массовых видов, рассмотренных в работе, выявил значимые изменения только в двух рядах (Рисунок 37): в многолетней динамике сроков появления молодежи *Calanus glacialis* и сроков пика численности *Temora longicornis*. Сравнение 10-летних средних подтвердило результаты анализа межгодовых изменений фенологических индексов (см. раздел 4.3). Момент появления молодежи *C. glacialis* смещался на более раннее время в течение последних 50 лет, при этом самые значительные изменения произошли в последние 10 лет (различия, согласно критерию Манна-Уитни достоверны при $p < 0.05$). Пик численности *T. longicornis* также стал отмечаться в последнее десятилетие значительно раньше, чем в период с 1981 по 2000 гг. (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$).

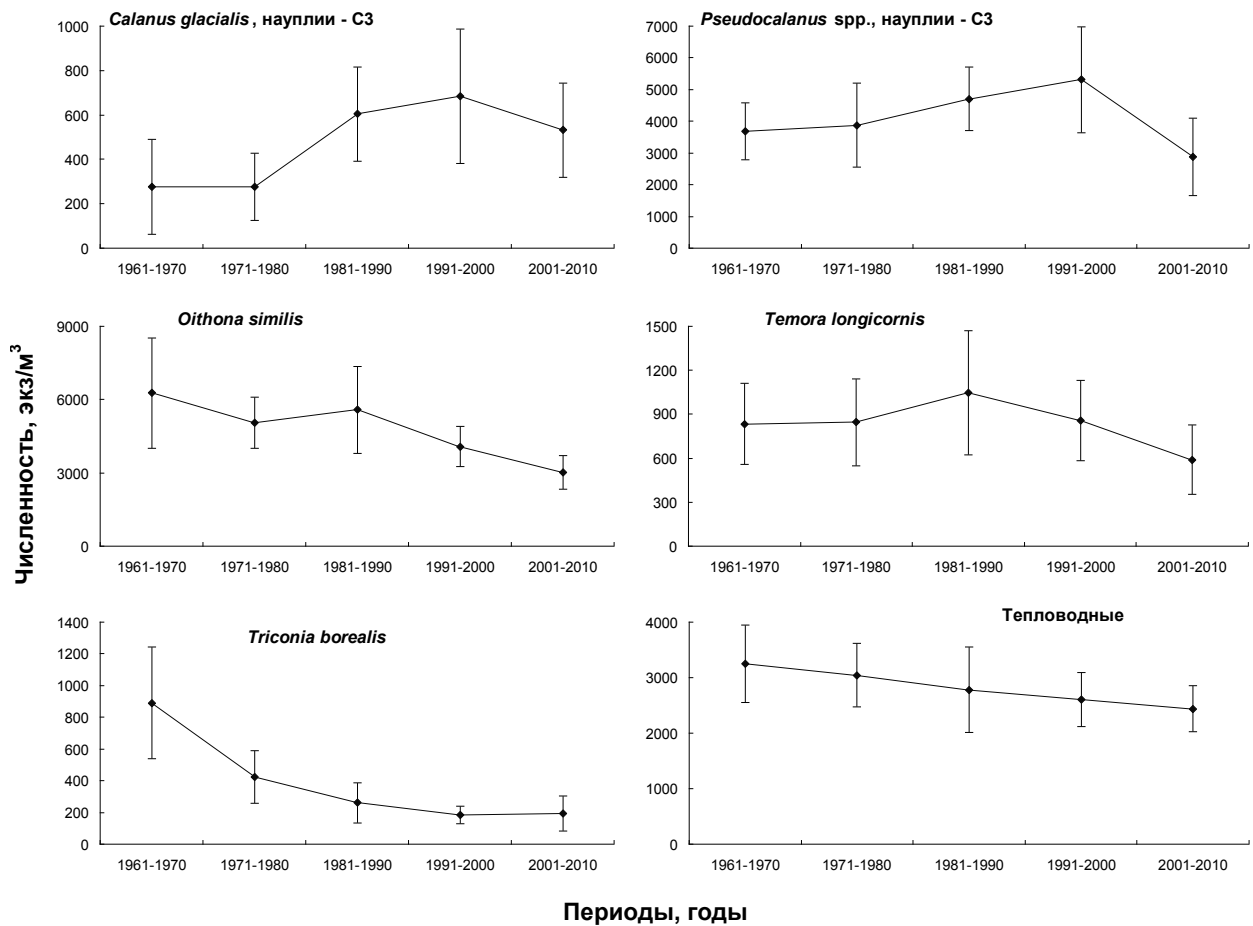


Рисунок 36. Средние десятилетние значения численности массовых видов зоопланктона и тепловодной группировки в слое 0 – 25 м. Приведены 95% доверительные интервалы для средних.

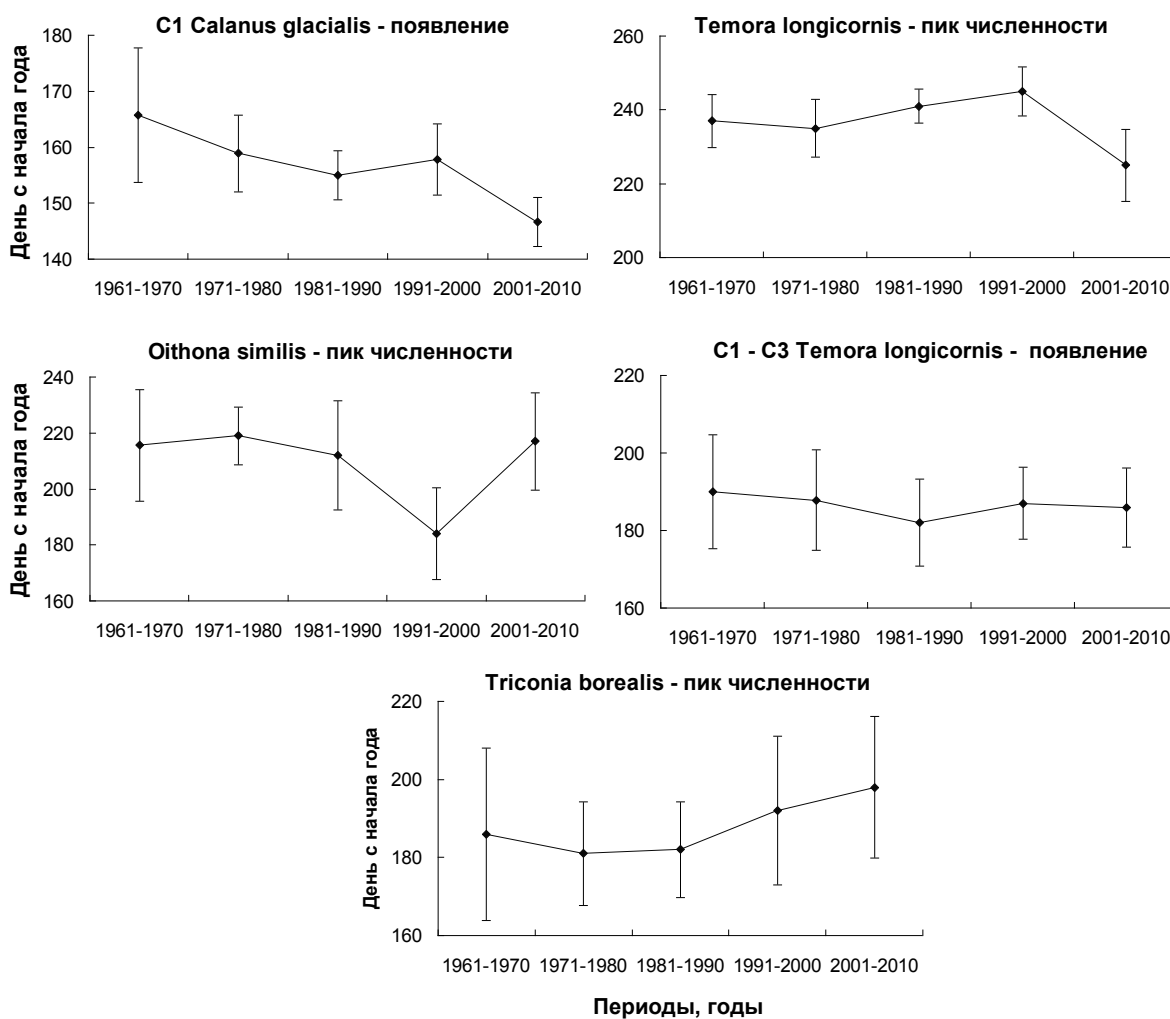


Рисунок 37. Средние десятилетние значения сроков фенологических событий в зоопланктоне (массовые виды и соотношение холодноводной и тепловодной группировок). Приведены 95% доверительные интервалы для средних.

Выше было показано наличие отрицательного тренда в многолетних изменениях сроков начала биологического лета (см. раздел 4.3, Рисунок 23). Анализ 10-летних средних показал, что разность средних значений этих сроков между периодами 1961 – 1970 и 2001 – 2010 гг. составила 11 дней. При этом смещение начала биологического лета происходило равномерно в течение всего периода наблюдений. Наибольшее смещение отмечено между 1980-ми и 2000-ми гг. (Рисунок 38, А): в период с 2001 по 2010 гг. смена холодноводной группировки тепловодной происходит достоверно раньше, чем в 1970 – 1980-е гг. (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Из-за большого разброса значений в 1960-е и 1990-е гг. средние значения в эти периоды не отличаются достоверно от других, однако общая тенденция сохранялась во все периоды. В то же время, сроки окончания биологического лета, также как и его продолжительность, не

изменились достоверно за период наблюдений (Рисунок 38, Б и В), что подтверждает результаты анализа исходных рядов (см. Рисунок 23).

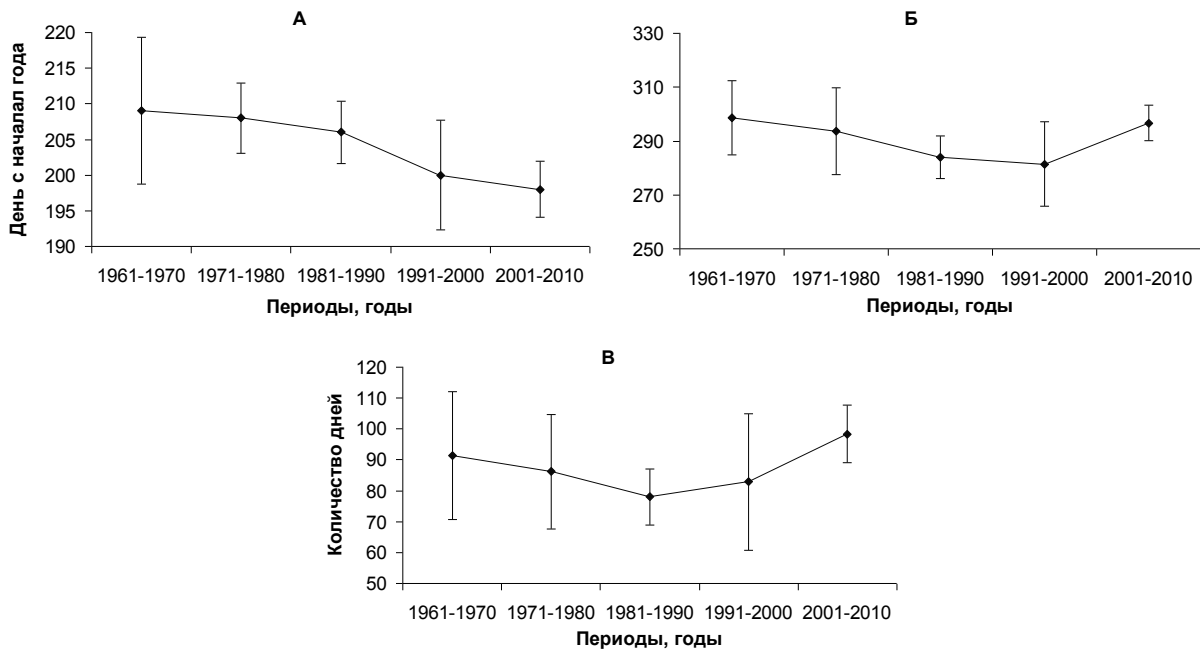


Рисунок 38. Сроки начала (А), окончания (Б) и продолжительность (В) биологического лета на станции Д1 – средние значения по 10-летним периодам. Приведены 95% доверительные интервалы для средних.

Результаты, представленные в данном разделе, в целом подтверждают то, что показал регрессионный анализ исходных рядов (см. раздел 4.3). Анализ средних 10-летних значений температуры воды, численности и фенологических индексов рассмотренных видов зоопланктона выявил, что в их многолетней динамике чаще встречаются отрицательные тенденции. Обнаружено также, что сдвиг на более раннее время сроков наступления гидрологического лета в верхнем 25-метровом слое произошел в начале 1970-х гг. Одновременно увеличилась продолжительность летнего периода. На более раннее время сместилось начало биологического лета, но не увеличилась его продолжительность. Кроме того, выявлено достоверное смещение на более раннее время сроков появления C1 *Calanus glacialis* и C1 – C3 *Temora longicornis*.

Глава 8. Многолетние изменения численности зоопланктона и фенологических индексов в связи с динамикой температуры воды

Связь межгодовых колебаний обилия зоопланктона и температуры воды. Резкие межгодовые колебания температуры воды и обилия зоопланктона в Белом море отмечались предыдущими исследователями как на станции Д-1 (Бабков, Прыгункова, 1974; Прыгункова, 1978, 1982а, 1985а, б, 1987б; Бабков, Кулаковский, 1995), так и в других районах моря (Перцова, Кособокова, 2002; Трошков, 2005). По нашим данным, амплитуда межгодовых колебаний суммарной численности зоопланктона и численности отдельных видов и групп в районе станции Д-1 в теплое время года (весной – летом) достигает порядков величин.

Наши исследования показали, однако, что достоверных корреляций между обилием планктонных животных и температурой воды очень мало. Самыми высокими оказались положительные корреляции численности тепловодного вида *Temora longicornis* и тепловодной группировки в целом с температурой воды в слое 10 – 25 м (Таблица 7, стр. 65). Это, вероятно, вызвано тем, что более глубокий прогрев благоприятствует распространению тепловодного зоопланктона в слой 10 – 25 м. Значения остальных достоверных коэффициентов не превышали 0.5 по модулю (Таблица 7). Важно отметить, что в связи со значительной длиной ряда наблюдений достоверны даже коэффициенты, равные 0.3, но эти связи крайне слабы и не могут свидетельствовать о каких-либо устойчивых закономерностях. Соотношение численностей холодноводной и тепловодной группировок, вопреки ожиданиям, также оказалось не связано с межгодовыми колебаниями температуры воды.

Вероятно, в данном случае важную роль играет не изменение температуры как таковой, а процессы, с которыми оно связано: в частности, интенсивность вертикального перемешивания. Последнее имеет большое значение для видов, совершающих вертикальные миграции: например, обилие самого массового холодноводного вида *Pseudocalanus* spp. в значительной степени зависит от вертикального градиента температуры в весенний период (Прыгункова, 1979). При одной и той же средней температуре в слое 0 – 25 м численность данного вида может сильно различаться из-за различий температурного градиента. Размножение и развитие многих тепловодных видов также в значительной степени зависит от обилия и качества пищи (Martynova et al., 2009; 2011). С этим, вероятно, связано отсутствие достоверных связей обилия большинства планктонных животных с температурой воды на уровне межгодовых колебаний.

Кроме того, температура и зоопланктон тесно связаны с океанической циркуляцией. Показано, в частности, что изменения температуры воды и состава планктонного сообщества в северо-восточной части Атлантики и у берегов Европы сопряжены с интенсификацией теплого прибрежного течения к западу от Британии (Holliday, Reid, 2001; Reid et al., 2003; Edwards et al.,

2009). Описанные выше изменения в среде связывали с Североатлантическими колебаниями (NAO), которые определяют, помимо температуры воды, силу вертикального перемешивания (Fromentin, Planque, 1996). Последнее является крайне важным для развития фитопланктона, и, соответственно, определяет обеспеченность зоопланктона пищей. Изучение динамики обилия копепод в Баренцевом море в теплые и холодные годы за период 1980-х – 1990-х гг. показало отсутствие прямой связи между обилием копепод и температурой воды (Tande et al., 2000). Однако исследование динамики биомассы зоопланктона и температуры воды за более длительный период (1950 – 1990-е гг.) в различных течениях южной части Баренцева моря показало довольно тесную положительную связь этих показателей (Тимофеев, 2001). Известно, что температура воды в Баренцевом море в значительной степени зависит от объема поступления теплых атлантических вод с юго-запада (Ottersen, Stenseth, 2001). Приток атлантических вод в 1978 – 1984 гг. положительно влиял также и на обилие зоопланктона в западной части Баренцева моря (Helle, Pennington, 1999). Поступление атлантических вод в Баренцево море положительно коррелирует с величиной индекса NAO (Ottersen, Stenseth, 2001). Температура воды практически во всех районах Баренцева моря тесно связана с этим индексом, причем наиболее сильные корреляции наблюдаются в Основной ветви Нордкапского течения (Тимофеев, 2001). В то же время, биомасса зоопланктона только в Нордкапском течении достоверно коррелирует с индексом NAO, несмотря на тесную связь биомассы во многих районах Баренцева моря с температурой, а последней – с индексом NAO.

Прямое влияние температуры на обилие долгоживущих видов не всегда можно проследить в связи со значительными возрастными изменениями оптимальных температур. В губе Чупа Белого моря такие изменения были показаны для долгоживущих холодноводных *Metridia longa*, *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. (Таблица 5, стр. 45). Развитие этих видов происходит в течение нескольких сезонов, соответственно изменяется и температура окружающей воды. В таких случаях следует рассматривать динамику численности различных стадий по отдельности. Именно так мы поступили в представленной работе.

Таким образом, прямую связь межгодовых колебаний температуры воды с динамикой обилия зоопланктона проследить очень трудно из-за наличия множества других биотических и абиотических факторов, а также по причине сложности (а у некоторых видов и продолжительности) жизненных циклов планктонных ракообразных в водоемах умеренных и высоких широт.

Существует ли связь между сроками сезонного прогрева воды и фенологическими событиями в планктоне? Наши исследования показали, что межгодовые изменения сроков фенологических событий в зоопланктоне устьевой части губы Чупа слабо связаны с изменением сроков прогрева водной толщи. Даже достоверные корреляции между ходом

весеннего прогрева воды и сроками появления молоди *Calanus glacialis* еще не указывают на тесную связь между этими переменными. Тем не менее, косвенным подтверждением этой связи является совпадение трендов в динамике сроков появления молоди калануса и сроков весеннего прогрева. Это означает наличие тенденции к более раннему появлению молоди *C. glacialis* в годы с ранним прогревом. На раннее развитие зоопланктона в годы с ранним прогревом весной указывали еще А.И. Бабков и Р.В. Прыгункова (1974), однако они не привели количественных оценок этих изменений. Ускорение развития *Calanus glacialis* до IV копепоидитной стадии в годы с ранним весенним прогревом и теплой весной отмечено в районе Великой Салмы (Перцова, Кособокова, 2010). Действительно, скорость развития копепоид, и *Calanus glacialis* в их числе, зависит от температуры воды. При температуре -1.2°C его развитие от яйца до 1-й копепоидитной стадии занимает 50 дней, а при $+3^{\circ}\text{C}$ – всего 30 дней (Corkett et al., 1984; McLaren et al., 1988; Daase et al., 2011). К сожалению, на основании собственных данных мы не можем однозначно продемонстрировать, что в годы с ранним прогревом размножение данного вида происходит раньше, так как оно приходится на то время года, когда наблюдения на Д1 велись нестабильно из-за сложных ледовых условий. Однако температура не единственный фактор, определяющий сроки размножения и развития *Calanus glacialis*. Исследования в Канадской Арктике показали, что успех раннего развития (доля ранних копепоидитных стадий в популяции) *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus* зависит не столько от температуры, сколько от обилия фитопланктона (Ringuette et al., 2002). Тем не менее, косвенное влияние температуры можно проследить и здесь. Ранний прогрев способствует раннему распалению льда, следовательно, раньше должно начинаться и весеннее цветение фитопланктона (Kahru et al., 2011), к тому же при таянии льда высвобождается ледовая флора, которую самки используют как источник энергии при размножении (Runge, Ingram, 1988; Niehoff et al., 2002). Известно также, что развитие фитопланктона после распаления льда, когда количество света в поверхностных слоях воды достаточно для фотосинтеза (наступает световое насыщение фотосинтеза), зависит от температуры воды (Киселев, 1980; Tilzer et al., 1986). Используя ледовую флору, особи калануса начинают нерест раньше основного пика обилия фитопланктона, поэтому появление питающихся стадий науплиев и копепоидов с большой долей вероятности совпадет с периодом обильного развития планктонных водорослей (Кособокова, 1993; Usov et al., 2013). Известно также, что скорость развития науплиев *C. glacialis* зависит не только от температуры, но и от обилия и качества доступной пищи (Daase et al., 2011). На вероятность такой связи указывает тот факт, что на станции Д1 тренд к увеличению численности молоди калануса совпал с тенденцией к более раннему началу весеннего прогрева. Таким образом, в весенний период два фактора - температура и обилие

фитопланктона и ледовой флоры – тесно связаны, и разделить их влияние на ранние стадии развития холодноводных видов, в частности *Calanus glacialis*, невозможно.

Как влияют на зоопланктон максимальные отклонения температуры воды и сроков сезонного прогрева от многолетней нормы? Проведенные нами исследования показали, что наиболее высокие и низкие значения численности планктонных организмов совпадают с отклонениями температуры воды от нормы лишь в единичных случаях, при этом роль, сравнимую по важности с температурой, играют, по всей видимости, и другие факторы среды. Так, молодь *Calanus glacialis* позже всего появилась в 1966 г., самом холодном за период наблюдений, кроме того, численность С1 этого вида в тот год была одной из самых низких за весь период наблюдений. Известно, что, помимо низких температур, в тот год имело место более глубокое и продолжительное, чем обычно, распреснение весной и в начале лета из-за аномально позднего таяния льда (Перцова, Сахарова, 1967, 1970; Русанова, Хлебович, 1967). Это было связано с тем, что в июне – июле 1966 г. из-за устойчивых восточных ветров наблюдался возврат льда в Кандалакшский залив. Аномальное распреснение явилось одной из основных причин позднего появления молоди калянуса. Второй причиной можно назвать задержку прогрева воды, что сказалось на скорости раннего развития *C. glacialis*. Действительно, как показали исследования Н.М. Перцовой и К.Н. Кособоковой (2010), поздний сход льда и низкая температура воды замедляют развитие калянуса. В районе Великой Салмы *Calanus glacialis* достигает IV копепоидитной стадии в годы с ранним весенним прогревом раньше, чем в годы с поздней весной (Перцова, Кособокова, 2010). Действительно, как было показано выше, скорость развития калянуса зависит от температуры воды. Однако самая высокая численность *C. glacialis* в Великой Салме в конце весны (конец июня), в отличие от станции Д-1, отмечена в год с холодной весной (поздним прогревом), а самая низкая – в год с теплой весной (ранним прогревом). Однако на станции Д-1, как было показано выше, тенденция к увеличению численности совпал, напротив, с многолетним смещением весеннего прогрева на более раннее время. По всей видимости, соотношение действующих факторов в разных местах различается.

Численность остальных рассмотренных видов и группировок на декадной станции не демонстрировала закономерных изменений в холодные и теплые годы. Фенологические индексы (сроки появления молоди и наступления пика численности) этих видов также не изменялись закономерно в годы с высокой и низкой температурой. Соотношение численностей холодноводной и тепловодной группировок также не было подвержено влиянию аномальных изменений температуры. Можно отметить только, что в холодный период 1960-х – начала 1970-х гг. значения соотношения и весной, и летом были ниже нормы, что указывает на относительно низкое обилие холодноводной группировки, по-видимому, связанное с низкой

численностью массовых холодноводных видов *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. в тот период. Однако низкие значения соотношения наблюдались и в годы с температурными условиями, близкими к норме. С другой стороны, в наиболее теплые годы не было отмечено преобладания тепловодной группировки. Даже в самое теплое лето за весь период наблюдений (1988 г.) значение отношения оставалось в пределах нормы. Таким образом, нам не удалось обнаружить закономерный отклик сообщества на резкие отклонения температуры воды от многолетней нормы.

Причиной отсутствия связей между отклонениями численности зоопланктона и температуры воды от нормы, возможно, является то, что высокие и низкие значения температуры воды либо не выходили за пределы оптимальных диапазонов для исследованных нами планктонных организмов, либо эти изменения были настолько непродолжительны, что не успевали вызвать заметные изменения в их популяциях. Можно предположить, что для конкретного планктонного организма важнее изменения внешних условий, продолжительность которых превышает продолжительность его жизненного цикла. В случае *Calanus glacialis* это 2 года (Прыгункова, 1974; Kosobokova, 1999), *Pseudocalanus* spp., *Triconia borealis*, *Oithona similis* и *Temora longicornis* завершают свой жизненный цикл за 1 год (Прыгункова, 1974). На основании изучения влияния Североатлантических колебаний (NAO) на зоопланктон было показано, что устойчивые изменения в сообществе способны вызвать длительные отклонения от многолетней нормы (Pershing et al., 2004). Переходы к длительным периодам с иными условиями среды получили название "климатические сдвиги".

В западной литературе под термином "климатический сдвиг" ("climatic shift", "climatic regime shift") понимают резкий сдвиг климатических параметров между двумя четко различающимися и устойчивыми в течение длительного времени состояниями (de Young et al., 2008). Иными словами, в результате сдвига устанавливается иной термический (соленостный и т.д.) режим. Так, низкие значения температуры воды после ее резкого падения в Северном море в конце 1970-х – начале 1980-х гг. сохранялись в течение нескольких лет, что вызвало устойчивое снижение обилия некоторых планктонных животных (Edwards et al., 2002). Обратный процесс, резкое повышение температуры воды, наблюдался там же в конце 1980-х гг., что положительно сказалось на обилии фитопланктона (Reid et al., 2001). По другим данным, теплый период начался уже в 1984 г. и сопровождался повышением обилия и видового разнообразия зоопланктона за счет появления более тепловодных видов (Beaugrand, Ibañez, 2004). Устойчивые во времени изменения структуры планктонных сообществ, связанные с климатическими сдвигами в регионе, наблюдались в конце 1980-х гг. также в южной части Японского моря и в Восточно-Китайском море (Zhang et al., 2007), у берегов Перу и Чили (Alheit, Niquen, 2004).

В начале 1970-х гг. в Белом море также имел место довольно резкий климатический сдвиг. Над морем было отмечено изменение циркуляции: преобладающий восточный перенос сменился западным, что повлекло за собой повышение температуры воздуха (Климат Карелии..., 2004; Белое море..., 2007). Есть мнение, что именно устойчивые восточные ветра были одной из основных причин аномальных условий в 1966 г. (Русанова, Хлебович, 1967). Одновременно с этими изменениями, за короткий период в начале 1970-х гг. на станции Д-1 на 17 дней увеличился летний период, причем произошло это за счет более раннего его начала. Однако среднелетняя температура воды при этом практически не изменялась в течение последних 50 лет. Иными словами, лето стало длиннее, но не стало теплее. Сроки весеннего прогрева до 3 и 4°C также сместились на более раннее время – на 9 и 19 дней, соответственно, это позволяет предположить существование тенденции к более раннему началу весны. Описанные изменения указывают на то, что в районе наблюдений имела место смена одного устойчивого термического режима другим (по критериям, приведенным в работе Weijerman et al., 2005).

Молодь *Calanus glacialis* быстрее отреагировала на изменения сроков прогрева – ее численность резко возросла сразу после смены термического режима в начале 1970-х гг. Такой рост численности может быть связан с описанной выше положительной зависимостью раннего развития вида от абсолютных значений температуры и динамики прогрева воды.

Особенности многолетней динамики обилия и фенологии холодноводного *C. glacialis* в Белом море можно объяснить и уникальностью данного местообитания. Значительные изменения температуры воды в течение года и постоянное наличие слоя с отрицательными температурами на глубинах моря являются гарантией того, что данный вид в любом случае сможет найти в Белом море условия, оптимальные для своего существования (Перцова, Кособокова, 2010). Довольно широкий диапазон оптимальных температур молоди *C. glacialis* в Белом море также способствует успешной реализации этим видом своего жизненного цикла в условиях беломорского климата (Перцова, Кособокова, 2010).

До начала 2000-х гг. нами также обнаружен положительный тренд в динамике численности *Pseudocalanus* spp. (см. Рисунки 17 и 35). Следует отметить, что с середины 1970-х гг. увеличилась глубина прогрева водной толщи весной, что также могло положительно сказаться на численности молоди *Pseudocalanus* spp.. Р.В. Прыгункова (1979) показала, что поздней весной численность *Pseudocalanus* spp. в верхнем 25-метровом слое положительно связана с изменениями температуры этого слоя.

Наши исследования показали, что общие тренды многолетних изменений сроков начала биологического и гидрологического лета совпадают (см. раздел 4.3). Однако смещение начала биологического лета в исследованный период происходило более равномерно, чем изменение

сроков начала гидрологического лета (Рисунок 39). Это может указывать на кумулятивный характер влияния абиотического фактора: на планктон влияют изменения, масштаб которых превышает 10 лет. Даже изменение тренда в динамике сроков начала гидрологического лета в 1980-е гг. не повлияло на тенденции в динамике сроков лета биологического.

Помимо сдвигов фенологических сроков нами отмечено резкое изменение вертикального распределения холодноводной группировки в весенний период: в начале 1980 гг. ядро холодноводной группировки сместилось из слоя 10 – 25 м в верхний 10-метровый горизонт (Рисунок 14, А). Это могло быть связано со сменой доминирующих форм: с резким снижением численности *Triconia borealis*, населяющей в основном слой 10 – 25 м, и ростом численности молоди *C. glacialis*, тяготеющей весной в своем распределении к верхнему 10-метровому слою (Рисунок 17). В свою очередь, в качестве одной из причин резкого снижения численности *Triconia borealis* можно назвать увеличение глубины весеннего прогрева со второй половины 1970-х гг. (Рисунок 11). Вероятно, это привело к смещению популяции данного вида в более глубокие горизонты.

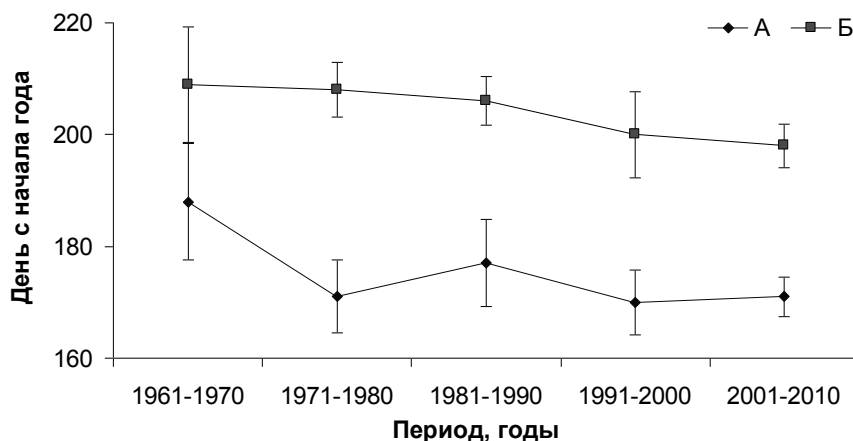


Рисунок 39. Изменение сроков начала гидрологического лета (А) и биологического лета (Б). Приведены средние 10-летние значения и 95% доверительные интервалы для средних.

Численность летних видов летом (холодноводной *Triconia borealis*, видов тепловодной группировки и эврибионта *Oithona similis*) демонстрировала тенденцию к снижению на станции Д1 в течение практически всего периода наблюдений (см. Рисунки 17 и 35). Особенно сильно этот тренд был выражен в динамике обилия *T. borealis* и *O. similis*. Напротив, резкое увеличение обилия *O. similis* было отмечено в прибрежной зоне Северного моря в 1997 г. (Martens et al., 2008), что совпало по времени с затоком теплых океанических вод в Северное море (Reid et al., 2001). В Балтийском море обнаружена зависимость обилия *O. similis* от солености, понижение

которой негативно сказывается на обилии рачка (Alheit et al., 2005). Причины долговременного снижения обилия *Triconia borealis* пока остаются неясными – наши данные не позволяют их выявить, а в литературе практически нет сведений о многолетних изменениях обилия этого вида.

Остается заключить, что изменение термического режима в начале 1970-х гг., связанное со сдвигом на более раннее время летнего периода и более ранним весенним прогревом (прогрев слоя 0 – 25 м до 3 и 4°C), существенно повлияло только на весенние холодноводные виды, в частности на *Calanus glacialis*. Для таких видов изменения температуры в весенний период крайне важны, так как совпадают по времени с их размножением и ранним развитием. Изменение сроков прогрева привело к сдвигу на более раннее время сроков появления молоди *C. glacialis*. Увеличение продолжительности летнего периода без изменения средней температуры летом не повлияло существенно на тепловодных животных. Увеличение глубины прогрева в весенний период привело к уходу на глубину *Triconia borealis* и увеличению численности *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp.

Квазициклические колебания. Анализ периодических процессов в районе наших исследований показал, что в динамике температуры воды и обилия зоопланктона цикличность выражена слабо (из 9 изученных рядов только 3 содержали компоненты, вклад которых в общее варьирование достоверно отличался от нуля). При этом 2 из трех достоверных квазициклических компонент имеют длину периода более 10 лет.

Следует отметить условность использования термина "циклический" по отношению к долгопериодным колебаниям. Было показано, что для надежного определения продолжительность цикла не должна превышать 1/6 общей длины ряда (Гренджер, Хатанака, 1972, цит. по: Горбенко, Крышев, 1985). Следовательно, вывод о цикличности колебаний с длиной периода более 10 лет требует гораздо большей продолжительности наблюдений, и любые выводы о цикличности таких колебаний нужно делать с осторожностью.

В динамике температуры воды на станции Д-1 вклад ни одной выявленной квазициклической компоненты не отличался достоверно от нуля, максимальная объясненная доля вариации (28%) пришлась на 3-летние колебания летней температуры воды. При этом вклад короткопериодной (3 года) и долгопериодной (15 лет) цикличности в динамику весенней и летней температуры различался незначительно (от 23 до 28% вариации). Достоверность 15-летних колебаний пока трудно проверить, так как за время наблюдений прошло меньше 6 полных периодов колебаний. О существовании же 3-летней цикличности в динамике температуры воды можно говорить с уверенностью. До настоящего времени для района наблюдений такая цикличность не описана, хотя выделялись в основном короткопериодные колебания. А.И. Бабковым и Р.В. Прыгунковой на основании анализа 14-летнего ряда было

отмечено, что теплые годы в губе Чупа Белого моря появляются с 5- – 6-летней периодичностью (Бабков, Прыгункова, 1974). Похожая периодичность была выявлена в динамике обилия зоопланктона (Прыгункова, 1975). Однако длина ряда, использованного в работах коллег, не позволяет говорить о долговременной устойчивости описанных ими колебаний, так как они составляли почти половину ряда наблюдений, имевшегося на тот момент. Согласно анализу 50-летнего ряда температуры воды, в появлении теплых и холодных лет не существует четкой периодичности.

Относительно короткопериодные колебания с периодами 2 – 7 лет ранее были выявлены в динамике поверхностной температуры в районе Гридино, в 65 км от района исследований (Белое море..., 2007). 4-х – 5-летние колебания характерны для температуры и солености, осредненных по всей акватории Белого моря, а также для количества осадков и объема речного стока по Северной Карелии и Кольскому полуострову (Климат Карелии..., 2004). В последних двух монографиях анализировали ряды длиной более 20 лет. В Баренцевом море выявлены колебания температуры воды с длиной периода 2 – 3 года (Бочков, Терещенко, 1994). 3-летние колебания характерны для динамики западной составляющей атмосферного переноса ("westerly weather") в Северной Атлантике (Colebrook, 1978, 1986).

В динамике численности планктонных животных на станции Д-1 отмечены три типа колебаний: продолжительные с длиной периода, превышающей длину ряда наблюдений (основные тренды), продолжительные с длиной периода 10 – 15 лет и короткопериодные с длиной периода 3 – 5 лет. Причем каких-либо закономерных различий в характере варьирования между разными группами животных не обнаружено. Так, в динамике и холодноводной, и тепловодной группировок выявлена 13- – 15-летняя цикличность. Короткопериодные колебания характерны для всех групп животных: холодноводных (*Pseudocalanus* spp.), эврибионта (*Oithona similis*) и тепловодных (*Temora longicornis*). При этом достоверны в основном долгопериодные колебания (3 компоненты из 4-х достоверных имеют длину периода более 10 лет).

На данном этапе исследований нельзя говорить о связи квазициклических колебаний обилия планктонных животных с колебаниями температуры воды, поскольку вклады всех квазициклических компонент в варьирование последней недостоверны. Следовательно, любые, даже достоверные, корреляции между ними и компонентами динамики численности планктонных животных не будут надежным свидетельством связи этих переменных.

В других регионах и на других временных отрезках большое значение для зоопланктона имеют короткопериодные колебания факторов среды. Так, в Северо-Восточной Атлантике в период с 1948 по 1975 гг. была выявлена отрицательная корреляция между 3-летними составляющими в динамике обилия зоопланктона, западного переноса ("westerly weather") и

поверхностной температуры воды (Colebrook, 1978, 1986). В то же время, анализ более продолжительного ряда (1958 – 1999 гг.) в Северной Атлантике показал преобладание многолетнего тренда (с длиной периода колебаний, значительно превышающей длину ряда) и долгопериодных колебаний (14 – 15 лет) (Beaugrand, Reid, 2003). При этом достоверные корреляции между динамикой численности планктонных животных и температурой воды были выявлены на уровне менее значимых 9-летних циклов. Немногочисленные исследования, посвященные циклическим изменениям в планктоне, указывают на то, что набор циклических компонент в динамике обилия планктонных организмов и их связь с внешними факторами сильно различаются в разных регионах планеты (Colebrook, 1978, 1986; Radach, 1984; Conversi, Nameed, 1998; Kovalev, Piontkovski, 1998).

Представляет интерес возможность экстраполяции результатов, полученных на станции Д-1 на соседние районы Белого моря. Известно, что пространственный аспект динамики коррелирует с временным: процессы, охватывающие большие пространства, как правило, имеют более длительные периоды колебаний (Smauda, 1998). Следовательно, долговременные колебания различных параметров на станции Д-1 могут дать представление об изменениях той же периодичности в прилегающих районах моря. Кроме того, было показано, что t/S -структура водной толщи в устьевой части губы Чупа, где проводится мониторинг, соответствует прибрежной зоне открытого моря (Howland et al., 1999). Еще Р.В. Прыгункова показала, что по обилию тех или иных массовых видов на станции Д-1 можно судить об особенностях их распределения по акватории Кандалакшского залива, а именно, в каких районах следует ожидать их массовое развитие (Прыгункова, 1977). Географические особенности района станции Д-1 и продолжительность мониторинга позволяют, таким образом, с большой долей вероятности экстраполировать закономерности долгопериодных колебаний как биологических, так и абиотических переменных на прилегающие прибрежные районы Белого моря.

Заключение

В районе губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря сосуществуют две группировки планктонных организмов, различающихся по своему отношению к температуре воды: холодноводная и тепловодная. Наиболее ярко их температурные предпочтения проявляются в сезонной динамике их численности и вертикального распределения. В течение года, по мере прогрева водной толщи, в районе исследований прослеживается смена холодноводной группировки тепловодной. Существует и пространственное разобщение этих двух группировок по вертикали. Холодноводные виды уходят на глубину по мере прогрева водной толщи в летний период, а их место у поверхности занимают тепловодные виды, размножение которых начинается с началом летнего прогрева водной толщи. Одним из факторов, управляющих сезонной динамикой зоопланктона, является температура воды, для которой в районе наших исследований характерна четкая годовая цикличность и хорошо выраженные вертикальные градиенты.

Температура воды в районе исследований демонстрирует значительные межгодовые изменения. Весной минимальные значения составляли всего 30% от среднего многолетнего, а максимальные - 180%, летом – 70 и 120%, соответственно. В широких временных рамках изменяются сроки прогрева водной толщи: момент перехода через 3°C смещается в пределах 40 дней, а переход через 5°C (начало лета) – в пределах 70 дней. В этих условиях последовательность смены видов зоопланктона в течение годового цикла устойчива от года к году, но хронология сезонных процессов и амплитуда изменений численности планктонных животных варьируют в широких пределах. Так, временные рамки составляют 50 дней для сроков появления C1 *Calanus glacialis* и 70 дней для сроков появления молоди *Temora longicornis*, а пик суммарной численности *Triconia borealis* смещается в пределах 120 дней! Межгодовые изменения обилия зоопланктона могут достигать в некоторые годы порядков величин, и такие колебания отмечены в динамике численности всех исследованных видов. При этом межгодовые колебания численности большинства организмов зоопланктона не связаны, по крайней мере, напрямую, с динамикой температуры. Положительную связь демонстрирует лишь тепловодный вид *Temora longicornis*. Даже максимальные и минимальные значения температуры воды и резкие отклонения сроков сезонного прогрева от нормы не имеют для зоопланктона существенного значения. Резкое же снижение численности молоди *Calanus glacialis* и смещение на позднее время сроков его развития в аномально холодном 1966 г. главной причиной имело аномальное снижение солености верхних слоев воды, где происходит размножение и раннее развитие этого вида. Однако даже после столь значительных изменений в среде, как в 1966 г., восстановление численности вида произошло уже к следующему году.

Вероятно, причина слабых связей, описанных выше, кроется в кратковременности отклонений температуры воды и сроков ее прогрева от многолетней нормы, тогда как для устойчивых изменений в сообществе отклонения в среде должны быть не только значительными, но и достаточно продолжительными. Популяции массовых видов Copepoda, как и зоопланктон Белого моря в целом, таким образом, устойчивы к кратковременным аномальным отклонениям температуры воды от многолетней нормы.

В начале 1970-х гг. в районе наших наблюдений имела место смена термического режима – в это время начало летнего периода сместилось на более раннее время на 17 дней, а продолжительность его увеличилась за счет его раннего начала. Одновременно увеличилась глубина прогрева водной толщи весной. В течение 50 лет наблюдений сроки появления молоди весеннего холодноводного вида *Calanus glacialis* сместились на более раннее время, а также выросла его численность. Этому в значительной степени способствовал ранний весенний прогрев водной толщи и его большая глубина. Вероятно, это относится и к холодноводному роду *Pseudocalanus*, численность которого также росла в течение периода наблюдений. К тому же сроки раннего развития последнего близки к таковым *C. glacialis*. В то же время, увеличение продолжительности летнего периода не благоприятствовало тепловодной группировке, численность которой демонстрировала отрицательный тренд в течение всех 50 лет исследований. Важную роль сыграл, вероятно, тот факт, что за это время не изменилась средняя температура летнего периода – лето стало длиннее, но не стало теплее. Тенденция к более раннему началу гидрологического лета совпала с таким же трендом в динамике сроков начала биологического лета. Однако связь этих сроков проявляется лишь на уровне многолетних трендов. По всей видимости, планктон в районе исследований реагирует не на резкие межгодовые изменения сроков прогрева, а на направленное многолетнее смещение средних значений.

Анализ периодических процессов в районе исследований показал, что цикличность слабо выражена в динамике температуры воды, в которой не выявлено ни одной компоненты со вкладом в общее варьирование, достоверно отличающимся от нуля. Из 9 изученных рядов численности планктонных животных только 3 содержали компоненты, вклад которых в общее варьирование достоверно отличался от нуля. Из этих трех компонент две имеют длину периода более 10 лет: в динамике численности холодноводной группировки (15 лет), и *Triconia borealis* (Осн. тренд).

В сложной природной системе, какой является прибрежная, относительно мелководная зона моря, нельзя выделить какой-либо один фактор как наиболее важный для жизнедеятельности планктона. Температура воды, несомненно, является одним из основных параметров среды среди сложного набора факторов, определяющих сезонный цикл развития

зоопланктона в прибрежной зоне Белого моря. Однако на уровне многолетних изменений ее вклад в совместное влияние различных факторов, как показали наши результаты, оказывается не так велик.

Выводы

1. Для температуры воды в прибрежье Кандалакшского залива характерны значительные сезонные изменения (в среднем от -0.9°C зимой до 13.2°C летом в слое 0 – 10 м) и резкие вертикальные градиенты (летом разность температур между верхним и придонным слоем достигает 11°C). Это способствует разобщению холодноводной и тепловодной группировок зоопланктона как во времени (в течение года, по мере прогрева водной толщи), так и в пространстве (по вертикали, в связи с более сильным прогревом верхних слоев воды). Благодаря этому, холодноводная и тепловодная группировки планктонных животных могут сосуществовать в районе исследований, несмотря на различия их температурных предпочтений ($2.4 - 4.2^{\circ}\text{C}$ для первой и $8.1 - 11.9^{\circ}\text{C}$ для второй, соответственно).
2. Численность холодноводной и тепловодной группировок и популяций массовых видов *Soropoda* в исследованном районе устойчива к межгодовым колебаниям средних значений температуры воды (весенних и летних). Устойчива она также к кратковременным аномальным ее отклонениям от среднемноголетнего значения, которые достигали в прибрежье Кандалакшского залива 80% величины среднемноголетнего весной (1992 г., теплая весна) и 30% летом (1966 г., холодное лето).
3. Сроки раннего развития *Calanus glacialis* в районе исследований зависят от сроков весеннего прогрева водной толщи: чем быстрее происходит прогрев, тем раньше появляются 1-е копеподитные стадии этого вида. На это указывают положительные корреляции сроков появления молоди данного вида и весеннего прогрева в слое 0 – 25 м, а также совпадение многолетних трендов в динамике этих переменных.
4. Сроки появления молоди и сезонного пика численности массовых видов зоопланктона, размножающихся и развивающихся в летний период (*Triconia borealis*, *Oithona similis* и *Temora longicornis*), в прибрежье Кандалакшского залива слабо связаны с межгодовыми изменениями сроков прогрева ($r < 0.4$).
5. Цикличность в динамике температуры воды в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря выражена слабо – не выявлено ни одной квазициклической компоненты, вклад которой в общее варьирование температуры достоверен.
6. Цикличность слабо выражена и в динамике численности массовых планктонных животных. Достоверные квазициклические компоненты обнаружены только в динамике численности *Triconia borealis*, *Oithona similis* и суммарной численности холодноводной группировки. При

этом наибольшая доля варьирования приходилась на компоненты динамики с длиной периода более 10 лет.

7. Температура воды является одним из основных параметров среды, определяющих сезонный цикл развития зоопланктона в прибрежной зоне Белого моря. Однако на уровне многолетних изменений ее вклад в совместное влияние различных факторов не так велик, как на уровне сезонной динамики.

Список использованных терминов

В работе приведенные ниже термины будут использоваться в указанном значении:

Биологическое лето – период года, когда тепловодная группировка доминирует в планктоне (соотношение < 1).

Гидрологические сезоны – периоды года, характеризующиеся определенными температурными условиями в слое 0–25 м. В работе принята следующая периодизация. Зима – период года с температурами ниже 0°C. Весна – промежуток времени от перехода температуры через 0°C до 5°C. Лето – период с температурами выше 5°C. Осенью температура снижается от 5°C до 0°C. Принципы выделения – см. раздел 2.4.

Главный тренд – квазициклическая компонента динамики переменной с максимальной длиной периода колебаний.

Квазициклические колебания – многолетние колебания с неустойчивой во времени длиной периода.

Норма, многолетняя норма – условные границы, в которых заключены значения анализируемой переменной в пределах от половины максимального отрицательного до половины максимального положительного отклонения от среднемноголетнего значения (см. раздел 2.7).

Онтогенетические миграции – периодические изменение глубины обитания в течение жизненного цикла (на разных стадиях развития).

Оптимальная температура – значение температуры, при котором обилие соответствующего вида или стадии его развития (для Copepoda) максимально.

Основной тренд – см **Главный тренд**.

Отклонение от нормы – значение переменной, выходящее за пределы условной границы, соответствующей половине модуля максимального отклонения температуры или обилия зоопланктона от среднемноголетнего значения; можно выделить положительные и отрицательные отклонения (высокие и низкие значения переменной).

Популяция – совокупность особей одного вида, встречающихся в районе исследований.

Сообщество зоопланктона – совокупность популяций планктонных животных, населяющих водную толщу в районе исследований в определенное время года.

Средний год – условный год с сезонной динамикой гидрологических и биологических показателей, выявленной на основании осреднения многолетних данных.

Численность – количество организмов в единице объема воды, экз/м³.

Фенологические индексы – сроки различных событий в сезонной динамике численности зоопланктона: сроки появления в пелагиали младших стадий развития планктонных

животных, сроки наступления сезонного максимума численности вида или определенной стадии его развития.

N, C1 – C6 – науплии и копеподитные стадии веслоногих ракообразных.

Список использованной литературы

1. Бабков, А. И. Изменчивость гидрологического режима губы Чупа Белого моря / А. И. Бабков // Морфология, систематика и эволюция животных. – Л., 1978. – С. 44.
2. Бабков, А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря / А. И. Бабков // Исследования фауны морей. – 1982. – Т. 27 (35). – С. 3–16.
3. Бабков, А. И. О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря) / А. И. Бабков // Исследования фауны морей. – 1985. – Т. 31 (39). – С. 84–88.
4. Бабков, И. А. Межгодовая изменчивость температуры воды Чупинской губы Кандалакшского залива / А. И. Бабков, Э. Е. Кулаковский // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Санкт-Петербург, 1995. Тез. докл. – СПб., 1995. – С. 40–41.
5. Бабков, А. И. Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря / А. И. Бабков, Р. В. Прыгункова // Конференция: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Ленинград, 18 – 21 ноября 1974. Тез. докл. – 1974. – С. 99–100.
6. Бабков, А. И. Сравнительная характеристика распределения зоопланктона и гидрологических условий по акватории Сонострова и в губе Чупа Кандалакшского залива / А. И. Бабков, Р. В. Прыгункова, И. П. Кутчева // Исследования фауны морей. – Л., 1988. – Т. 39 (47). – С. 50–64.
7. Бабков, А. И. О динамике температуры воды и численности калянуса в Белом море / А. И. Бабков, Р. В. Прыгункова // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб., 1997. – С. 5–6.
8. Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / редкол.: Н. Н. Филатов, Ф. Ю. Тержевик. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. – 335 с.
9. Богоров, В. Г. Биологические сезоны полярного моря / В. Г. Богоров // Доклады АН СССР. – 1938. – Т. 19, № 8. – С. 639–642.
10. Богоров, В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов / В. Г. Богоров // Зоологический журнал – 1939. – Т. 18, № 5. – С. 735–747.
11. Богоров, В. Г. Планктон мирового океана / В. Г. Богоров. – М.: Изд-во "Наука", 1974. – 318 с.
12. Бойцов, В. Д. Сезонная изменчивость основных гидрометеорологических параметров / В. Д. Бойцов // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья

- Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 9–16.
13. Бойцов, В. Д. Климатические границы водных масс Баренцева моря / В. Д. Бойцов // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. – С. 5–22.
 14. Бойцов, В. Д. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование / В. Д. Бойцов. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – 292 с.
 15. Бойцов, В. Д. Влияние гидрометеорологических факторов на закономерности многолетних изменений численности эвфаузиид южной части Баренцева моря / В. Д. Бойцов, С. С. Дробышева // Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. – Мурманск, 1987. – С. 112–126.
 16. Бочков, Ю. А. Межгодовые колебания температуры воды / Ю. А. Бочков, В. В. Терещенко // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 16–22.
 17. Вагнер, Н. П. О беспозвоночных Белого моря / Н. П. Вагнер // Труды СПб Общества естествоиспытателей. – 1885. – Т. 16, вып. 2. – С. 62–64.
 18. Виркетис, М. А. Зоопланктон Белого моря / М. А. Виркетис // Исследования морей СССР. – 1926. – Вып. 3. – С. 1–46.
 19. Виркетис, М. А. К вопросу о распределении зоопланктона в горле Белого моря / М. А. Виркетис // Труды Института по изучению Севера. – 1929. – Вып. 40. – С. 305–328.
 20. Виркетис, М. А. Опыт сравнения уловистости планктонных сетей из различных номеров газа / М. А. Виркетис // Труды Государственного гидрологического института. – 1939. – Вып. 8. – С. 282–284.
 21. Воронков, П. П. Сезонные изменения биомассы планктона и физико-химических условий среды северо-восточной части Кандалакшского залива Белого моря / П. П. Воронков, Г. В. Кречман // Труды Государственного гидрологического института. – 1939. – Вып. 8. – С. 119–141.
 22. Герасимова, О. В. Условия питания и особенности трофических связей промысловых рыб Белого моря / О. В. Герасимова, С. Г. Подражанская // Биотопические особенности распределения промысловых и кормовых морских животных. – М., 1991. – С. 116–125.

23. Горбенко, Ю. А. Статистический анализ динамики морской экосистемы микроорганизмов / Ю. А. Горбенко, И. И. Крышев. – Киев: Наукова Думка, 1985. – 144 с.
24. Гренджер, К. Спектральный анализ временных рядов в экономике / К. Гренджер, М. Хатанака – М., 1972. – 312 с.
25. Денисенко, С. Г. Некоторые результаты анализа многолетней изменчивости температуры воды в Баренцевом море применительно к гидробиологическим исследованиям / С. Г. Денисенко // Международная конференция: Экологический мониторинг морей Западной Арктики (от концепции к практике). Россия, Мурманск, 23 – 25 октября 1997. Тез. докл. – Мурманск, 1997. – С. 27–30.
26. Дерюгин, К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования / К. М. Дерюгин // Исследования морей СССР. – 1928. – Вып. 7–8. – 511 с.
27. Дробышева, С. С. Гидробиологические исследования ПИНРО в Северной Атлантике / Дробышева С. С. // Комплексные рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне: итоги и перспективы. – Мурманск, 1991. – С. 80–87.
28. Дробышева, С. С. Состав и сезонное формирование планктонных комплексов / С. С. Дробышева, В. Н. Нестерова // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 82–84.
29. Дробышева, С. С. Долгопериодные изменения популяционных характеристик *Calanus finmarchicus* атлантических вод Баренцева моря на примере разреза "Кольский меридиан" / С. С. Дробышева, В. Н. Нестерова // Международный симпозиум: 100 лет океанографических наблюдений на разрезе "Кольский меридиан" в Баренцевом море. Россия, Мурманск, 2005. Материалы. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. – С. 77–84.
30. Зенкевич, Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря / Л. А. Зенкевич. – М., 1947. – 558 с.
31. Зиланов, В. К. Климатические изменения гидрометеорологических процессов в Баренцевом море и их биологические последствия / В. К. Зиланов, Г. И. Лука // Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. – Мурманск, 1987. – С. 3–9.
32. Зубаха, М. А. Температурные оптимумы и комплексы видов беломорского зоопланктона / М. А. Зубаха, И. П. Кутчева // VIII Региональная конференция: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого

- моря. Россия, Беломорск, 16 – 18 апреля 2001. Тез. докл. – Архангельск, 2001. – С. 77–78.
33. Зубаха, М. А. Температурные оптимумы массовых видов зоопланктона Белого моря / М. А. Зубаха, Н. В. Усов // Биология моря. – 2004. – Т. 30, № 5. – С. 347–351.
 34. Иванова, С. С. Зоопланктон губы Чупа / С. С. Иванова // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 2. – С. 17–31.
 35. Ильин, Г. В. Гидрологическая характеристика водных масс прибрежной зоны Восточного Мурмана / Г. В. Ильин, Ю. Р. Налбандов, Т. Н. Савинова // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. – Апатиты, 1978. – С. 3–13.
 36. Ильяш, Л. В. Фитопланктон Белого моря / Л. В. Ильяш, Л. С. Житина, В. Д. Федоров. – М., 2003. – 168 с.
 37. Инструкция по сбору и обработке планктона. – М.: Изд-во ВНИРО, 1971. – 82 с.
 38. Камшилов, М. М. Зимний зоопланктон Белого моря / М. М. Камшилов // Доклады АН СССР. – 1952. – Т. 85, N 6. – С. 1403–1406.
 39. Камшилов, М. М. Некоторые новые данные о зоопланктоне Белого моря / М. М. Камшилов // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л., 1957. – Вып. 1. – С. 305–314.
 40. Карамушко, О. В. Количественная характеристика питания и пищевые отношения рыб / О. В. Карамушко // Закономерности формирования сырьевых ресурсов прибрежья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 97–111.
 41. Карсаков, А. Л. Океанографические исследования на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море за период 1900-2008 гг. / А. Л. Карсаков. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2009. – 139 с.
 42. Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2 / И. А. Киселев. – Л.: Наука, 1980. – 440 с.
 43. Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 2004. – 224 с.
 44. Книпович, Н. М. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Т. 1 / Н. М. Книпович. – СПб., 1902. – 605 с.
 45. Кос, М. С. Сезонные изменения в составе, структуре и распределение зоопланктона залива Посъет (Японское море) / М. С. Кос // Исследование фауны морей. – 1977. – Т. 19 (27). – С. 29–55.

46. Кособокова, К. Н. Возрастные и сезонные изменения биохимического состава веслоногого рачка *Calanus glacialis* Jaschnov в связи с особенностями его жизненного цикла в Белом море / К. Н. Кособокова // Океанология. – 1990. – Т. 30, вып. 1. – С. 138–146.
47. Кособокова, К. Н. Размножение и плодовитость беломорской копеподы *Calanus glacialis* в экспериментальных условиях / К. Н. Кособокова // Океанология. – 1993. – Т. 33, № 3. – С. 392–396.
48. Кособокова, К. Н. Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений над развитием генеративной системы) / К. Н. Кособокова // Океанология. – 1998. – Т. 38, № 3. – С. 387–396.
49. Кособокова, К. Н. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы / К. Н. Кособокова, Н. М. Перцова // Океанология. – 2005. – Т. 45, № 6. – С. 866–878.
50. Кособокова, К. Н. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология / К. Н. Кособокова, Н. М. Перцова // Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Ред. А. П. Лисицын. Т. II. – М.: Научный мир, 2012. – С. 640–674.
51. Кособокова, К. Н. Ранневесенний зоопланктон подо льдом губы Чупа (Белое море), 2002 г. / К. Н. Кособокова, Т. Н. Ратькова, А. Ф. Сажин // Океанология. – 2003. – Т. 43, № 5. – С. 734–743.
52. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: «Высшая школа», 1990. – 352 с.
53. Линко, А. К. Наблюдения над медузами Белого моря / А. К. Линко // Труды СПб Общества естествоиспытателей. – 1900. – Т. 29, вып. 4. – С. 137–149.
54. Линко, А. К. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцева моря. (Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана) / А. К. Линко. – СПб.: Русская Скоропечатня, 1907. – 224 с.
55. Лисицын, А. П. Маргинальные фильтры и биофильтры Мирового океана / А. П. Лисицын // Океанология на старте XXI века / Отв. ред. А. Л. Верещака. – М.: Наука, 2008. – С. 159–224.
56. Лука, Г. И. Морские рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне / Г. И. Лука // Комплексные рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне: итоги и перспективы. – Мурманск, 1991. – С. 11–24.
57. Максимова, М. П. Ионный и органический сток и соотношение главных ионов в реках Карельского побережья Белого моря / М. П. Максимова // Исследования фауны морей. – 1967. – Т. 7 (15). – С. 9–14.

58. Мантейфель, Б. П. Планктон и сельдь в Баренцовом море / Б. П. Мантейфель // Труды ПИНРО. – 1941. – Вып. 7. – С. 125–218.
59. Мельников, И. А. Структура прибрежной экосистемы льда в зоне взаимодействия река-море / И. А. Мельников, С. Н. Дикарев, В. Г. Егоров, Е. Г. Колосова, Л. С. Житина // Океанология. – 2005. – Т.45, №4. – С. 542–550.
60. Меньшенина, Л. Л. Сезонная динамика массовых веслоногих ракообразных в заливе Адмиралтейства (о-в Кинг-Джордж, Южные Шетландские острова) / Л. Л. Меньшенина // Антарктика. – 1995. – Вып. 33. – С. 107–121.
61. Мидттун, Л. Климатические изменения в Баренцовом море / Л. Мидттун, Х. Луенг // Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. – Мурманск, 1987. – С. 9–27.
62. Мискевич, И. В. Мониторинг состояния экосистем Белого и юго-востока Баренцева морей (2001-2002 гг.): итоги исследований и перспективы / И. В. Мискевич // Материалы отчетной сессии СевПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2001-2002 гг. – Архангельск, 2003. – С. 5–17.
63. Михайловский, Г. Е. Оценка состояния пелагических сообществ и их мониторинг / Г. Е. Михайловский // Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. – 1982. – № 12. – С. 54–73.
64. Михайловский, Г. Е. Принципы экологического мониторинга водных сообществ / Г. Е. Михайловский // Человек и биосфера. – 1983. – Вып. 7. – С. 55–67.
65. Михайловский, Г. Е. Описание и оценка состояний планктонных сообществ / Г. Е. Михайловский. – М.: "Наука", 1988. – 214 с.
66. Михайловский, Г. Е. Криопланктонная флора Белого моря и ее сезонная динамика, выявленная методами корреляционного анализа / Г. Е. Михайловский, Л. С. Житина // Океанология. – 1989. – Т. 29, вып. 5. – С. 796–803.
67. Наумов, А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа / А. Д. Наумов. – СПб.: Изд. ЗИН РАН, 2006. – 367 с.
68. Наумов, А. Д. Вечно живое Белое море / А. Д. Наумов, В. В. Федяков. – СПб., 1993. – 334 с.
69. Наумов, А. Д. Многолетняя динамика обилия некоторых литоральных полихет в двух губах Кандалакшского залива (Белое море) / А. Д. Наумов, В. В. Халаман, М. В. Фокин // Биология моря. – 2009. – Т. 35, № 5. – С. 337–343.
70. Никитин, В. Н. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море. Т. 2: Зоопланктон, кроме Copepoda и Cladocera / В. Н. Никитин. – Л.: Изд. АН СССР, 1929. – 161 с.

71. Пантюлин, А. Н. Некоторые особенности структуры вод Белого моря / А. Н. Пантюлин // Биология Белого моря (Труды ББС МГУ). – 1974. – Т. 4. – С. 7–13.
72. Пастернак, А. Ф. Питание веслоногих рачков рода *Oncaea* (Cyclopoidea) в юго-восточной части Тихого океана / А. Ф. Пастернак // Океанология. – 1984. – Т. 24, вып. 5. – С. 808–812.
73. Педашенко, Н. А. Отчет о состоянии и деятельности Соловецкой биологической станции в 1897 г. / Н. А. Педашенко // Труды СПб Общества естествоиспытателей – 1897. – Т. 28, вып. 7. – С. 224–257.
74. Перцова, Н. М. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря / Н. М. Перцова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1962. – Т. 1. – С. 35–50.
75. Перцова, Н. М. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря / Н. М. Перцова // Океанология. – 1967. – Т. 7, № 2. – С. 309–313.
76. Перцова, Н. М. Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря / Н. М. Перцова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1970. – Т. 3. – С. 34–45.
77. Перцова, Н. М. О количественном вертикальном распределении зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря / Н. М. Перцова // Комплексные исследования природы океана. Изд-во МГУ. – 1971. – Вып. 2. – С. 153–162.
78. Перцова, Н. М. Жизненный цикл и экология тепловодной копеподы *Centropages hamatus* в Белом море / Н. М. Перцова // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, вып. 7. – С. 1013–1022.
79. Перцова, Н. М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море / Н. М. Перцова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1974. – Т. 4. – С. 14–31.
80. Перцова (Перцова), Н. М. Распределение и жизненные циклы теплолюбивых копепод *Centropages hamatus* (Lilljeb.) и *Temora longicornis* (Müll.) в Белом море / Н. М. Перцова // Девятая сессия ученого совета по проблеме: "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Петрозаводск, 28 – 31 октября 1974. Тез. докл. – Петрозаводск, 1974. – С. 247–248.
81. Перцова, Н. М. Особенности жизненных циклов тепловодных неритических копепод как одна из причин сезонных изменений количества зоопланктона в Белом море / Н. М. Перцова // Комплексные исследования природы океана. – М.: Изд. МГУ, 1980. – Вып. 7. – С. 278–283.

82. Перцова, Н. М. Распределение зоопланктона в Бассейне и Кандалакшском заливе Белого моря / Н. М. Перцова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1980. – Т. 5. – С. 49–68.
83. Перцова, Н. М. Количество генераций и их продолжительность у *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) в Белом море. / Н. М. Перцова // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60, вып. 5. – С. 673–684.
84. Перцова, Н. М. Биология арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море / Н. М. Перцова, К. Н. Кособокова // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. – М., 1990. – С. 57–71.
85. Перцова, Н. М. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Kröyer) в Белом море / Н. М. Перцова, К. Н. Кособокова // Океанология. – 1996. – Т. 36, № 5. – С. 747–755.
86. Перцова, Н. М. Межгодовые изменения биомассы и распределения зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря / Н. М. Перцова, К. Н. Кособокова // Океанология. – 2002 – Т. 42, № 2. – С. 240–248.
87. Перцова, Н. М. Зоопланктон эстуариев малых рек Кандалакшского залива Белого моря / Н. М. Перцова, К. Н. Кособокова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 2002. – Т. 8. – С. 176–185.
88. Перцова, Н. М. Межгодовые и сезонные изменения структуры популяции, численности и биомассы арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море / Н. М. Перцова, К. Н. Кособокова // Океанология. – 2010. – Т. 50, № 4. – С. 1–11.
89. Перцова, Н. М. Зоопланктон / Н. М. Перцова, Р. В. Прыгункова // Исследования фауны морей. – 1995. – Т. 42 (50), ч. 1. – С. 115–141.
90. Перцова, Н. М. Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 г. / Н. М. Перцова, М. И. Сахарова // Океанология. – 1967 – Т. 7, вып. 6. – С. 1068–1075.
91. Перцова, Н. М. Особенности развития зоопланктона в прибрежных районах Кандалакшского залива (Великая Салма) в 1966 – 1967 гг. / Н. М. Перцова, М. И. Сахарова // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1970. – Т. 3. – С. 22–33.
92. Петипа, Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах / Т. С. Петипа. – Киев, 1981. – 240 с.
93. Примаков, И. М. Особенности распределения и жизненные циклы массовых форм зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.02.10 / Примаков Игорь Михайлович. – СПб., 2002. – 23 с.

94. Прыгункова, Р. В. Изменения численности массовых планктонных ракообразных Белого моря за 1961 и 1962 гг. / Р. В. Прыгункова // Исследование фауны морей. – 1967. – Т. 7 (15). – С. 203–209.
95. Прыгункова, Р. В. Жизненные циклы массовых планктонных Copepoda Белого моря / Р. В. Прыгункова // Отчетная научная сессия Зоологического института АН СССР по итогам работ в 1968 г. Тез. докл. – Л., 1968. – С. 10–11.
96. Прыгункова, Р. В. Жизненный цикл *Calanus glacialis* в Белом море / Р. В. Прыгункова // Седьмая сессия ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии". Петрозаводск, март 1968. Тез. докл. – Петрозаводск, 1968. – С. 107–108.
97. Прыгункова, Р. В. Зависимость вертикального распределения зоопланктона Белого моря от динамического состояния водных масс / Р. В. Прыгункова // Отчетная научная сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ в 1972 г. Тез. докл. – Л., 1973. – С. 20.
98. Прыгункова, Р. В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря / Р. В. Прыгункова // Исследование фауны морей. – 1974. – Т. 13(21). – С. 4–55.
99. Прыгункова, Р. В. О периодических изменениях в сезонном развитии зоопланктона Белого моря / Р. В. Прыгункова // Всесоюзная конференция: Биология шельфа. Владивосток, 25 – 27 сентября 1975. Тез. докл. – Владивосток, 1975. – С. 140–141.
100. Прыгункова, Р. В. Зоопланктон Кандалакшского залива в сравнении с зоопланктоном на декадной станции Д-1 в губе Чупа (Белое море) / Р. В. Прыгункова // Исследования фауны морей. – 1977. – Т. 19 (27). – С. 100–108.
101. Прыгункова, Р. В. О влиянии интенсивности перемешивания водных масс на межгодовые изменения численности *Pseudocalanus elongatus* в Белом море / Р. В. Прыгункова // II всесоюзная конференция по биологии шельфа. Севастополь, 1978. Тез. докл. – Киев, 1978. – С. 91–92.
102. Прыгункова, Р. В. Межгодовые изменения сезонных миграций у *Pseudocalanus elongatus* в Белом море / Р. В. Прыгункова // Биология моря. – 1979. – № 1. – С. 10–16.
103. Прыгункова, Р. В. Межгодовые изменения в местах концентрации зоопланктона по акватории Белого моря / Р. В. Прыгункова // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Материалы первого координационного совещания. Ленинград, май 1982. – Л., 1982. – С. 70–71.
104. Прыгункова, Р. В. О возможностях прогнозирования численности *Pseudocalanus elongatus* Воеск в Белом море / Р. В. Прыгункова // Исследование фауны морей. – 1982. – Т. 27(35). – С. 72–83.

105. Прыгункова, Р. В. О влиянии межгодовых изменений численности *Soropoda* на динамику уловов сельди в Кандалакшском заливе / Р. В. Прыгункова // Региональная конференция: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. Тез. докл. – Архангельск, 1985. – С. 165–167.
106. Прыгункова, Р. В. О некоторых причинах межгодовых изменений распределения зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря / Р. В. Прыгункова // Биология моря. – 1985. – № 4. – С. 9–16.
107. Прыгункова, Р. В. Различия в смене биологических сезонов в планктоне губы Чупа (Белое море) в разные годы / Р. В. Прыгункова // Исследование фауны морей. – 1985. – Т. 31(39). С. 99–108.
108. Прыгункова, Р. В. Об исследованиях зоопланктона на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР / Р. В. Прыгункова // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. – Л., 1987. – С. 30–50.
109. Прыгункова, Р. В. Пространственно-временные изменения структуры и количества зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря в летний период / Р. В. Прыгункова // Труды Зоологического института АН СССР. – 1987. – Т. 172. – С. 68–82.
110. Прыгункова, Р. В. Динамика численности зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря в связи с вопросом об урожайности поколений мелкой кандалакшской сельди / Р. В. Прыгункова // Труды Зоологического института АН СССР. – 1990. – Т. 227. – С. 54–77.
111. Прыгункова, Р. В. Многолетние изменения численности калянуса и уловов сельди в Кандалакшском заливе Белого моря / Р. В. Прыгункова // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы докл. – СПб., 1995. – С. 27–28.
112. Прыгункова, Р. В. О пространственных и временных изменениях структуры зоопланктона в Онежском заливе (Белое море) / Р. В. Прыгункова, И. П. Кутчева // Исследование фауны морей. – 1985. – Т. 33(41). – С. 11–19.
113. Руководство по методам химического анализа морских вод. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 208 с.
114. Русанова, М. Н. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов / М. Н. Русанова, В. В. Хлебович // Океанология. – 1967. – Т. 7, вып. 1. – С. 164–167.

115. Сажин, А. Ф. Население прибрежного льда Белого моря в ранневесенний период / А. Ф. Сажин, Т. Н. Ратькова, К. Н. Кособокова // *Океанология*. – 2004. – Т. 44, № 1. – С. 92–100.
116. Сажина, Л. И. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических Copepoda Черного моря / Л. И. Сажина // *Гидробиологический журнал*. – 1968. – Т. 4, № 3. – С. 69–72.
117. Сушин, В. А. К вопросу о зависимости продолжительности метаморфоза морских копепод от температуры внешней среды / В. А. Сушин // *Труды АтлантНИРО*. – 1978. – Вып. 76. – С. 94–98.
118. Тимонов, В. В. О водообмене между Белым и Баренцевым морями / В. В. Тимонов // *Труды Института по изучению Севера*. – 1929, вып. 40. – С. 267–303.
119. Тимофеев, С. Ф. Зоопланктон Баренцева моря / С. Ф. Тимофеев // *Планктон морей Западной Арктики*. – Апатиты, 1997. – С. 266–295.
120. Тимофеев, С. Ф. Влияние климатических факторов на изменчивость биомассы зоопланктона в различных частях Баренцева моря / С. Ф. Тимофеев // *Вековые изменения морских экосистем Арктики. Климат, морской перигляциал, биопродуктивность*. – Апатиты, 2001. – С. 33–49.
121. Толстикова, А. В. Изменчивость температурного режима поверхностного слоя воды Белого моря: автореф. дисс. ... канд. геогр. наук: 25.00.28 / Толстикова Алексей Владимирович. – Мурманск, 2006. – 16 с.
122. Трошков, В. А. Зоопланктон вершины Двинского залива Белого моря / В. А. Трошков // *Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Материалы II Международной научно-практической конференции*. Архангельск, 5 – 7 октября 2005. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – С. 94–97.
123. Трошков, В. А. Зоопланктон Белого моря и его роль в питании беломорской сельди / В. А. Трошков, С. А. Слонова // *Биологические ресурсы побережья российской Арктики. Материалы к симпозиуму*. Беломорск, апрель 2001. – М.: Изд-во ВНИРО, 2000. – С. 150–164.
124. Усов, Н. В. Репрезентативность сборов, выполненных планктонными сетями с разным размером ячеи / Н. В. Усов // *II Научная конференция «Экологические исследования беломорских организмов»*. ББС ЗИН РАН, мыс Картеш, 18 – 22 июля 2007 г. Тез. докл. – 2007. – С. 138–139.
125. Усов, Н. В. Сезонная динамика обилия зоопланктона в бухте Ардли (о. Кинг-Джордж, Южные Шетландские о-ва) / Н. В. Усов // *Проблемы Арктики и Антарктики*. – 2007. – № 77. – С. 97–106.

126. Усов, Н. В. Динамика зоопланктона в зимний период в замерзающем море на примере прибрежной зоны Белого моря / Н. В. Усов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. – 2011. – Вып. 3. – С. 3–14.
127. Фомин, О. К. Исследования планктона на Мурмане / О. К. Фомин // Биологические исследования северных морей. – Апатиты, 1983. – С. 26–33.
128. Фомин, О. К. Сезонная динамика численности и сезонное распределение массовых видов зоопланктона в южной части Баренцева моря / О. К. Фомин // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря. – Апатиты, 1991. – С. 72–80.
129. Халаман, В. В. Многолетняя динамика массовых видов полихет в сообществах обрастания Белого моря / В. В. Халаман, А. Д. Наумов // Биология моря. – 2009. – Т. 35, № 6. – С. 410–419.
130. Хлебович, В. В. Критическая соленость биологических процессов / В. В. Хлебович. – Л.: Наука, 1974. – 236 с.
131. Хлебович, Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря / Т. В. Хлебович // Исследования фауны морей. – 1974. – Т. 13 (21). – С. 56–64.
132. Хмызникова, В. Л. Распределение количества планктона в Бассейне Белого моря, как показатель гидрологических полюсов тепла и холода / В. Л. Хмызникова // Труды Государственного Океанографического Института. – 1947. – Вып. 1(13). – С. 155–168.
133. Численко, Л. Л. Видовой состав и распределение экологических комплексов зоопланктона в Енисейском заливе / Л. Л. Численко // Исследования фауны морей. – 1972. – Т. 12 (20). – С. 239–260.
134. Эпштейн, Л. М. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб / Л. М. Эпштейн // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л., 1957. – Вып. 1. – С. 315–349.
135. Эпштейн, Л. М. Зоопланктон Воронки Белого моря и западного побережья Канинской Земли / Л. М. Эпштейн // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л., 1957. – Вып. 1. – С. 350–354.
136. Эпштейн, Л. М. Зоопланктон Белого моря и его значение в питании сельди / Л. М. Эпштейн // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря. – М.-Л., 1963. – Вып. 1. – С. 98–104.

137. Яшнов, В. А. Планктическая продуктивность северных морей СССР / В. А. Яшнов // К 135-летию юбилею Московского общества испытателей природы. – М., 1940. – С. 1–86.
138. Alheit, J. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem / J. Alheit, M. Niquen // *Progress In Oceanography*. – 2004. – Vol. 60, no. 2–4. – Pp. 201–222.
139. Alheit, J. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s / J. Alheit, C. Möllmann, J. Dutz, G. Kornilovs, P. Loewe, V. Mohrholz, N. Wasmund // *ICES Journal of Marine Science*. – 2005. – Vol. 62, no. 7. - Pp. 1205–1215.
140. Arnold, N. F. Solar cycle changes to planetary wave propagation and their influence on the middle atmosphere circulation / N. F. Arnold, T. R. Robinson // *Annales Geophysicae*. – 1998. – Vol. 16, no. 1. – Pp. 69–76.
141. Astthorson, O. S. Long-term changes in zooplankton biomass in Icelandic waters in spring / O.S. Astthorson, A. Gislason // *ICES Journal of Marine Science*. – 1995. – Vol. 52, no. 3–4. – Pp. 657–668.
142. Baranović, A. Temporal fluctuations of zooplankton and bacteria in the middle Adriatic Sea / A. Baranović, M. Šolić, T. Vučetić, N. Krstulović // *Marine Ecology Progress Series*. – 1993. – Vol. 92. – Pp. 65–75.
143. Barnard, R. Continuous Plankton Records: Plankton Atlas of the North Atlantic Ocean (1958–1999). II. Biogeographical charts / R. Barnard, S. D. Batten, G. Beaugrand, C. Buckland, D. V. P. Conway, M. Edwards, J. Finlayson, L. W. Gregory, N. C. Halliday, A. W. G. John, D. G. Johns, A. D. Johnson, T. D. Jonas, J. A. Lindley, J. Nyman, P. Pritchard, P. C. Reid, A. J. Richardson, R. E. Saxby, J. Sidey, M. A. Smith, D. P. Stevens, C. M. Taylor, P. R. G. Tranter, A. W. Walne, M. Wootton, C. O. M. Wotton, J. C. Wright // *Marine Ecology Progress Series*. – 2004. – Supplement. – Pp. 11–75.
144. Beaugrand, G. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay G. Beaugrand, F. Ibañez, P. C. Reid // *Marine Ecology Progress Series*. – 2000. – Vol. 200. – Pp. 93–102.
145. Beaugrand, G. Monitoring marine plankton ecosystems. II: Long-term changes in North Sea calanoid copepods in relation to hydro-climatic variability / G. Beaugrand, F. Ibañez // *Marine Ecology Progress Series*. – 2004. – Vol. 284. – Pp. 35–47.

146. Beaugrand, G. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate / G. Beaugrand, P. C. Reid // *Global Change Biology*. – 2003. – Vol. 9, no. 6. – Pp. 801–817.
147. Beaugrand, G. Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic / G. Beaugrand, P. C. Reid // *ICES Journal of Marine Science*. – 2012. – Vol. 69, no. 9. – Pp. 1549–1562.
148. Berger, V. General features. / V. Berger, A. Naumov // *White Sea. Ecology and environment*. – St.-Petersburg – Tromsø: Derzavets Publisher, 2001. – Pp. 9–20.
149. Berger, V. 36-Year Time Series (1963–1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea / V. Berger, A. Naumov, M. Zubaha, N. Usov, I. Smolyar, R. Tatusko, S. Levitus. – S-Petersburg – Washington, 2003. – 362 p.
150. Bondarenko, N. A. Eleven- and ten-year basic cycles of Lake Baikal spring phytoplankton conformed to solar activity cycles / N. A. Bondarenko, V. K. Evstafyev // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 568, Suppl. 1. – Pp. 19–24.
151. Broekhuizen, N. Patterns of abundance for *Calanus* and smaller copepods in the North Sea: time series decomposition of two CPR data sets / N. Broekhuizen, E. McKenzie // *Marine Ecology Progress Series*. – 1995. – Vol. 118. – Pp. 103–120.
152. Brönnimann, S. ENSO influence on Europe during the last centuries / S. Brönnimann, E. Xoplaki, C. Casty, A. Pauling, J. Luterbacher // *Climate Dynamics*. – 2007. – Vol. 28, no. 2–3. – Pp. 181–197.
153. Chinnery, F. E. Photoperiod and temperature regulation of diapause egg production in *Acartia bifilosa* from Southampton Water / F. E. Chinnery, J. A. Williams // *Marine Ecology Progress Series*. – 2003. – Vol. 263. – Pp. 149–157.
154. Clark, R. A. Long-term, predation-based control of a central-west North Sea zooplankton community / R. A. Clark, C. L. J. Frid, K. R. Nicholas // *ICES Journal of Marine Science*. – 2003. – Vol. 60, no. 2. – Pp. 187–197.
155. Colebrook, J. M. Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea, 1948–1975 / J. M. Colebrook // *Oceanologica Acta*. – 1978. – Vol. 1, no. 1. – Pp. 9–23.
156. Colebrook, J. M. Continuous plankton records: persistence in time-series and the population dynamics of *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* / J. M. Colebrook // *Marine Biology*. – 1982. – Vol. 66, no. 3. – Pp. 289–294.
157. Colebrook, J. M. Environmental influences on long-term variability in marine plankton / J. M. Colebrook // *Hydrobiologia*. – 1986. – Vol. 142, issue 1. – Pp. 309–325.

158. Conversi, A. Common signals between physical and atmospheric variables and plankton biomass in the Subarctic Pacific / A. Conversi, S. Hameed // ICES Journal of Marine Science. – 1998. – Vol. 55, no. 4. – Pp. 739–747.
159. Corkett, C. J. Studies on the effect of temperature on the egg laying of three species of calanoid copepods in the laboratory / C. J. Corkett, E. J. Zillioux // Bulletin of Plankton Society of Japan. – 1975. – Vol. 21, no. 2. – P. 77–86.
160. Corkett, C. J. The rearing of the marine calanoid copepods *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *C. glacialis* Jaschnov and *C. hyperboreus* Krøyer with comment on the equiproportional rule / C. J. Corkett, I. A. McLaren, J. M. Sevigny // Syllogeus. – 1986. – No. 58. – Pp. 539–546.
161. Cushing, D. H. The long-term relationship between plankton and fish / D. H. Cushing // ICES Journal of Marine Science. – 1995. – Vol. 52, no. 3–4. – Pp. 611–626.
162. Daase, M. Effects of food quality and food concentration on naupliar development of *Calanus glacialis* at sub-zero temperatures / M. Daase, J. Søreide, D. Martynova // Marine Ecology Progress Series. – 2011. – Vol. 429. – Pp. 111–124.
163. de Young, B. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management / B. de Young, M. Barange, G. Beaugrand, R. Harris, R. I. Perry, M. Scheffer, F. Werner // Trends in Ecology and Evolution. – 2008. – Vol. 23, no. 7. – Pp. 402–409.
164. Dickson, R. R. North winds and production in the eastern North Atlantic / R. R. Dickson, P. M. Kelly, J. M. Colebrook, W. S. Wooster, D. H. Cushing // Journal of Plankton Research. – 1988. – Vol. 10, no. 1. – Pp. 151–169.
165. Edwards, M. Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea / M. Edwards, G. Beaugrand, P. C. Reid, A. A. Rowden, M. B. Jones // Marine Ecology Progress Series. – 2002. – Vol. 239. – Pp. 1–10.
166. Edwards, M. Ecological Status Report: results from the CPR survey 2007/2008 / M. Edwards, G. Beaugrand, A. W. G. John, D. G. Johns, P. Licandro, A. McQuatters-Gollop, P. C. Reid // SAHFOS Technical Report. – 2009. – Vol. 6. – Pp. 1–12.
167. Edwards, M. Ecological Status Report: results from the CPR survey 2009 / M. Edwards, G. Beaugrand, D. G. Johns, P. Licandro, A. McQuatters-Gollop, M. Wootton // SAHFOS Technical Report. – 2010. – Vol. 7. – Pp. 1–8.
168. Engel, M. Calanoid copepod resting eggs – a safeguard against adverse environmental conditions in the German Bight and the Kara Sea? / M. Engel // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. – 2005. – Vol. 508. – Pp. 1–108.
169. Falk-Petersen, S. Lipids and life strategy of Arctic *Calanus* / S. Falk-Petersen, P. Mayzaud, G. Kattner, J. R. Sargent // Marine Biology Research – 2009. – Vol. 5, no. 1. – Pp. 18–39.

170. Feike, M. Long-term stability of the seasonal succession of different zooplankton species in a brackish water lagoon (southern Baltic Sea) / M. Feike, R. Heerkloss // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 611, issue 1. – Pp. 17–28.
171. Fock, H. O. Analysis and interpretation of recurrent spatio-temporal pattern in zooplankton dynamics: a case study on *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in the German Bight (North Sea) / H. O. Fock, W. Greve // *Marine Biology*. – 2002. – Vol. 140, no. 1. – Pp. 59–73.
172. Fransz, H. G. The production of *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) in the Southern Ocean / H. G. Fransz, S. R. Gonzalez // *ICES Journal Marine Science*. – 1995. – Vol. 52, no. 3–4. – Pp. 549–555.
173. Friis-Christensen, E. Length of the solar cycle: an indicator of solar activity closely associated with climate / E. Friis-Christensen, K. Lassen // *Science*. – 1991. – Vol. 254, no. 5032. – Pp. 698–700.
174. Fromentin, J.-M. *Calanus* and environment in the Eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillations on *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* / J.-M. Fromentin, B. Planque // *Marine Ecology Progress Series*. – 1996. – Vol. 134. – Pp. 111–118.
175. Glover, R. S. The continuous plankton recorder survey of the North Atlantic / R. S. Glover // *Symposia of the Zoological Society of London*. – 1967. – No. 19. – Pp. 189–210.
176. Green, C. H. The response of *Calanus finmarchicus* populations to climate variability in the Northwest Atlantic: basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillation / C. H. Green, A. J. Pershing // *ICES Journal of Marine Science*. – 2000. – Vol. 57, no. 6. – Pp. 1536–1544.
177. Guadayol, O. Episodic meteorological and nutrient-load events as drivers of coastal planktonic ecosystem dynamics: a time-series analysis / O. Guadayol, F. Peters, C. Marrase, J. M. Gasol, C. Rolda'n, E. Berdalet, R. Massana, A. Sabata // *Marine Ecology Progress Series*. – 2009. – Vol. 381. – Pp. 139–155.
178. Guisande, C. Solar activity governs abundance of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus* / C. Guisande, A. Ulla, P. Thejll // *Marine Ecology Progress Series*. – 2004. – Vol. 269. – Pp. 297–301.
179. Hansen, B. Climatic effects on plankton and productivity on the Faroe Shelf / B. Hansen, S. K. Eliassen, E. Gaard, K. M. H. Larsen // *ICES Journal of Marine Science*. – 2005. – Vol. 62, no. 7. – Pp. 1224–1232.
180. Hays, G. C. Climate change and marine plankton / G. C. Hays, A. J. Richardson, C. Robinson // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2005. – Vol. 20, Issue 6. – Pp. 337–344.

181. Hänninen, J. Atlantic climatic factors control decadal dynamics of a Baltic Sea copepod *Temora longicornis* / J. Hänninen, I. Vuorinen, G. Kornilovs // *Ecography*. – 2003. – Vol. 26, no. 5. – Pp. 672–678.
182. Helle, K. The relation of the spatial distribution of early juvenile cod (*Gadus morhua* L.) in the Barents Sea to zooplankton density and water flux during the period 1978–1984 / K. Helle, M. Pennington // *ICES Journal of Marine Science*. – 1999. – Vol. 56, no. 1. – Pp. 15–27.
183. Hirche, H. J. Early reproduction and development of dominant calanoid copepod in the sea ice zone of the Barents Sea – need for a change of paradigm? / H. J. Hirche, K. Kosobokova // *Marine Biology*. – 2003. – Vol. 143, no. 4. – Pp. 769–781.
184. Holliday, N. P. Is there a connection between high transport of water through the Rockall Trough and ecological changes in the North Sea? / N. P. Holliday, P. C. Reid // *ICES Journal of Marine Science*. – 2001. – Vol. 58, no. 1. Pp. 270–274.
185. Hopcroft, R. R. Zooplankton communities of the Arctic's Canada Basin: the contribution by smaller taxa / R. R. Hopcroft, C. Clarke, R. J. Nelson, K. A. Raskoff // *Polar Biology*. – 2005. – Vol. 28, no. 3. – Pp. 198–206.
186. Hopper, A. F. The resistance of marine zooplankton of the Caribbean and South Atlantic to changes in salinity / A. F. Hopper // *Limnology and Oceanography*. – 1959. – Vol. 5, no. 1. – Pp. 43–47.
187. Horel, J. O. Planetary-scale atmospheric phenomena associated with the Southern Oscillation / J. O. Horel, J. M. Wallace // *Monthly Weather Review* – 1981. – Vol. 109, no. 4. – Pp. 813–829.
188. Howland, R. J. M. The hydrography of the Chupa estuary, White Sea, Russia / R. J. M. Howland, A. N. Pantiulin, G. E. Millward, R. Prego // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 1999. – Vol. 48, no. 1. – Pp. 1–12.
189. Hurrell, J. W. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation and relationships to regional temperature and precipitation / J. W. Hurrell // *Science*. – 1995. – Vol. 269, no. 5224. – Pp. 676–679.
190. Ibañez, F. Long-term changes (1977 – 1987) in a muddy fine sand *Abra alba-Mellina palmata* community from the western English channel: multivariable time-series analysis / F. Ibañez, J.-C. Dauvin // *Marine Ecology Progress Series*. – 1988. – Vol. 49. Pp. 65–81.
191. Jaschnov, W. A. Distribution of *Calanus* species in the seas of the Northern hemisphere // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1970. – Vol. 55, no. 2. – Pp. 197–212.

192. Ji, R. Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions / R. Ji, M. Edwards, D. L. Mackas, J. A. Runge, A. C. Thomas // *Journal of Plankton Research*. – 2010. – Vol. 32, no. 10. – Pp. 1355–1368.
193. Jiang, H. Evidence for solar forcing of sea-surface temperature on the North Icelandic Shelf during the late Holocene / H. Jiang, J. Eiríksson, M. Schulz, K.-L. Knudsen, M.-S. Seidenkrantz // *Geology*. – 2005. - Vol. 33, no. 1. – Pp. 73–76.
194. Kahru, M. Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? / M. Kahru, V. Brotas, M. Manzano-Sarabia, B. G. Mitchell. // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17, issue 4. – Pp. 1733–1739.
195. Katajisto, T. Benthic resting eggs in the life cycles of calanoid copepods in the northern Baltic Sea / T. Katajisto // *Walter and Andrée de Nottbeck Foundation Scientific Reports*. – 2006. – No. 29. – Pp. 1–46.
196. Koski, M. The effect of temperature, food concentration and female size on the egg production of the planktonic copepod *Acartia bifilosa* / M. Koski, H. Kuosa // *Journal of Plankton Research*. – 1999. – Vol. 21, no. 9. – Pp. 1778–1789.
197. Kosobokova, K. N. The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea / K. N. Kosobokova // *Polar Biology*. – 1999. – Vol. 22, issue 4. – Pp. 254–263
198. Kosobokova, K. N. Reproduction of *Calanus glacialis* in the Laptev Sea, Arctic Ocean / K. N. Kosobokova, H.-J. Hirche // *Polar Biology*. – 2001. – Vol. 24, issue 1. – Pp. 33–43.
199. Kovalev, A. V. Interannual changes in the biomass of the Black Sea gelatinous zooplankton / A. V. Kovalev, S. A. Piontkovski // *Journal of Plankton Research*. – 1998. – Vol. 20, no. 7. – Pp.1377–1385.
200. Laakso, J. How does environmental variation translate into biological processes? / J. Laakso, V. Kaitala, E. Ranta // *Oikos*. – 2001. – Vol. 92, issue 1. – Pp. 119–122.
201. Lance, J. Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton / J. Lance // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1962. – Vol. 42, no. 2. – Pp. 131–154.
202. Langmead, O. A review of long-term research in the western English Channel / O. Langmead, A. J. Southward, N. J. Hardman-Mountford, J. Aiken, G. T. Boalch, I. Joint, M. Kendall, N. C. Halliday, R. P. Harris, R. Leaper, N. Mieszkowska, R. D. Pingree, A. J. Richardson, D. W. Sims, T. Smith, A. W. Walne, S. J. Hawkins // *Advances in Marine Biology* – 2004. – Vol. 47. – Pp. 1–48.
203. Leu, E. Effects of changes in ambient PAR and UV radiation on the nutritional quality of an Arctic diatom (*Thalassiosira antarctica* var. *borealis*) / E. Leu, S. Å. Wängberg,

- A. Wulff, J. B. Ørbæk, S. Falk-Petersen, D. O. Hessen // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2006. – Vol. 337, no. 1. Pp. 65–81.
204. Leu, E. Ultraviolet radiation negatively affects growth but not food quality of arctic diatoms / E. Leu, S. Falk-Petersen, D. O. Hessen // *Limnology and Oceanography*. – 2007. – Vol. 52, no. 2. Pp. 787–797.
205. Lindley, J. A. Variations in the abundance of *Centropages typicus* and *Calanus helgolandicus* in the North Sea: deviations from close relationships with temperature / J. A. Lindley, P. C. Reid // *Marine Biology*. – 2002. – Vol. 141, no. 1. – Pp. 153–165.
206. Loeng, H. The distribution of capelin in the Barents Sea in relation to water temperature in the period 1974 – 1982 / H. Loeng, O. Nakken, A. Raknes // *Fisken og Havet*. – 1983. – Vol. 1. – Pp. 1–17.
207. Loeng, H. An overview of the ecosystems of the Barents and Norwegian Seas and their response to climate variability / H. Loeng, K. Drinkwater // *Deep-Sea Research. Part II*. – 2007. – Vol. 54, issues 23–26. – Pp. 2478–2500.
208. Markhaseva, E. L. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea, Copepoda) from the White Sea / E. L. Markhaseva, A. A. Abramova, N. D. Mingazov // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. – 2012. – Vol. 316, no. 1. – Pp. 57–70.
209. Marshall, S. M. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus* / S. M. Marshall, A. P. Orr // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* – 1955. – Vol. 34, no. 3. – P. 495–529.
210. Martens, P. Zooplankton response to a warmer northern Wadden Sea / P. Martens, J. E. E. van Beusekom // *Helgoland Marine Research*. – 2008. – Vol. 62, no. 1. – Pp. 67–75.
211. Martynova, D. M. Adaptation strategies of copepods (superfamily Centropagoidea) in the White Sea (66°N) / D. M. Martynova, M. Graeve, U. V. Bathmann // *Polar Biology*. – 2009. – Vol. 32, no. 2. – Pp. 133–146.
212. Martynova, D. M. Seasonal abundance and feeding patterns of copepods *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* and *Acartia* spp. in the White Sea (66°N) / D. M. Martynova, N. A. Kazus, U. V. Bathmann, M. Graeve, A. A. Sukhotin // *Polar Biology*. – 2011. – Vol. 34, no. 8. – Pp. 1175–1195.
213. Matishov, G. Climate and cyclic hydrobiological changes of the Barents Sea from the twentieth to twenty-first centuries / G. Matishov, D. Moiseev, O. Lyubina, A. Zhichkin, S. Dzhenyuk, O. Karamushko, E. Frolova // *Polar Biology*. – 2012. – Vol. 35, Issue 12. – Pp. 1773–1790.

214. Mazzocchi, M. G. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment / M. G. Mazzocchi, M. Ribera d'Alcalà // ICES Journal of Marine Science. – 1995. – Vol. 52, no. 3-4. – Pp. 679–691.
215. McLaren, I. A. Body sizes, development rates, and genome sizes among *Calanus* species / I. A. McLaren, J. M. Sevigny, C. J. Corkett // Hydrobiologia. – 1988. – Vol. 167–168, issue 1. – Pp. 275–284.
216. Menshenina, L. L. Zooplankton changes during the year in Admiralty bay (February 1990 – January 1991) / L. L. Menshenina, S. Rakusa-Suszczewski // Polish Archives of Hydrobiology. – 1993. – Vol. 39, no. 1. – Pp. 65–76.
217. Moline, M. A. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend / M. A. Moline, H. Claustre, T. K. Frazer, O. Schofield, M. Vernet // Global Change Biology. – 2004. – Vol. 10, no. 12. – Pp. 1973–1980.
218. Mozetič, P. Seasonal and inter-annual plankton variability in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic) / P. Mozetič, S. Fonda Umani, B. Cataletto, A. Malej // ICES Journal of Marine Science. – 1998. – Vol. 55, no. 4. – Pp. 711–722.
219. Naumenko, E. A. The dynamics of prespawning capelin (*Mallotus villosus socialis*) off the West Kamchatka coast / E. A. Naumenko // ICES Journal of Marine Science. – 2002. – Vol. 59, no. 5. – Pp. 1006–1010.
220. Nehring, S. Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: biological indicators of climatic changes? / S. Nehring // ICES Journal of Marine Science. – 1998. – Vol. 55, 4. – Pp. 818–823.
221. Niehoff, B. Reproductive cycles of three dominant *Calanus* species in Disko Bay, West Greenland / B. Niehoff, S. Madsen, B. Hansen, T. Nielsen // Marine Biology. – 2002. – Vol. 140, no. 3. – Pp. 567–576.
222. Nielsen, T. G. Role of cyclopoid copepods *Oithona* spp. in North Sea plankton communities / T. G. Nielsen, M. Sabatini // Marine Ecology Progress Series. – 1996. – Vol. 139. – Pp. 79–93.
223. Ohman, M. D. The inevitability of mortality / M. D. Ohman, S. N. Wood // ICES Journal of Marine Science. – 1995. – Vol. 52, no. 3–4. – Pp. 517–522.
224. Ottersen, G. Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea / G. Ottersen, N. C. Stenseth // Limnology and Oceanography. – 2001. – Vol. 46, no. 7. – Pp. 1774–1780.
225. Overland, J. E. Climate controls on marine ecosystems and fish populations / J. E. Overland, J. Alheit, A. Bakun, J. W. Hurrell, D. L. Mackas, Miller A.J. // Journal of Marine Systems. – 2010. – Vol. 79, no. 3–4. – Pp. 305–315.

226. Pershing, A. J. The Influence of climate variability on north atlantic zooplankton populations / A. J. Pershing, C. H. Greene, B. Planque, J.-M. Fromentin // Marine ecosystems and climate variation. The North Atlantic. A comparative perspective / N. C. Stenseth, G. Ottersen, J. Hurrell, A. Belgrano (ed.) – Oxford University Press, 2004. – Pp. 59–69.
227. Persson, J. Scale-dependent effects of climate on two copepod species, *Calanus glacialis* and *Pseudocalanus minutus*, in an Arctic-boreal sea / J. Persson, L. C. Stige, N. C. Stenseth, N. Usov, D. Martynova // Marine Ecology Progress Series. – 2012. – Vol. 468. – Pp. 71–83.
228. Pertsova, N. M. Zooplankton of the White Sea: features of the composition and structure, seasonal dynamics, and the contribution to the formation of matter fluxes / N. M. Pertsova, K. N. Kosobokova // Oceanology. – 2003. – Vol. 43, suppl. 1. – Pp. S108–S122.
229. Peterson, B. J. Trajectory Shifts in the Arctic and Subarctic Freshwater Cycle / B. J. Peterson, J. McClelland, R. Curry, R. M. Holmes, J. E. Walsh, K. Aagaard // Science. – 2006. – Vol. 313, no. 5790. – Pp. 1061–1066.
230. Peterson, W. T. Interannual variability in copepod community composition at a coastal station in the northern California Current: a multivariate approach / W. T. Peterson, J. E. Keister // Deep-Sea Research II. – 2003. – Vol. 50, no. 14-16. – Pp. 2499–2517.
231. Piontkovski, S. A. Zooplankton and the North Atlantic Oscillation: a basin-scale analysis / S. A. Piontkovski, T. D. O'Brien, S. F. Umani, E. G. Krupa, T. S. Stuge, K. S. Balymbetov, O. V. Grishaeva, A. G. Kasymov // Journal of Plankton Research. – 2006. – Vol. 28, no. 11. – Pp. 1039–1046.
232. Pitelka, L. F. Plant migration and climate change / L. F. Pitelka // American Scientist. – 1997. – Vol. 85, no. 5. – Pp. 464–473.
233. Pitois, S. G. A new fine-mesh zooplankton time series from the Dove sampling station (North Sea) / S. G. Pitois, M. Shaw, C. J. Fox, C. L. J. Frid // Journal of Plankton Research. – 2009. – Vol. 31, no. 3. – Pp. 337–343.
234. Planque, B. Long-term changes in zooplankton and the climate of the North Atlantic / B. Planque, A. H. Taylor // ICES Journal of Marine Science. – 1998. – Vol. 55, no. 4. – Pp. 644–654.
235. Radach, G. Variation in the plankton in relation to climate / G. Radach // Rapports et procès-verbaux des réunions - Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. – 1984. – Vol. 185. – Pp. 234–254.

236. Radach, G. Quantification of long-term changes in the German Bight using an ecological development index / G. Radach // *ICES Journal of Marine Science*. – 1998. – Vol. 55, no. 4. – Pp. 587–599.
237. Reid, P. C. Pulses in the eastern margin current and warmer water off the north west European shelf linked to North Sea ecosystem changes / P. C. Reid, N. P. Holliday, T. J. Smyth // *Marine Ecology Progress Series*. – 2001. – Vol. 215. – Pp. 283–287.
238. Ribera d'Alcala, M. Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples): an attempt to discern recurrences and trends M. Ribera d'Alcala, F. Conversano, F. Corato, P. Licandro, O. Mangoni, D. Marino, M. G. Mazzocchi M., Modigh, M. Montresor, M. Nardella, V. Saggiomo, D. Sarno, A. Zingone // *Scientia Marina*. – 2004. – Vol. 68, suppl. 1. – Pp. 65–83.
239. Richardson, A. J. In hot water: zooplankton and climate change / A. J. Richardson // *ICES Journal of Marine Science*. – 2008. – Vol. 65, no. 3. – Pp. 279–295.
240. Richardson, A. The relative importance of food and temperature to copepod egg production and somatic growth in the southern Benguela upwelling system / A. Richardson, H. Verheye // *Journal of Plankton Research*. – 1998. – Vol. 20, no. 12. – P. 2379–2399.
241. Ringuette, M. Advanced recruitment and accelerated population development in Arctic calanoid copepods of the North Water / M. Ringuette, L. Fortiera, M. Fortier, J. A. Runge, S. Bélanger, P. Larouche, J.-M. Weslawski, S. Kwasniewski // *Deep-Sea Research Part II*. – 2002. – Vol. 49, no. 22 – 23. - Pp. 5081–5099
242. Rodwell, M. J. Oceanic forcing of the wintertime North Atlantic Oscillation and European climate / M. J. Rodwell, D. P. Rodwell, C. K. Folland // *Nature*. – 1999. – Vol. 398, no. 6725. – Pp. 320–323.
243. Roemmich, D. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current / D. Roemmich, J. McGowan // *Science*. – 1995. – Vol. 267, no. 5202. – Pp. 1324–1326.
244. Runge, J. A. Underice grazing by planktonic, Calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay / J. A. Runge, R. G. Ingram // *Limnology and Oceanography*. – 1988. – Vol. 33, no. 2. – Pp. 280–286.
245. Russell, F. S. Changes in biological conditions in the English Channel off Plymouth during the last half century / F. S. Russell, A. J. Southward, G. T. Boalch, E. I. Butler // *Nature*. – 1971. – Vol. 234, no. 5330. – Pp. 468–470.
246. Scheffer, M. Climatic warming causes regime shifts in lake food webs / M. Scheffer, D. Straile, E. H. van Nes, H. Houser // *Limnology and Oceanography*. – 2001. – Vol. 46, no. 7. – Pp. 1780–1783.

247. Schlesinger, M. E. An oscillation in the global climate system of period 65–70 years / M. E. Schlesinger, N. Ramankutty // *Nature*. – 1994. – Vol. 367, no. 6465. – Pp. 723–726.
248. Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (SAHFOS). Annual Report. – 1995. – 45 p.
249. Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (SAHFOS). Annual Report. – 2000. – 52 p.
250. Smayda, T. J. Patterns of variability characterizing marine phytoplankton, with examples from Narragansett Bay / T. J. Smayda // *ICES Journal of Marine Science*. – 1998. – Vol. 55, no. 4. Pp. 562–573.
251. Southward, A. J. Forty years of changes in species composition and population density of barnacles on a rocky shore near Plymouth / A. J. Southward // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1991. – Vol. 71, no. 3. – Pp. 495–513.
252. Southward, A. J. The importance of long time-series in understanding the variability of natural systems / A. J. Southward // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. – 1995. – Vol. 49, no. 1–4. – Pp. 329–333.
253. Stachowicz, J. J. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions / J. J. Stachowicz, J. R. Terwin, R. B. Whitlatch, R. W. Osman // *Proc. of the Nat. Academy of Sciences of the USA (PNAS)*. – 2002. – Vol. 99, no. 24. – Pp. 15497–15500.
254. Sverdrup, H. U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton / H. U. Sverdrup // *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* – 1953. – Vol. 18, no. 3. – Pp. 287–295.
255. Tande, K. S. Patterns in the variations of copepod spring and summer abundance in the northeastern Norwegian Sea and the Barents Sea in cold and warm years during the 1980s and 1990s / K. S. Tande, E. M. Nilssen, A. Edvardsen, S. Drobysheva, V. Nesterova, V. Tereschenko // *ICES Journal of Marine Science*. – 2000. – Vol. 57, no. 6. Pp. 1581–1591.
256. Taylor, A. H. North-South shifts of the Gulf Stream and their climatic connection with the abundance of zooplankton in the UK and its surrounding seas / A. H. Taylor // *ICES Journal of Marine Science*. – 1995. – Vol. 52, no. 3–4. – Pp. 711–721.
257. Thatje, S. First record of anomuran and brachyuran larvae (Crustacea: Decapoda) from Antarctic waters / S. Thatje, V. Fuentes // *Polar Biology*. – 2003. – Vol. 26, no. 4. – Pp. 279–282.
258. Tilzer, M. M. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton / M. M. Tilzer, M. Elbrächter, W. W. Gieskes, B. Beese // *Polar Biology*. – 1986. – Vol. 5, no. 2. – Pp. 105–111.

259. Trigo, R. M. The North Atlantic Oscillation influence on Europe: climate impacts and associated physical mechanisms / R. M. Trigo, T. J. Osborn, J. M. Corte-Real // *Climate Research*. – 2002. – Vol. 20, no. 1. – Pp. 9–17.
260. Usov, N. Every species is good in its season: Do the shifts in the annual temperature dynamics affect the phenology of the zooplankton species in the White Sea? / N. Usov, I. Kutcheva, I. Primakov, D. Martynova // *Hydrobiologia*. – 2013. – Vol. 706, no. 1. – Pp. 11–33.
261. Varpe, Ø. The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments / Ø. Varpe, C. Jørgensen, G. A. Tarling, Ø. Fiksen // *Oikos*. – 2009. – Vol. 118, no. 3. – Pp. 363–370.
262. Waple, A. M. The sun-climate relationship in recent centuries: a review / A. M. Waple // *Progress in Physical Geography*. – 1999. – Vol. 23, no. 3. – Pp. 309–328.
263. Weijerman, M. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea / M. Weijerman, H. Lindeboom, A. F. Zuur // *Marine Ecology Progress Series*. – 2005. – Vol. 298. – Pp. 21–39.
264. Wickstead, J. H. Food and feeding in pelagic copepods / J. H. Wickstead // *Proceedings of the Zoological Society of London*. – 1962. – Vol. 139, pt. 4. – Pp. 545–555.
265. Winder, M. Phytoplankton response to a changing climate / M. Winder, U. Sommer // *Hydrobiologia*. – 2012. – Vol. 698, issue 1. – Pp. 5–16.
266. Zhang, C. I. Effects of the 1988/89 climatic regime shift on the structure and function of the southwestern Japan/East Sea ecosystem / C. I. Zhang, S. C. Yoon, J. B. Lee // *Journal of Marine Systems*. – 2007. – Vol. 67, no. 3–4. – Pp. 225–235.