

СТРУКТУРА ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА В УСТЬЕВОЙ ЧАСТИ ГУБЫ ЧУПА: ОПЫТ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА

И.М.ПРИМАКОВ

В настоящее время все большее распространение в биологии получают методы многомерного статистического анализа данных. В экологии, как в системной науке, исследователям очень часто приходится работать с большим количеством эмпирически оцененных параметров, взаимосвязи между которыми могут быть чрезвычайно сложными. При этом обычно бывает необходимо выделить небольшое число скрытых факторов, влияющих на измеряемые параметры. Такие факторы нельзя измерить непосредственно, однако существуют статистические методы их выделения, одним из которых является факторный анализ.

Целью настоящего исследования явилось изучение влияния комплекса абиотических и биотических факторов на функционирование планктонного сообщества. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) изучение сезонной динамики гидрологических (температура, соленость) и гидрохимических (содержание кислорода, концентрация биогенных элементов) параметров; 2) оценка структурно-функциональных характеристик основных элементов планктонного сообщества (бактерио-, фито- и зоопланктона); 3) применение методов многомерного статистического анализа для выявления зависимостей между изучаемыми переменными и выделения скрытых факторов, способных описать изменчивость сообщества планктона в целом.

Материалы и методы

Работа была выполнена на Беломорской биологической станции имени академика О. А. Скарлато Зоологического института РАН (мыс Картеш). Материал собирали в период с 26 января по 26 ноября 1999 г. на станции Д-1 в устьевой части губы Чула

© И. М. Примаков, 2004

($\varphi = 66^{\circ}19'50''$ с.ш., $\lambda = 33^{\circ}40'06''$ в. д.). В летний и осенний периоды пробы брали еженедельно с борта НИС «Профессор Владимир Кузнецов». Зимой сбор проб проводился один раз в месяц со льда. Зоопланктон собирался замыкающей сетью Джели с газом № 63 и диаметром входного отверстия 36 см с горизонтов 0-10, 10-25 и 25-65 м. Пробы фиксировались сразу после взятия нейтральным 40%-ным формалином до конечной концентрации 4%. Количественную обработку проб проводили в счетной камере Богорова по стандартным методикам (Руководство..., 1980).

Одновременно с отбором зоопланктонных проб проводили гидрологические работы. Температуру воды определяли с помощью батометра-батитермографа ГМ 7-Ш либо по показаниям глубоководных термометров типа ТГ, укрепленных в гильзах рамы морского опрокидывающегося батометра БМ-48, которым осуществлялся отбор воды с горизонтов 0, 10, 15, 25, 50 и 65 м.

Соленость воды измеряли на электросолемере ГМ-65М. Помимо этого по методикам, описанным в «Методах гидрохимических исследований океана» (1978), определяли содержание в воде растворенного кислорода, аммонийного азота и таких биогенных элементов, как кремний и фосфор. Для оценки биомассы фитопланктона измеряли также концентрацию растительных пигментов. Для определения концентрации хлорофилла *a*, пробы воды (1-1.5 л) фильтровали вакуумным насосом Комовского через капроновые микропористые мембраны с размером пор 0.2 мкм. Измерения проводили по методике Стрикленда и Парсонса (Руководство..., 1997).

Во всех пробах воды, взятых на гидрохимию, измеряли экстрацеллюлярную гидролитическую активность бактериальных ферментов (ЕЕА: Extracellular Enzyme Activity). В воду добавляли бактериальный субстрат из флуоресциндацетата, после чего пробы экспонировали в течение суток, а концентрацию выделяемого бактериями флуоресцина периодически измеряли на флуориметре Labotron FFM 32. По скорости увеличения содержания флуоресцина в пробе рассчитывали эстеразную активность бактерий (Норре, 1993).

Всего за истекший период было обработано 130 проб на соленость, 80 — на кислород, проведены анализы 67 гидрохимических проб. В 50 пробах была измерена экстрацеллюлярная энзимати-

ческая активность, в б — концентрация хлорофилла *a*. Количество зоопланктонных проб составило 69.

Результаты

Режим температуры и солености в устьевой части губы Чупа

В многочисленном комплексе факторов, обуславливающих существование организмов в море, значение температуры и солености исключительно велико. Как правило, именно этими характеристиками определяются гидрологический, а вместе с ним и биологический облик как моря в целом, так и отдельных его частей.

Наиболее полно весь цикл сезонных изменений температуры и солености вод губы, равно как и их индивидуальные особенности для отдельных лет, могут быть прослежены по графикам изоплет, построенных на основании ежелеканных наблюдений (рис.1). На них хорошо видны «волны» тепла, охватывающие верхние слои еще подо льдом (конец апреля — май), и их распространение на глубину, запаздывающее во времени. Начиная с августа прослеживается обратный процесс: с поверхности водные массы медленно охлаждаются

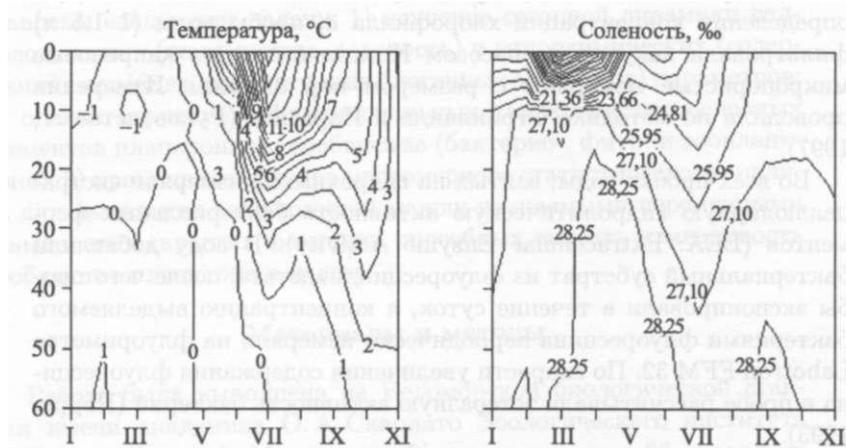


Рис. 1. Изоплеты температуры и солености на станции Д-1 в 1999 г.

По оси абсцисс обозначены месяцы, по оси ординат — глубина, м.

ся, что приводит сначала к выравниванию температуры по глубине, а затем к обратной температурной стратификации. В дальнейшем, к наступлению ледостава, температура воды в поверхностных слоях становится ниже нуля, после чего снова начинается процесс ее выравнивания по глубине. К середине зимы вертикальное распределение температуры очень близко к гомотермии.

Годовой ход изоплет солености в общем аналогичен ходу температуры. В конце апреля — начале мая в результате начавшихся ледотаяния, с одной стороны, и берегового стока — с другой, соленость в поверхностном слое, как правило, значительно понижается. С исчезновением льдов (обычно в мае) вследствие турбулентного перемешивания распределение постепенно проникает на все большие глубины. Начиная с сентября, обычно наблюдается обратный процесс: воды губы постепенно осолоняются, и к концу зимы соленость достигает наибольших значений.

В целом, полученные нами данные не противоречат результатам многолетних гидрологических наблюдений на станции Д-1, проводимых А. И. Бабковым (1982).

Кислородный режим

Содержание растворенного в воде кислорода является хорошим показателем динамики и происхождения водных масс, что широко применяется в океанографической практике. Потребление кислорода на окислительные процессы и дыхание организмов непрерывно идет во всей толще моря, тогда как его поступление за счет газообмена с атмосферой и фотосинтеза происходит только в верхних слоях. При соответствующих изменениях температуры и солености, а также в результате фотосинтетической деятельности организмов может наблюдаться пересыщение воды кислородом, сопровождающееся отдачей его в атмосферу.

Специфические особенности гидрологии Белого моря в целом способствуют хорошей аэрации всей толщи его вод. Как показали многочисленные исследования, даже в придонных слоях беломорской котловины содержание кислорода не бывает ниже 70-80% от насыщения (Дерюгин, 1928; Соколова, 1939; Воронков, 1941); эта характерная для беломорских вод черта гидрохимического режима сохраняется и в губе Чупа. Для устьевых участка губы характерно

высокое содержание кислорода, убывающего с глубиной в соответствии с градиентом температуры и солености (рис. 2).

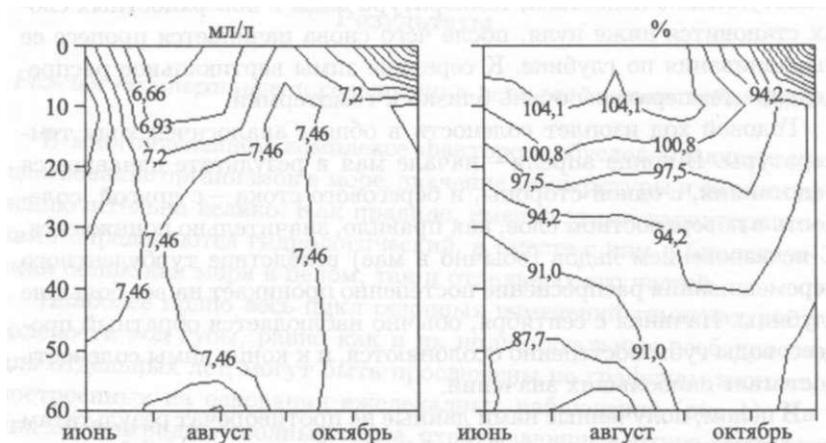


Рис. 2. Абсолютное (мл/л) и относительное (%) содержание растворенного кислорода на станции Д-1 в летне-осенний период 1999 г. Обозначения, как на рис. 1.

В общих чертах динамика сезонных колебаний содержания кислорода в водах губы Чупа представляется в следующем виде. С исчезновением льдов гидрологические условия, а вместе с ними и кислородный режим губы Чупа резко меняются. Прежде всего начало гидрологической весны характеризуется интенсивным прогревом верхних слоев, в результате чего увеличивается парциальное давление растворенных в них газов и соответственно уменьшается обмен кислородом между атмосферой и поверхностью воды. С момента достижения стопроцентной насыщенности кислородом дальнейший прогрев воды сопровождается уменьшением абсолютного содержания кислорода за счет отдачи его в атмосферу. При этом насыщенность воды этим газом остается близкой к 100% или, в силу отставания процессов эвазии от увеличения температуры воды, несколько выше. Исключение составляет лишь начало лета, когда в поверхностных слоях на глубинах до 15-25 м наблюдается совместное повышение температуры и абсолютного содержания кислорода за счет интенсификации фотосинтетической деятельности фитопланктона. В остальное время биологическое продуцирование

кислорода, видимо, невелико и на фоне физических процессов не прослеживается.

Летом минимальное количество растворенного в верхних слоях воды кислорода совпадает со временем наибольшего их прогрева. В начале осени (сентябрь, октябрь) в связи с охлаждением вод и их конвективным перемешиванием абсолютное и относительное содержание кислорода выравнивается по глубине. Таким образом, для осени в целом кислородный режим характеризуется стремлением к гомооксигении. Однако полного выравнивания содержания кислорода по глубине обычно не наблюдается, что, по видимому, обусловлено ограниченной в устьевой части губы глубиной конвекции.

Биогенные элементы

Значение растворенных в морской воде неорганических соединений азота, фосфора и кремния для растительных организмов общеизвестно. Известно также, что концентрации растворенных в морских водах соединений азота и фосфора могут ограничивать развитие водорослей. Концентрации растворенных солей кремния, необходимых, прежде всего для построения скелета диатомовых водорослей, обычно велики и, как правило, не лимитируют развитие фитопланктона.

В Белом море, по данным круглогодичных наблюдений в северо-восточной части Кандалакшского залива (Воронков, Кречман, 1939; Воронков, 1941) и зимней съемки в Бассейне (Трифонов, Голубчик, 1947), режим биогенных элементов характеризуется некоторыми специфическими для этого водоема чертами. Содержание нитратов достигает лишь 6-8 мкмоль/л, что приблизительно в 3 раза меньше, чем в Баренцевом море; количество фосфатов весьма непостоянно и колеблется в пределах 0.29-1.13 мкмоль/л. Весной и летом в Белом море наблюдается обычное для северных морей истощение вод фосфатами и нитратами, концентрация же силикатов в водах Белого моря из-за материкового стока в 3-5 раз больше, чем в Баренцевом, и зимой у берегов составляет более 143 мкмоль/л (Воронков, 1941). Летом в слое фотосинтеза количество кремния значительно уменьшается.

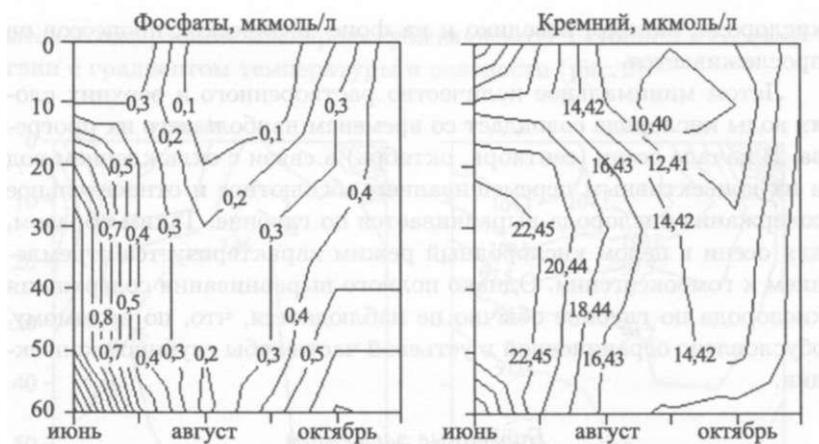


Рис. 3. Концентрации фосфатов и кремния на станции Д-1 в летне-осенний период 1999 г. Обозначения, как на рис. 1.

Характерный для беломорских вод режим биогенных элементов в общих чертах сохраняется и в губе Чупа, что прежде всего обусловлено интенсивным обменом ее вод с прилегающей частью Кандалакшского залива. На рис. 3 приведены изоплеты концентрации фосфатов и кремния на станции Д-1. Как видно из рисунка, концентрации растворенных фосфатов на протяжении лета быстро уменьшаются. Это свидетельствует об интенсивном протекании процесса фотосинтеза, охватывающего всю водную толщу. В конце августа - начале сентября начинается восстановление содержания фосфора в связи с уменьшением фотосинтетической активности водорослей. Аналогичные изменения происходят и с кремнием. Однако распределение кремния по глубине значительно отличается от такового у фосфатов. Если концентрация растворенных фосфатов увеличивается с глубиной, то концентрация кремния максимальна как в придонном, так и в поверхностном слое, что свидетельствует о значительном поступлении кремния с материковым стоком. Это подтверждают и исследования водообмена губы Чупа с Кандалакшским заливом, одной из главнейших черт которого является положительный пресный баланс (Бабков, 1982).

*Оценка структурно-функциональных характеристик
основных компонентов планктонного сообщества*

Любое планктонное сообщество можно разделить на бактерио-, фито- и зоопланктон. Поскольку методы определения численности и биомассы бактерий достаточно трудоемки, для ориентировочной оценки функционирования бактериопланктона был выбран такой показатель, как экстрацеллюлярная ферментативная активность бактерий (ЕЕА), характеризующаяся скоростью ферментативного расщепления субстрата с флуоресцентной меткой.

Биомассу фитопланктона (B^{ph}) рассчитывали через концентрацию хлорофилла a исходя из того соотношения, что хлорофилл a в среднем составляет 0.25% от сырой биомассы водорослей (Руководство..., 1980).

Биомасса зоопланктонных организмов (B^z) была рассчитана по средним весам, определенным В. Г. Богоровым (1939) и Н. М. Перцовой (1967) для отдельных видов зоопланктона Белого и Баренцева морей. Также нами была предпринята попытка оценить суммарную продукцию зоопланктона.

В основу расчета было положено балансовое равенство обменных процессов особи, популяции или сообщества, записываемое как

$$C = (P + R)/f,$$

где C — рацион, P — продукция, R — скорость метаболизма (дыхания), f — коэффициент усвояемости пищи. Величина f для большинства организмов колеблется в пределах 0.6-0.9 и для приближенных расчетов может быть принята равной 0.8 (Методы..., 1968).

Общее уравнение, отражающее зависимость рациона от веса тела планктонных раков, при 20 ° С имеет следующий вид:

$$C = 0.0746W^{0.80},$$

где C — суточный рацион, г сырого веса пищи; W — сырой вес животного, г (Сушения, Хмелева, 1967). Эта зависимость была установлена на основе экспериментальных данных для 11 видов ракообразных, которые различаются по сырому весу на 7 порядков: от 0.01 мг до 600 г, что, по мнению Л. М. Сушения (1975), «говорит о

возможности использования данного уравнения для приближенного расчета относительной величины суточного рациона в пределах класса ракообразных».

Для оценки трат зоопланктона на обмен (R) необходимо определить скорость обмена:

$$Q = Q_1 \cdot W^K,$$

где Q — потребление кислорода в расчете на целый организм за единицу времени, мл O_2 /ч; Q^I — коэффициент, численно равный обмену при $W = 1$; K — константа, показывающая, с какой скоростью изменяется обмен при возрастании веса животного. Поскольку основная масса зоопланктонных организмов представлена ракообразными, для расчетов мною были использованы следующие значения коэффициентов: $Q^I = 0.125$, $K = 0.759$ (Сущеня, 1972).

Для выражения энергетического обмена в единицах, эквивалентных скорости роста, используют уравнение

$$R = \frac{24Q_1 \cdot W^K \cdot 4.86}{c},$$

где $24Q^I \cdot W^K$ — скорость потребления кислорода, мл O_2 /сут.; 4.86 — оксикалорийный коэффициент, кал/мл O_2 ; c — калорийность тела животных, кал/г сырого веса. Калорийность сырого вещества зоопланктонных организмов меняется от 500 (Методы..., 1968; Методические рекомендации..., 1982) до 700 кал/г (Виноградов, Шуш-кина, 1987) и принималась равной 500 кал/г.

Если температура воды (t) отличается от $20^\circ C$, в результаты расчета трат на обмен следует вносить температурную поправку путем умножения R на множитель $q = 2.25^{0.1(t-20)}$ (Винберг, 1983).

Таким образом, для расчета продукции зоопланктона нами была использована следующая формула:

$$P_z = (C \cdot f - R) \cdot N_z \cdot q = \\ = (0.0746 \cdot W^{0.8} \cdot 0.8 - \frac{0.125 \cdot W^{0.759} \cdot 4.86 \cdot 24}{500}) \cdot N_z \cdot 2.25^{0.1 \cdot (t-20)} \cdot 1000,$$

где P_z — продукция, $мг/м^3$ в сут; N_z — численность зоопланктонных организмов, экз./ $м^3$.

**Таблица 1. Диапазон колебаний
структурно-функциональных характеристик
элементов планктонного сообщества на станции Д-1 в 1999 г.**

Характеристика	Диапазон	Среднее
ЕЕА, нмоль/мл в час	0.00-1.01	0.09 ± 0.02
B_{ph} , мг/м ³	0-481	192 ± 76
N_z , экз./м ³	1811-43204	13686 ± 2073
B_z , мг/м ³	43-471	193 ± 26
P_z , мг/м ³ в сутки	0.8-16.4	5.9 ± 1.0

Пределы варьирования и средние значения оцениваемых биологических параметров приведены в табл. 1.

*Применение факторного анализа для изучения
взаимосвязей структурно-функциональных характеристик
планктона и абиотических факторов среды*

Изучение морских природных экосистем в процессе их функционирования связано с систематизацией большого объема переменных, являющихся характеристиками среды и показателями функционирования организмов. В этих целях используются многомерные методы статистики, в том числе метод главных компонент, являющийся одним из направлений факторного анализа. Сущность метода заключается в преобразовании множества исходных, коррелирующих между собой признаков в небольшое число новых переменных — главных компонент, включающих основную информацию об исследованной совокупности. Применение многокомпонентных моделей, в том числе и метода главных компонент, в экологических исследованиях получило заслуженное признание (Рузова, Крупаткина, 1983; Бобров и др., 1995).

Исходной для факторного анализа послужила матрица, демонстрирующая корреляционные отношения между структурно-функциональными характеристиками планктонного сообщества и гидролого-гидрохимическими параметрами на станции Д-1 в 1999 г. (табл.2).

Для визуализации полученных результатов была построена плеяда, характеризующая силу связи между изучаемыми параметрами с помощью линий различной толщины (рис.4). Как видно из рисунка, биомасса фитопланктона (B^{ph}) имеет положительную корреляцию с экстрацеллюлярной активностью бактерий (ЕЕА) и от-

Таблица 2. Корреляционная матрица взаимосвязей планктона с факторами среды

	$t, ^\circ\text{C}$	$S, \text{‰}$	PO_4^{3-}	Si	NH_3	O_2	$\text{O}_2, \%$	EEA	B_{ph}	B_z	N_z	P_z
$t, ^\circ\text{C}$	1.00											
$S, \text{‰}$	0.01	1.00										
PO_4^{3-}	-0.59	-0.26	1.00									
Si	-0.22	-0.61	0.69	1.00								
NH_3	-0.25	-0.64	0.70	0.83	1.00							
O_2	-0.64	0.14	0.51	0.35	0.36	1.00						
$\text{O}_2, \%$	0.48	-0.15	-0.25	-0.07	0.00	0.31	1.00					
EEA	-0.38	-0.16	0.45	0.39	-0.30	0.58	-0.10	1.00				
B_{ph}	-0.44	0.38	-0.75	-0.03	-0.72	0.51	-0.05	0.73	1.00			
B_z	0.65	-0.30	-0.10	0.32	0.05	-0.17	0.39	-0.10	-0.28	1.00		
N_z	0.72	-0.19	0.16	0.31	0.24	-0.05	0.47	-0.16	-0.44	0.87	1.00	
P_z	0.79	-0.29	-0.25	0.15	-0.06	-0.32	0.39	-0.23	-0.31	0.97	0.89	1.00

Примечание: $t, ^\circ\text{C}$ — температура; $S, \text{‰}$ — соленость; PO_4^{3-} — концентрация фосфатов, мкмоль/л; Si — концентрация кремния, мкмоль/л; NH_3 — концентрация аммонийного азота, мкмоль/л; O_2 — абсолютное содержание кислорода, мл/л; $\text{O}_2, \%$ — относительное содержание кислорода, проценты от насыщения; EEA — экстрацеллюлярная энзиматическая активность бактерий, нмоль/мл в час; B_{ph} — биомасса фитопланктона, мг/м³; B_z — биомасса зоопланктона, мг/м³; N_z — численность зоопланктона, экз./м³; P_z — продукция зоопланктона, мг/м³ в сутки.

рицательную — с содержанием аммиака и фосфатов. Можно предположить, что азот и фосфор, в отличие от кремния, являются лимитирующими факторами для развития водорослей. Тесная связь между структурой и функциональными характеристиками фито- и бактериопланктона объясняется тем, что примерно половину фиксируемого в ходе фотосинтеза углерода планктонные водоросли выделяют прижизненно в виде метаболитов. Это оказывается достаточным субстратом для развития бактериальной флоры. Таким образом, можно говорить о симбиотическом характере развития отношений бактерио- и фитопланктона (Федоров, Соколова, 1972).

Температура воды имеет отрицательную связь с растворимостью кислорода и оказывает положительное влияние на развитие зоопланктона (коэффициент корреляции между B_z и $t, ^\circ\text{C}$ равен +0.65). Так же легко может быть объяснена отрицательная скоррелированность величин солености и концентрации кремния ($r = -0.61$), значительные количества которого являются надежным показателем присутствия речного стока.

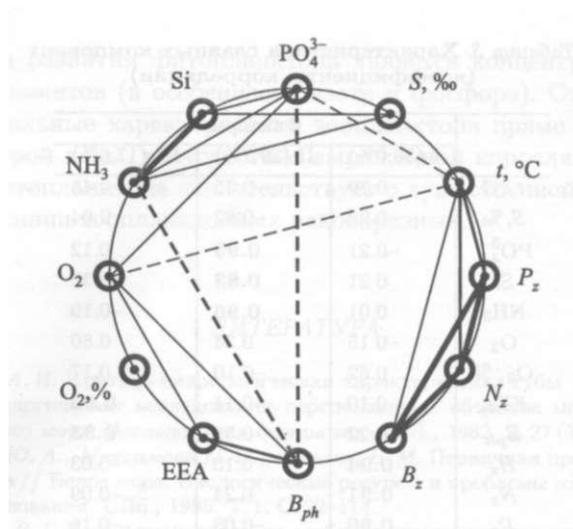


Рис. 4. Корреляционная плеяда взаимосвязей планктона с факторами среды.

Толщина линии обозначает силу связи, сплошные линии отображают прямую, а штриховые — обратную зависимость; коэффициент корреляции по модулю превышает 0.5.

Однако, как показывает практика, коэффициенты корреляции указывают лишь на стохастическую связь между каждой парой признаков, но не раскрывают причинно-следственной зависимости между ними. Эту зависимость помогает раскрыть метод главных компонент, совмещающий принципы корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов. Сущность метода главных компонент заключается в линейном преобразовании корреляционной матрицы, вычисленной на основе исходных данных, в новую матрицу, обладающую рядом свойств, среди которых представляет интерес некоррелированность между собой новых переменных и сохранение величины дисперсии при повороте координатных осей (Боровиков, Боровиков, 1998). В результате компонентного анализа было выделено три фактора, суммарный вклад которых в изменчивость планктонного сообщества составляет 83.3 % (табл. 3). Последующие факторы не рассматривались, поскольку их доля в общей дисперсии незначительна.

Таблица 3. Характеристика главных компонент (коэффициенты корреляции)

	Факторы		
	I (36.0%)	II (29.7%)	III (17.6%)
$t, ^\circ\text{C}$	0.79	-0.35	-0.45
$S, \text{‰}$	-0.29	-0.62	0.04
PO_4^{3-}	-0.21	0.93	0.12
Si	0.21	0.83	0.35
NH_3	0.01	0.96	-0.19
O_2	-0.15	0.34	0.80
$\text{O}_2, \%$	0.62	-0.10	0.17
EЕА	-0.10	0.11	0.90
B_{ph}	-0.22	-0.59	0.83
B_z	0.94	0.10	-0.03
N_z	0.91	0.24	-0.09
P_z	0.96	-0.03	-0.16

Первая главная компонента, описывающая 36.0 % изменчивости сообщества, в качестве параметров с максимальными положительными весовыми нагрузками имеет структурно-функциональные характеристики зоопланктонного сообщества. Вклад второго и третьего факторов в объяснение изменчивости планктонного сообщества составил 29.7 и 17.6% соответственно. Факторные нагрузки в обоих случаях положительны, однако в первом случае они определяются концентрацией биогенных элементов, а во втором — активностью бактерий и биомассой фитопланктона. Из абиотических факторов среды наибольшее влияние на функционирование планктона оказывают температура, концентрации биогенных элементов и абсолютное содержание растворенного кислорода. В целом, применение метода главных компонент показало, что выделяющиеся факторы, имеющие наибольшее влияние на планктонное сообщество, соответствуют трофическим звеньям в пищевой цепи морского планктона.

Таким образом, наиболее значимыми абиотическими факторами, оказывающими влияние на планктонное сообщество, являются температура, концентрация биогенных элементов и абсолютное содержание растворенного кислорода. Определяющим фак-

тором для развития фитопланктона является концентрация биогенных элементов (в особенности азота и фосфора). Структурно-функциональные характеристики зоопланктона прямо связаны с температурой воды, а отсутствие выраженной корреляции с биомассой фитопланктона свидетельствует о существенной роли детрита в питании зоопланктонных ракообразных.

ЛИТЕРАТУРА

Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чула Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Исследования фауны морей. Л., 1982. Т. 27(35). С. 3-16.

Бобров Ю. А., Максимова М. П., Савинов В. М. Первичная продукция фитопланктона // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб., 1995. Т. 1. С. 92-114.

Богоров В. Г. Веса и экологические особенности макропланктеров Баренцева моря // Труды ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 245-258.

Боровиков В. П., Боровиков И. П. Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М., 1998. 608 с.

Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, №1. С. 3-42.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М., 1987. 240 с.

Воронков П. П. Основные черты гидрохимического режима северо-восточной части Кандакшского залива Белого моря // Труды Н.-И. Учрежд. ГУГМС СССР. Сер. 5. 1941. Вып. 2. С. 103-136.

Воронков П. П., Кречман Г. В. Сезонные изменения биомассы и физико-химических условий среды северо-восточной части Кандакшского залива Белого моря // Труды ГГИ. 1939. Вып. 8. С. 119-141.

Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исслед. морей СССР. 1928. Вып. 7-8. 511 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидро-биологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 34 с.

Методы гидрохимических исследований океана. М., 1978. 272 с.

Методы определения продукции водных животных / Ред. Г. Г. Винберг. Минск, 1968. 245 с.

Перцова Н. М. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря // Океанология. 1967. Т. 2. Вып. 2. С. 309-313.

Рузова А. И., Крупаткина Д. К. Использование метода главных компонент в экологии морского фитопланктона (обзор) // Экология моря. Киев, 1983. Вып. 13. С. 65-71.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / Ред. А. В. Цыбань. Л., 1980. 192 с.

Руководство по методам химического анализа морских вод / Ред. С. Г. Орадовский. Л., 1977. 208с.

Соколова Е. В. Кислородный режим восточной части Кандалакшского залива // Труды ГГИ. 1939. Вып. 8. С. 103-118.

Сущенко Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 195 с.

Сущенко Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 207 с.

Сущенко Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных // Докл. АН СССР. 1967. Т. 176, №6. С. 1428-1431.

Трофимов А. В., Голубчик Я. Л. Предвесенний гидрохимический режим Белого моря // Труды ГОИН. М., 1947. Вып. 1 (13). С. 132-154.

Федоров В. Д., Соколова С. А. Об устойчивости планктонного сообщества к некоторым характеристикам внешней среды // Океанология. 1972. Т. 12, № 6. С.1057-1065.

Норре Н.-Г. Use of fluorogenic model substrates for extracellular enzyme activity (EEA) measurement of bacteria // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. 1993. P. 423-131.