

ЗООЛОГИЯ

УДК 574.583(26)

Н. В. Усов

ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА В ЗИМНИЙ ПЕРИОД В ЗАМЕРЗАЮЩЕМ МОРЕ НА ПРИМЕРЕ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БЕЛОГО МОРЯ*

Введение

В зимний период прибрежная зона Белого моря покрыта льдом в течение трех-четырёх месяцев, при этом температура воды опускается ниже 0°C, устанавливается вертикальная гомотермия, и резко падает освещенность водной толщи. Планктонные животные в абсолютном большинстве переживают данный неблагоприятный период либо снижая до минимума уровень метаболизма, либо в виде покоящихся яиц [1, 2, 3, 4]. Лишь к концу зимы увеличивается активность холодноводных животных, которые в это время года приступают к питанию и размножению [5]. Однако до сих пор не известны сроки начала размножения холодноводных планктонных животных в Белом море, так как все исследования зоопланктона в зимний период были однократными [6, 7, 8, 9]. При этом отбор проб проводился не более одного раза в месяц в течение максимум трех месяцев, и рассматривались только несколько массовых холодноводных видов [7]. Однако для беломорского зоопланктона характерны значительные межгодовые колебания обилия и смещение временных границ основных биологических процессов в сообществе [10, 11]. Поэтому для получения четкой картины динамики планктонного сообщества необходимы многолетние непрерывные наблюдения, на что указывала еще Н. М. Перцова в своей работе 1963 г. ([7], с. 108.)

Цель представленной работы — уточнение динамики обилия зоопланктона в течение зимы на основании анализа многолетних непрерывных наблюдений, а также выявление основных ее движущих факторов в условиях замерзающей акватории на примере побережья Белого моря.

Материал и методы исследования

В работе использованы данные круглогодичных сборов планктона и измерений температуры и солености воды с 1964 по 2007 г. Исследования проводились на декадной станции (Д-1), расположенной в устьевой части губы Чупа в Кандалакшском заливе Белого моря, вблизи Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (66°20' с.ш., 33°31' в.д.). Рассмотрен период года, соответствующий гидрологической зиме: с 1 января по 30 апреля. Границы сезона были определены по

* Статья дана в редакции автора.

© Н. В. Усов, 2011

методике А. И. Бабкова [12] с поправками на периодизацию биологических процессов («биологические сезоны»), установленную Р. В. Прыгунковой [11]. Начало зимы соответствует переходу температуры верхнего 25-метрового слоя через 0 °С, а окончание было смещено нами на более раннее время по сравнению со сроком, определенным А. И. Бабковым (30 апреля вместо 20 мая), в соответствии с биологическими сезонами. Так, в начале мая массово появляются науплии *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus minutus*, личинки Cirripedia и другие, что, по определению Р. В. Прыгунковой [11], является признаком начала биологической весны.

Сборы проводили сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см и фильтрующим конусом из мельничного сита с размером ячеей 200 мкм (стандартная сеть). С 1998 г. параллельно со сборами стандартной сетью пробы отбирали сетью тех же размеров, но с ячейей 100 мкм. Сборы производились со льда по горизонтам 0–10, 10–25 и 25 м, дно при общей глубине составляло около 65 м. Обработку количественных проб проводили по стандартной методике [13]. Количество организмов пересчитывали на 1 м³. Для обозначения количества особей планктонных животных в 1 м³ использованы термины «плотность» или «плотность популяции» (для видов) и «численность» (для надвидовых группировок).

При расчете средних значений численности мелких организмов (науплиев) использованы данные сборов сетью с мелкой ячейей, так как они систематически недолавливаются сетью со стандартным размером ячеей.

Тепловодная и холодноводная группировки зоопланктона выделены на основании анализа температурных оптимумов, определенных с использованием оригинальной методики из работы [14]. Температуры, оптимальные для жизнедеятельности планктонных животных, укладываются в диапазон 1,6–4,7 °С для холодноводных видов и 8,2–12,8 °С для тепловодных.

Сборы зоопланктона сопровождалось измерением гидрологических характеристик. Температуру определяли на семи стандартных горизонтах: 0, 5, 10, 15, 25, 50 м и в придонном слое (ок. 65 м) с помощью глубоководного опрокидывающегося термометра типа ТГ с разрешением 0,1 °С или батитермографа ГМ-7III с аналогичным разрешением. Соленость до середины 1970-х годов измеряли путем титрования хлоридов морской воды азотнокислым серебром [15], а в дальнейшем — на электросолемере ГМ-65М по электропроводности. Начиная с 2006 г. соленость и температуру определяли океанологическим зондом CTD MIDAS 500 (Valeport Ltd.).

В зимний период сборы зоопланктона и измерения солености и температуры проводили один раз в месяц (в некоторые годы в начале мониторинга — раз в 10 дней). Однако из-за нестабильности ледовых и погодных условий отбор проб производился в разное время в течение месяца. В итоге наблюдениями оказались охвачены все декады в течение зимы, но крайне неравномерно. В табл. 1 приведено количество наблюдений в разные декады, выполненных за период с 1964 по 2007 г.

Таблица 1. Количество наблюдений, выполненных за период исследований (1961–2007) в разные декады в течение зимнего периода

| Параметр | Декада | | | | | | | | | | | |
|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|--------------|--------------|-------------|--------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
| | 1–10 Янв | 11–20 Янв | 21–31 Янв | 1–10 Фев | 11–20 Фев | 21–28 Фев | 1–10 Мар | 11–20 Мар | 21–31 Мар | 1–10 Апр | 11–20 Апр | 21–30 Апр |
| Гидрология | 5 | 17 | 15 | 15 | 24 | 9 | 13 | 30 | 19 | 22 | 33 | 19 |
| Зоопланктон | 0 | 13 | 10 | 10 | 22 | 6 | 12 | 26 | 14 | 21 | 26 | 19 |

Для сравнения среднемноголетних значений в разные декады в течение зимнего периода использован *t*-критерий. Значимость статистических показателей проверялась на уровне значимости 5%.

Результаты исследования

Гидрология. Температура воды в слоях 0–10 и 10–25 м достоверно не изменяется в течение зимнего периода, тенденция к снижению прослеживается только в нижнем слое водной толщи (рис. 1). В результате, в апреле устанавливается вертикальная

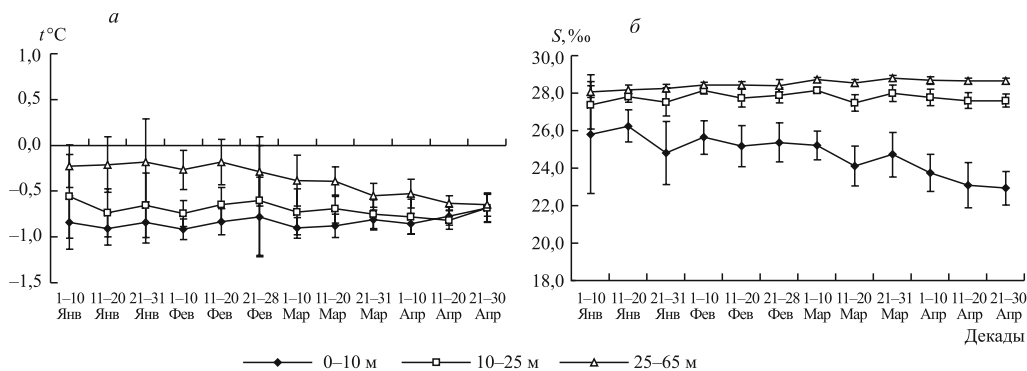


Рис. 1. Динамика температуры (а) и солёности (б) на декадной станции в зимний период
Приведены 95%-ные доверительные интервалы для средних (то же для рис. 2–5).

гомотермия при среднемноголетней температуре воды на всех горизонтах около $-0,7^{\circ}\text{C}$. Наибольшая межгодовая вариабельность зимней температуры наблюдается в конце января в нижнем слое водной толщи, где размах колебаний достигает $3,6^{\circ}\text{C}$. Максимальный разброс значений в слоях 0–10 и 10–25 м отмечен в конце февраля и составил 2,3 и $3,0^{\circ}\text{C}$ соответственно. Изменения солёности в течение зимы также недостоверны. Тенденция к снижению отмечается только в слое 0–10 м: среднемноголетнее значение показателя падает с $24,8\text{‰}$ в начале января до $21,2\text{‰}$ в последнюю декаду апреля (см. рис. 1). Размах межгодовых колебаний солёности максимален в слое 0–10 м в январе и середине апреля ($16,4$ и $16,5\text{‰}$ соответственно). С глубиной диапазон многолетних изменений солёности резко уменьшается, составляя $7,6\text{‰}$ в слое 10–25 м в 3-й декаде января. У дна этот показатель не превышает $3,0\text{‰}$.

Минимальная температура воды ($-1,5^{\circ}\text{C}$) была отмечена несколько раз на глубинах от 0 до 15 м, но наиболее глубокое охлаждение лишь 15 марта 1977 г.: $-1,5^{\circ}\text{C}$ было зафиксировано в диапазоне глубин 5–15 м. Максимальная температура ($+3,1^{\circ}\text{C}$) зарегистрирована у дна 22 января 1968 г. Самой теплой была зима 2006 г. со средней температурой зимнего периода $0,6^{\circ}\text{C}$ в слое 0–65 м, а самой холодной — зима 1976 г. ($-1,0^{\circ}\text{C}$). Минимальная солёность ($0,8\text{‰}$) отмечена на поверхности 20 апреля 1965 г., максимальная ($30,0\text{‰}$) — 21 апреля 1980 г. у дна, на глубине около 65 м. Самые низкие средnezимние значения солёности наблюдались зимой 1982 г. (средняя солёность с января по апрель в слое 0–65 м составила $24,9\text{‰}$), самые высокие — в 1976 г. ($28,9\text{‰}$), т. е. в самую холодную зиму (1976) средняя солёность была максимальна.

Зоопланктон. В зимний период отмечены все встречающиеся в районе исследований виды и группировки планктонных животных (табл. 2), кроме *Centropages hamatus*. Однако далеко не все они встречаются каждую зиму — обычными для зимнего планктона являются 10 видов голопланктона и личинки донных животных двух таксономи-

Таблица 2. Состав зимнего зоопланктона

| Виды и группировки | Доля от суммарной численности, % | Ошибка средней, % |
|---|----------------------------------|-------------------|
| Copepoda | | |
| * <i>Oithona similis</i> Claus** | 42,0 | 4,23 |
| * <i>Pseudocalanus minutus</i> (Kroyer)** | 19,8 | 1,90 |
| * <i>Microsetella norvegica</i> Boeck** | 16,7 | 2,28 |
| * <i>Oncaea borealis</i> Sars | 14,5 | 0,56 |
| * <i>Metridia longa</i> Lubbock | 8,5 | 0,52 |
| * <i>Calanus glacialis</i> Jaschnov | 1,1 | 0,08 |
| * <i>Acartia longiremis</i> (Lilljeborg) | 1,0 | 0,09 |
| <i>Temora longicornis</i> (Müller) | 0,3 | 0,10 |
| Cladocera | | |
| <i>Podon</i> spp. | 1,5 | 1,26 |
| <i>Evadne nordmanni</i> Lovén | 0,3 | 0,09 |
| Chaetognatha | | |
| * <i>Sagitta elegans</i> Verrill | 0,4 | 0,03 |
| Appendicularia | | |
| <i>Oikopleura vanhoeffeni</i> Lohman | 0,4 | 0,03 |
| * <i>Fritillaria borealis</i> Lohman | 0,8 | 0,10 |
| Hydrozoa | | |
| * <i>Aglantha digitale</i> (O.F. Muller) | 0,4 | 0,03 |
| Infusoria (Tintinnidae) | | |
| <i>Parafavella</i> sp.** | 3,5 | 0,88 |
| Личинки | | |
| *Gastropoda | 1,0 | 0,08 |
| *Polychaeta | 0,8 | 0,09 |
| Echinodermata | 0,5 | 0,23 |
| Ascidia | 0,2 | 0,05 |
| Bivalvia | 0,6 | 0,10 |
| Cirripedia | 0,8 | 0,19 |
| Bryozoa | 0,1 | 0,04 |

Примечание. Указаны доли видов и группировок в суммарной численности зоопланктона. Жирным шрифтом выделены холодноводные виды; * — виды и группы, обычные для зимнего планктона, т. е. встречающиеся каждый год; ** — собранные сетью с мелкой ячейей (100 мкм).

ческих групп (Polychaeta и Gastropoda). Основу суммарной численности зоопланктона в течение зимы составляют копеподы *Pseudocalanus minutus*, *Oithona similis*, *Microsetella norvegica* и *Oncaea borealis* (в сумме более 90%). Наиболее многочисленным видом является *O. similis*, составляющая 42% от суммарной численности зоопланктона. Доля остальных животных по отдельности не превышает 10% (см. табл. 2).

В январе и феврале численность зоопланктона опускается до наименьших значений в течение года: в среднем по всей толще воды в феврале насчитывается 766 экз./м³ против 11 140 экз./м³ в июле, во время годового максимума. Существенное увеличение суммарной численности зоопланктона в слое 0–10 м начинается в апреле (рис. 2), причем уже

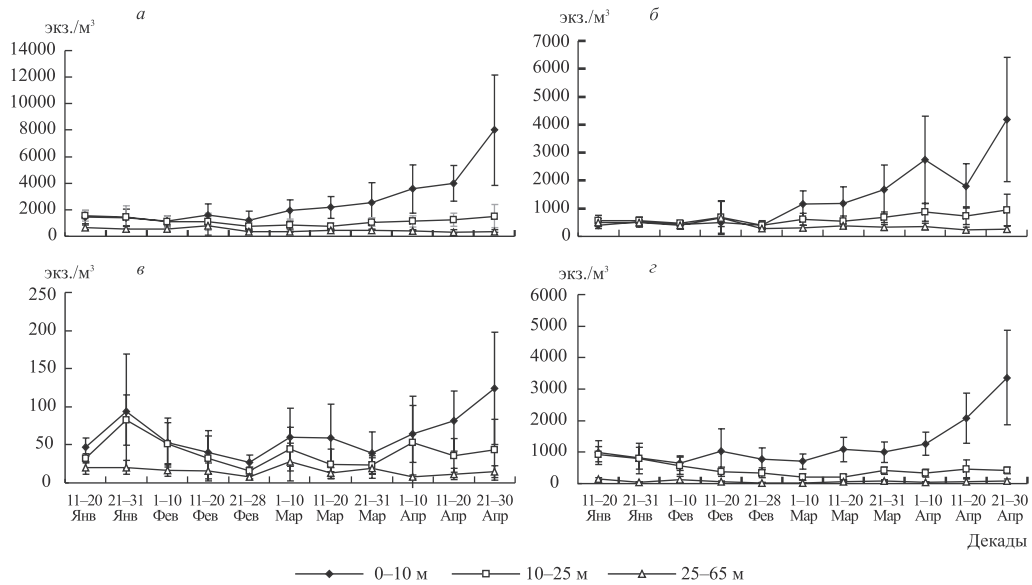


Рис. 2. Динамика численности зоопланктона (а), группировок холодноводных (б) и тепловодных (в) животных и эврибионта *Oithona similis* (г) в течение зимы

в первой декаде месяца численность достоверно выше, чем в начале зимы ($p \leq 0,01$). При этом на нижних горизонтах величины обилия почти не изменяются с января по апрель. Увеличение обилия зоопланктона в верхнем 10-метровом слое связано, прежде всего, с ростом численности холодноводного комплекса и эврибионта *Oithona similis*. Обилие холодноводной группировки, в свою очередь, повышается в основном за счет увеличения плотности популяции массового вида *Pseudocalanus minutus* (рис. 3), обилие которого к концу апреля, несмотря на межгодовые колебания, достоверно выше, чем в начале марта ($p = 0,01$). Наибольший вклад в изменения плотности популяции данного вида вносят старшие копеподитные стадии (С3–С5) и науплии, хотя рост численности отмечен для всех стадий развития *Pseudocalanus*. Изменения плотности популяции *Oncaea borealis*, второго по численности вида в холодноводной группе, недостоверны на всех горизонтах, лишь в слое 25–65 м наблюдается слабая тенденция к снижению (см. рис. 3). Большую часть популяции данного вида составляют половозрелые особи. Плотность популяции крупного арктического вида *Calanus glacialis* изменяется

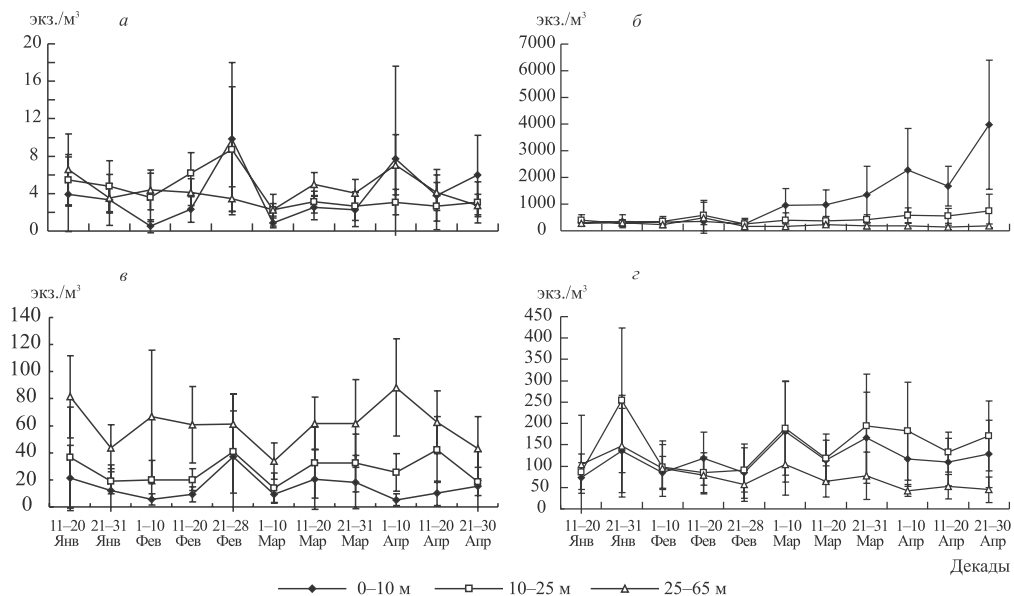


Рис. 3. Динамика плотности популяций холодноводных видов на разных горизонтах водной толщи

зимой в пределах 0–10 экз./м³ на всех горизонтах, при этом ни в динамике, ни в вертикальном распределении не выявлено никаких закономерностей (см. рис. 3). *C. glacialis* весь зимний период представлен 4–6-й копепоидными стадиями, при этом преобладают самки, за которыми по численности следуют копепоиды 4-й стадии. Науплии и младшие копепоиды (C1–C3) встречаются в сборах крайне редко. В динамике обилия *Metridia longa* с января по апрель закономерности также не выражены. Большая часть популяции этого вида обитает в течение зимы в нижнем слое водной толщи (25–65 м). *M. longa* представлена всеми стадиями развития, при этом меньше всего отмечается науплиев, а наиболее многочисленны копепоиды 3-й стадии.

Эврибионт *Oithona similis* является самым многочисленным видом на декадной станции зимой. В своем вертикальном распределении *O. similis* тяготеет к верхнему 10-метровому слою, где, начиная с первой декады апреля, в основном и происходит рост популяции этого вида (см. рис. 2). В результате плотность популяции в конце апреля достоверно выше, чем в начале зимы ($p = 0,005$). Зимой встречаются все стадии развития *O. similis* с абсолютным преобладанием старших копепоидных стадий (3–5-й стадии), за счет которых и происходит рост плотности популяции.

В динамике обилия тепловодной группировки нет столь четко выраженных закономерностей (см. рис. 2). В своем вертикальном распределении тепловодные организмы придерживаются верхнего 25-метрового слоя. По многолетним данным, минимум численности этой группы приходится на февраль, а последующий рост численности происходит за счет старших копепоидных стадий *Acartia longiremis* и *Microsetella norvegica*. Зимний максимум численности тепловодных организмов наблюдается в середине января и связан со скачком плотности *Microsetella norvegica* и личинок *Gastropoda*.

Увеличение обилия холодноводных видов связано в первую очередь с формированием преднерестовых скоплений, на что указывают линька старших копепоидов

и рост численности половозрелых стадий и науплиев. Размножение и развитие холодноводных видов *Copepoda* начинается еще подо льдом при минимальных температурах. Науплии *Pseudocalanus minutus* появляются в планктоне уже в марте (рис. 4). Самая ранняя дата, когда они были обнаружены в планктоне, 3 марта 1964 г., но в некоторые годы их массовое появление задерживалось до мая, например, в 1969 и 1985 гг. Мас-

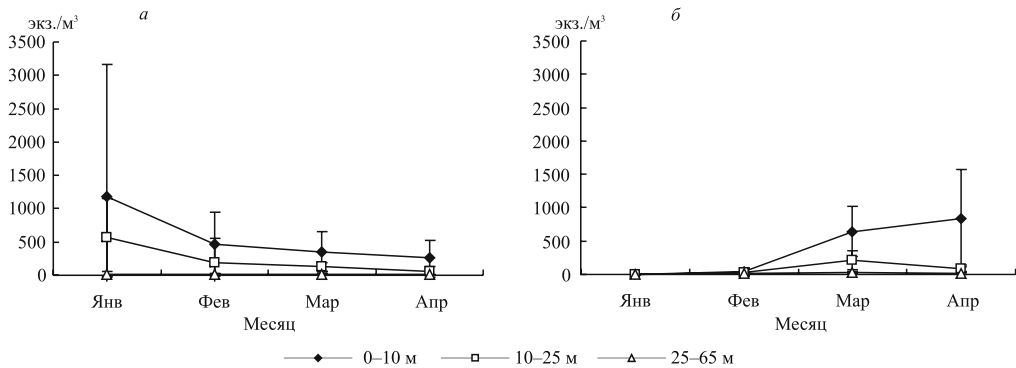


Рис. 4. Динамика численности науплиев двух наиболее массовых видов зоопланктона по данным сборов сетью с размером ячеи 100 мкм

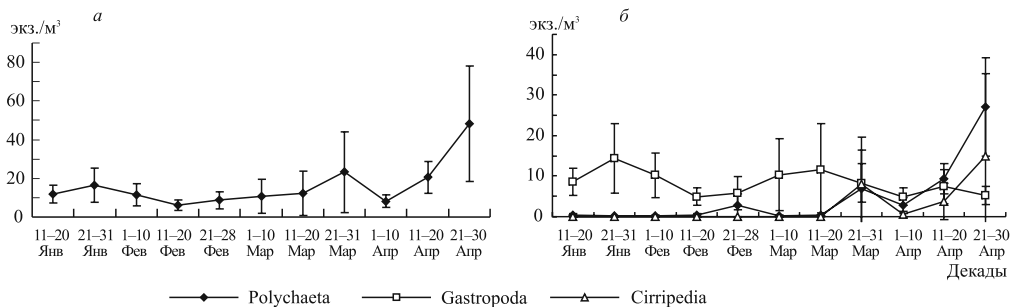


Рис. 5. Динамика суммарной численности планктонных личинок донных животных (а) и наиболее многочисленных их групп (б) в течение зимы

совое размножение *Calanus glacialis* начинается несколько позже, чем у предыдущего вида, в мае, однако первые науплии появляются в начале апреля. Науплии *Metridia longa* встречаются далеко не каждый год — в абсолютном большинстве зимних проб они не отмечены, но в течение периода наблюдений трижды отмечались скачки их плотности в середине марта — начале апреля: в 1964, 1983 и 1986 г. (50 экз./м³ и два по 10 экз./м³ соответственно). В зимний период присутствуют в больших количествах также науплии эврибионтного вида *Oithona similis*, но, как было сказано выше, их плотность убывает в течение зимы в результате превращения в младших копеподитов (см. рис. 4). Науплиальные стадии тепловодных копепоид крайне малочисленны: из этой группы встречаются только науплии *Acartia longiremis*, но в единичных количествах и не каждый год, как правило, в первой половине зимы.

Зимой в планктоне также присутствуют пелагические личинки донных животных, но не более 2% от суммарного обилия зоопланктона. При этом меропланктон состоит почти исключительно из личинок Polychaeta, Gastropoda и Cirripedia, из которых только последние встречаются зимой не каждый год, так как, по многолетним данным, пик плотности личинок Cirripedia четко ограничен во времени и приходится на май. Численность планктонных личинок к концу зимы увеличивается, причем наиболее интенсивный рост обилия можно отметить в апреле — в это время возрастает численность личинок Cirripedia и Polychaeta (рис. 5). Обилие личинок Gastropoda, напротив, демонстрирует тенденцию к снижению в течение зимы, хотя изменения недостоверны. Остальные личинки встречаются в единичных количествах и не каждый год.

Обсуждение результатов исследования

В течение зимнего периода обилие массовых видов зоопланктона увеличивается, причем максимальные изменения приходится на апрель, когда температура воды и соленость опускаются до минимальных значений. Температура воды в это время значительно ниже оптимальной для данных видов. Кроме того, в апреле имеет место вертикальная гомотермия, несмотря на то что организмы зоопланктона концентрируются в верхнем 10-метровом слое водной толщи. Интенсивные изменения в планктоне в столь неблагоприятных условиях и их вертикальное распределение указывают на то, что существуют факторы, более важные для сообщества, чем температура воды и соленость.

Соленость в Белом море влияет на зоопланктон крайне слабо, особенно в зимние месяцы. Исследования по соленостной резистентности морских планктонных животных говорят о том, что колебания значений данного фактора в пределах 10–20% средней солености водоема оказывают незначительное влияние на их жизнедеятельность [16, 17]. А для некоторых беломорских видов этот диапазон даже больше: *Temora longicornis* устойчива к соленостям от 11 до 26‰, что превышает 50% средней солености на декадной станции [18]. С другой стороны, значение весеннего распреснения для зоопланктона не так высоко, как следовало бы ожидать.

Планктонные организмы могут совершать вертикальные миграции, активно избегая неблагоприятных условий, в том числе и резких колебаний солености [17]. Учитывая, что влияние пресной воды не распространяется глубже верхнего метрового слоя водной толщи (собственные данные), можно предположить, что организмы зоопланктона в Белом море способны легко избегать воздействия низкой солености, опускаясь глубже опресненного слоя. Отчасти это подтверждается тем, что весенний приток пресной воды не влияет на ход сезонной динамики зоопланктона [19].

Уровень первичной продукции, лежащей в основе общей продукции планктонного сообщества, в зимний период опускается до минимальных годовых значений [20, 21]. Отсутствие кормовой базы для развития молоди вынуждает холодноводных *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus* переживать длительный малопродуктивный период в неактивном состоянии за счет запасов питательных веществ [1, 2, 22, 23]. Но уже ранней весной в результате увеличения количества света запускается механизм продуцирования — к такому выводу пришли еще в 1930-е годы П. П. Воронков и Г. В. Кречман [24]. Не температура воды, не концентрация биогенов, а именно свет, по их данным, является фактором, лимитирующим развитие фитопланктона в зимний

период. Важность световой энергии для начала продуцирования в отсутствие других существенных стимулов подчеркивали Р. Дж. Коновер и М. Хантли в работе [25], посвященной адаптациям копепод к существованию подо льдом. Сопоставление динамики температуры воды, освещенности и обилия фитопланктона показало, что в Белом море количество света важнее для планктонных водорослей, чем температура, так как массовое развитие фитопланктона начинается еще при отрицательных температурах воды [21, 26]. С первых чисел марта наблюдается увеличение числа видов ледовых водорослей и их обилие в толще льда, прежде всего, на его нижней поверхности [26, 27]. Несколько позже появляются в массе планктонные водоросли. Этим ранним цветением пользуются холодноводные представители зоопланктона *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus* [8, 21, 28, 29]. Столь раннее начало размножения имеет важный биологический смысл: новое поколение появляется на свет, будучи обеспеченным пищей во время пика весеннего цветения фитопланктона [1, 8, 30, 31].

Использование ледовой флоры описано и для *Metridia longa* в Гудзоновом заливе [32]. В Белом море жизненный цикл этого рачка значительно отличается: пик его размножения имеет место осенью, а нерест продолжается и зимой [4]. Однако по материалам многолетних наблюдений, науплии *Metridia* в это время года практически отсутствуют на декадной станции. В своем распределении *Metridia longa* тяготеет к районам больших глубин, лишь в малых количествах появляясь у берегов [4, 19]. Развитие *Oncaea borealis* в конце зимнего периода, по-видимому, тоже связано с криопланктонной флорой, на что указывает относительно высокое обилие вида в слое 0–25 м. Однако по данным некоторых авторов, этот вид является хищным [33, 34, 35, 36]. По всей видимости, *Oncaea* пользуется ростом вторичной продукции, связанным с цветением криофлоры. Действительно, популяция *Oncaea* сразу после схода льда и начала прогрева воды концентрируется в слоях 10–25 и 25–65 м до следующей зимы, глубже слоя максимума первичной продукции [20]. Питание и развитие *Oncaea borealis* в Белом море до сих пор не изучено, поэтому пока нельзя делать однозначные выводы о факторах, управляющих жизненным циклом этого вида.

Сохранению высокой плотности популяции *Oithona similis* зимой при температурах ниже оптимальной [14] способствует широкий спектр питания — это и фитофагия, и хищничество, и потребление фекальных пеллет других видов [23, 33, 37, 38, 39]. Можно предположить, что пищу *O. similis* находит в основном на нижней поверхности льда, где развивается криопелагическая фауна и флора [27, 40], либо использует растущую вторичную продукцию.

Анализ жизненных циклов тепловодных планктеров показывает, что зимой не происходит их размножения, а соответственно и воспроизводства [19]. Следовательно, их обилие в течение зимы должно только падать. Однако в апреле, когда температура воды еще далека от оптимальной для тепловодных животных [14], начинается рост плотности популяции *Acartia longiremis*. Как и рост численности холодноводных животных и эврибионта, он совпадает с началом развития криопланктонной флоры, т. е. главную роль в данном случае, скорее всего, также играет пищевой фактор. Действительно, показано, что для некоторых тепловодных (бореальных) копепод количество и качество пищи не менее важно, чем температура среды [41, 42]. Бореальная *Acartia bifilosa* в Балтийском море возобновляет развитие подо льдом в конце марта при минимальных температурах воды, причем пик обилия науплиев и копеподитов приходится на время схода льда [43].

Важность пищевого фактора подтверждается исследованиями на незамерзающих акваториях, где цветение фитопланктона может растягиваться во времени и даже смещаться на другое время года. В частности, в заливе Наррагансетт у берегов США (41°30' с. ш.) [44, 45] и в Неаполитанском заливе [42] цветение планктонных водорослей может происходить практически в любое время года, но чаще и интенсивнее в зимне-весенний период. Со всеми такими пиками первичной продукции связано массовое развитие зоопланктона, питающегося планктонными водорослями.

Таким образом, температура воды зимой, по крайней мере, до схода льда, существенно не влияет на планктонные организмы. Скорее всего, причиной низкого обилия зоопланктона в зимний период и движущим фактором роста его численности в конце зимы является количество доступной пищи. Именно состояние кормовой базы в период размножения массовых видов может быть одним из важнейших факторов, влияющих на развитие сообщества в течение сезона вегетации. Следовательно, наблюдение над ледовой флорой и фитопланктоном в конце зимнего периода может иметь большое значение для прогноза количественного развития зоопланктона в течение года.

В 2008 г. в рамках мониторинга зоопланктона и параметров среды на Беломорской биостанции Зоологического института начаты измерения содержания хлорофилла *a*, растворенного органического вещества и взвеси. Накопление этих данных в течение нескольких лет позволит проверить на оригинальном материале гипотезы, построенные на основании анализа литературных источников. Эта информация повысит также прогностическую ценность мониторинга на декадной станции.

* * *

Автор искренне благодарен всем сотрудникам Беломорской биостанции ЗИН, участвовавшим в мониторинговых исследованиях зоопланктона в течение 40 лет. Исследования выполняются при поддержке: Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», Подпрограммы «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение».

Литература

1. Арашкевич Е. Г., Кособокова К. Н. К вопросу о жизненной стратегии растительных копепоидов: физиология и биохимический состав зимующего фонда *Calanus glacialis* в условиях голодания // Океанология. 1988. Т. 28, вып. 4. С. 657–662.
2. Кособокова К. Н. Возрастные и сезонные изменения биохимического состава веслоного рачка *Calanus glacialis* Jashnov в связи с особенностями его жизненного цикла в Белом море // Океанология. 1990. Т. 30, вып. 1. С. 138–146.
3. Перцова Н. М. Жизненный цикл и экология тепловодной копепоиды *Centropages hamatus* в Белом море // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 7. С. 1013–1022.
4. Перцова Н. М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море // Труды Беломорской биол. станции МГУ. 1974. Т. 4. С. 14–31.
5. Перцова Н. М., Кособокова К. Н. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Кроуер) в Белом море // Океанология. 1996. Т. 36, № 5. С. 747–755.
6. Камшилов М. М. Зимний зоопланктон Белого моря // Докл. АН СССР. 1952. Т. 85, № 6. С. 1403–1406.

7. *Перцова Н. М.* Зимний зоопланктон Великой Салмы Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. 1963. Вып. 1. С. 107–112.
8. *Кособокова К. Н., Ратькова Т. Н., Сажин А. Ф.* Ранне-весенний зоопланктон подо льдом губы Чупа (Белое море), 2002 г. // Океанология. 2003. Т. 43, № 5. С. 734–743.
9. *Кособокова К. Н., Перцова Н. М.* Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы // Океанология. 2005. Т. 45, № 6. С. 866–878.
10. *Бабков И. А., Прыгункова Р. В.* Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: тез. докл. Л., 1974. С. 99–100.
11. *Прыгункова Р. В.* Различия в смене биологических сезонов в планктоне губы Чупа (Белое море) в разные годы // Исследования фауны морей. 1985. Т. 31(39). С. 99–108.
12. *Бабков А. И.* О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря) // Исследования фауны морей. 1985. Т. 31(39). С. 84–88.
13. *Жадин В. И.* Методы гидробиологического исследования. М., 1960. 191 с.
14. *Зубаха М. А., Усов Н. В.* Температурные оптимумы массовых видов зоопланктона Белого моря // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 5. С. 347–351.
15. *Руководство по методам химического анализа морских вод.* Л.: Гидрометеиздат, 1977. 208 с.
16. *Hopper A. F.* The resistance of marine zooplankton of the Caribbean and South Atlantic to changes in salinity // *Limnology and Oceanography*. 1959. Vol. 5, N 1. P. 43–47.
17. *Lance J.* Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 1962. Vol. 42, N 2. P. 131–154.
18. *Хлебович В. В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
19. *Прыгункова Р. В.* Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. 1974. Т. 13 (21). С. 56–64.
20. *Хлебович Т. В.* Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. 1974. Т. 13 (21). С. 56–64.
21. *Ильяш Л. В., Житина Л. С., Федоров В. Д.* Фитопланктон Белого моря. М., 2003. 168 с.
22. *Richter C.* Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea // *Berichte zur Polarforschung*. 1994. Vol. 154. 87 S.
23. *Lischka S., Giménez L., Hagen W., Ueberschär B.* Seasonal changes in digestive enzyme (trypsin) activity of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // *Polar Biol*. 2007. Vol. 30, N 10. P. 1331–1341.
24. *Воронков П. П., Кречманг В.* Сезонные изменения биомассы планктона и физико-химических условий среды северо-восточной части Кандалакшского залива Белого моря // Труды Гос. гидрол. ин-та. 1939. Вып. 8. С. 119–141.
25. *Conover R. J., Huntley M.* Copepods in ice-covered seas — distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas // *J. Mar. Systems*. 1991. Vol. 2, N 1–2. P. 1–41.
26. *Структура прибрежной экосистемы льда в зоне взаимодействия река–море / Мельников И. А., Дикарев С. Н., Егоров В. Г., Колосова Е. Г., Житина Л. С.* // Океанология. 2005. Т. 45, № 4. С. 542–550.
27. *Михайловский Г. Е., Житина Л. С.* Криопланктонная флора Белого моря и ее сезонная динамика, выявленная методами корреляционного анализа // Океанология. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 796–803.
28. *Житина Л. С., Федоров В. Д.* Ледово-планктонные водоросли побережья Белого моря // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16: Биология. 2003. № 1. С. 24–31.
29. *Hirche H. J., Kosobokova K.* Early reproduction and development of dominant calanoid copepod in the sea ice zone of the Barents Sea — need for a change of paradigm? // *Mar. Biol*. 2003. Vol. 143, N 4. P. 769–781.

30. *Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean* / Ashjian C. J., Campbell R. G., Welch H. E., Butler M., Van Keuren D. // *Deep-Sea Research*. Pt. I. 2003. Vol. 50, N 10. P. 1235–1261.
31. *Varpe Ø., Jørgensen C. Tarling G. A. Fiksen Ø.* The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments // *Oikos*. 2009. Vol. 118, N 3. P. 363–370.
32. *Runge J. A., Ingram R. G.* Underice grazing by planktonic calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southwestern Hudson Bay // *Limnol. Oceanogr.* 1991. Vol. 33, N 2. P. 280–286.
33. *Петуна Т. С.* Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев, 1981. 240 с.
34. *Пастернак А. Ф.* Питание веслоногих рачков рода *Oncaea* (Cyclopoida) в юго-восточной части Тихого океана // *Океанология*. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 808–812.
35. *Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 2, ч. 2. М., 1988. 356 с.
36. *Wickstead J. H.* Food and feeding in pelagic copepods // *Proc. Zool. Soc. London*. 1962. Vol. 139, N 4. P. 545–555.
37. *Волошина Г. В.* Качественный состав пищи и суточный ритм питания массовых копепод Северного моря // *Труды АтлантНИРО*. 1978. № 76. С. 85–93.
38. *Atkinson A.* Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean // *J. Mar. Systems*. 1998. Vol. 15, N 1–4. P. 289–311.
39. *Lischka S., Hagen W.* Seasonal lipid dynamics of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // *Mar. Biol.* 2007. Vol. 150, N 3. P. 443–454.
40. *Мельников И. А.* Экосистемы морского льда и верхнего слоя океана в условиях глобальных изменений в Арктике // *Биол. моря*. 2005. Т. 31, №1. С. 3–10.
41. *Martynova D. M., Graeve M., Bathmann U. V.* Adaptation strategies of copepods (superfamily Centropagoidea) in the White Sea (66°N) // *Polar biol.* 2009. Vol. 32, N 2. P. 133–146.
42. *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* / Ribera d'Alcala M., Conversano F., Corato F., Licandro P., Mangoni O., Marino D., Mazzocchi M. G., Modigh M., Montresor M., Nardella M., Saggiomo V., Sarno D., Zingone A. // *Scientia Marina*. 2004. Vol. 68, suppl. 1. P. 65–83.
43. *Werner I., Auel H.* Environmental conditions and overwintering strategies of planktonic metazoans in and below coastal fast ice in the Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Sarsia*. 2004. Vol. 89, N 2. P. 102–116.
44. *Li Y., Smayda T. J.* Temporal variability of chlorophyll in Narragansett Bay, 1973–1990 // *ICES J. Mar. Sci.* 1998. Vol. 55. P. 661–667.
45. *Borkman D. G., Smayda T.* Multidecadal (1959–1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA // *J. Sea Research*. 2009. Vol. 61, N 1–2. P. 84–94.

Статья поступила в редакцию 17 марта 2011 г.

Замеченные опечатки в работе

Как должно быть:

1. Подпись к рисунку 3

Рис. 3. Динамика плотности популяций холодноводных видов на разных горизонтах водной толщи: *Calanus glacialis* (а), *Metridia longa* (б), *Pseudocalanus minutus* (в) и *Oncaea borealis* (г). Обозначения – см. рис 2.

2. Подпись к рисунку 4

Рис. 4. Динамика численности науплиев двух наиболее массовых видов зоопланктона по данным сборов сетью с размером ячеи 100 мкм: *Oithona similis* (а) и *Pseudocalanus minutus* (б).

3. Рисунок 5: Легенда относится к правой части рисунка:

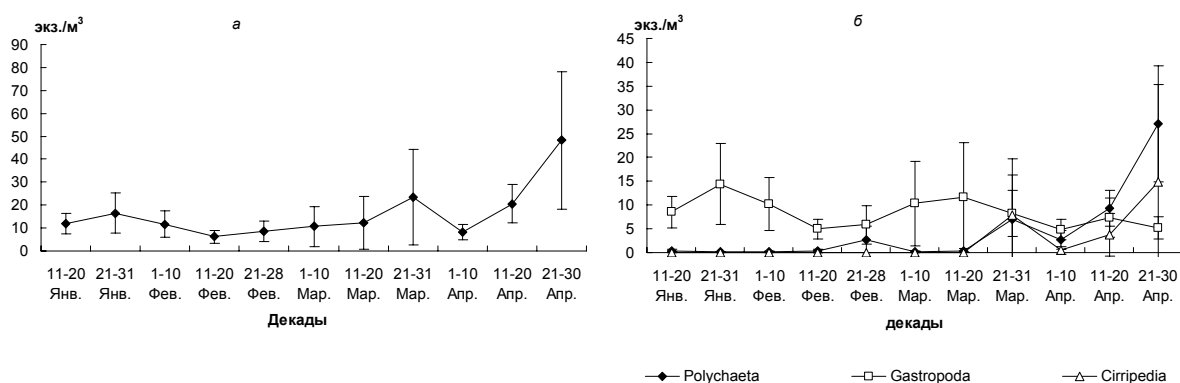


Рисунок 5. Динамика суммарной численности планктонных личинок донных животных (а) и численности наиболее многочисленных их групп (б) в течение зимы.