

Беломорская биологическая станция МГУ
Институт океанологии РАН

Комплексные исследования
Бабьего моря,
полуизолированной
беломорской лагуны:
геология, гидрология, биота —
изменения на фоне
трансгрессии берегов

(Труды Беломорской биостанции МГУ т. 12)

*Под общей редакцией
В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко,
П.Ю. Дгебуадзе, А.Б. Цетлина*

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2016

Сезонные и пространственные изменения структуры зоопланктонного сообщества Белого моря в губах ковшового типа (на примере Бабьего моря и губы Никольской)

Д.М. Мартынова, И.П. Кутчева, А.Д. Наумов

Беломорская биологическая станция, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург.

E-mail: daria.martynova@gmail.com

Seasonal and spatial dynamics of the zooplankton community structure in the scoop-type inlets of the White Sea (Babye More and Nikolskaya inlet)

D.M. Martynova, I.P. Kutcheva, A.D. Naumov

Сезонная динамика и пространственная структура зоопланктонных сообществ ковшовых губ Белого моря были изучены в 1999 и 2013 гг. на примере губы Никольской и Бабьего моря, расположенных на Карельском берегу Кандалакшского залива. В 1999 г. отбор зоопланктонных проб вели по 5 горизонтам от дна до поверхности. В 2013 г. наличие автоматических датчиков позволило достаточно точно определять водные слои в режиме реального времени, и отбор проб зоопланктона вели с привязкой к термогалинной структуре вод на каждой станции. Показано, что стандартные методы изучения морского (океанического) планктона по стандартным горизонтам большой протяженности неприменимы для исследований в мелководных частях моря, характеризующегося сильной сезонной стратификацией водных слоев. Толщина водных слоев в ковшовых губах может составлять от 2 до 7 м, и термогалинная структура может быть определена только с помощью погружных датчиков непрерывной записи. Показано также, что тонкая термогалинная вертикальная структура водного столба в ковшовых губах Белого моря во многом определяет особенности вертикального распределения зоопланктона. С одной стороны, полученная картина вертикального распределения отличается от открытых частей моря по глубинам и толщине слоев, а, с другой — повторяет эту структуру, но в качественном аспекте, когда выделяется верхний слой летнего моря, промежуточный слой, и слой нижнего моря, где даже летом на небольших глубинах существует сообщество арктических и бореально-арктических видов зоопланктона. Вопрос происхождения последних (локальная популяция или ежегодно пополняемая в весенний период с водообменом) остается открытым и требует специальных исследований. Мы предполагаем, что губы ковшового типа могут служить микромоделью Белого моря.

Seasonal dynamics and spatial structure of the zooplankton communities of the scoop-type inlets of the White Sea have been studied in 1999 and 2013 in Nikolskaya Inlet and Babye More (Karelian Coast, Kandalaksha Bay). In 1999, the zooplankton has been sampled by 5-m water layers from the bottom to the surface. In 2013, the real-time CTD

use allowed tracking the fine thermohaline structure of the water column, so the zooplankton sampling was set in regard to the water layers defined. It was found that standard sampling methods used for the marine (oceanic) areas, when the tows performed for the water layers of significant thickness, could not be applied for similar studies performed in shallow areas of the seas characterized by strong stratification of the water layers. The water layers in the scoop-type inlets constituted only 2 to 7 m thickness, so the only probe scanning of the water column may allow applying a correct sampling scheme. Fine thermohaline structure of the water column also affected the peculiarities of the vertical distribution of the zooplankton. On one hand, the registered pattern differed greatly from the vertical distribution observed for the open sea areas, on another, the vertical distribution resembled such by the principal scheme, when the summer upper layer, transitional, and bottom layers were defined; the last one was inhabited by the Arctic and Arcto-boreal species even during the summer despite of small depths. The origin of these species, i.e. if they sustain here the local population or come again every spring by the water exchange, is still open and requires targeted studies. We also assume that the scoop-type inlets may serve as the micromodels of the White Sea.

Введение

Исследования зоопланктонного сообщества, особенностей гидрологического и гидрохимического режима Белого моря проводятся более ста лет, с конца XIX века. Своеобразие геоморфологического строения Белого моря, структуры и динамики его водных масс определяет противоположный Арктическому бассейну инвертированный характер вертикальной зональности зоогеографических комплексов (Бабков, Голиков, 1980). Летом в Белом море наблюдается резкая стратификация водных масс, разделенных термоклинном. Глубина термоклина различна и меняется в течение летнего сезона по мере прогревания верхних слоев воды, достигая глубины 50 и более метров (Бабков, 1991). На декадной станции у мыса Картеш (Кандалакшский залив, губа Чупа, глубина 65 м) в теплые годы в разгар гидрологического лета его вообще может не наблюдаться, особенно в последнее десятилетие (Usov et al., 2013). Нижним слоям воды под термоклинном присущи низкие температуры и максимальные для моря значения солености (Шокальский, 1917; Дерюгин, 1928; Пантюлин, 2005). С вертикальной стратификацией вод связано и распределение зоогеографических группировок планктона. Арктические и бореально-арктические виды летом строго приурочены к нижнему слою воды под термоклинном, а бореальные виды и космополиты обитают в верхних слоях. Наибольшие сезонные изменения происходят в поверхностных водах до глубины 100 м, где в течение года значительно изменяются температура, солевой режим и условия освещенности. В этих водах, населенных видами, принадлежащим к разным географическим группировкам, наиболее выражена смена видового состава по сезонам и изменение в распределении видов (Перцова, 1971, 1974б; Зеликман, 1977). Общее количество зоопланктона поддерживается из года в год на постоянном уровне благодаря существованию в Кандалакшском заливе разнообразных экологических комплексов: от холодноводного высокоарктического до тепловодного бореального, от типично неритического комплекса до океанического.

В открытых частях Белого моря и в прибрежных глубоководных акваториях Кандалакшского залива ярко выражена сезонная смена сообществ (Конопля, Кокин, 1973; Прыгункова 1977а,б; Голиков и др., 1989; Кутчева, 1997). Весенний зоопланктон (апрель – начало июня) представлен примерно 40 видами, в основном бореально-

арктическими и эврибионтными. Доминантами по численности являются девять видов, из которых шесть — копеподы. В мае—июне в зоопланктоне поверхностного слоя происходит быстрая смена экологических комплексов. В зависимости от особенностей прогрева воды сроки появления и массового развития планктонных форм могут отличаться год от года, иногда период перехода от гидрологической весны к гидрологическому лету занимает менее двух недель (Кутчева, Прыгункова, 1992; Кутчева, 1995).

Летом в верхнем, хорошо прогретом 10-метровом слое воды обычно обитают теплолюбивые и эвритермные виды (*Temora longicornis*, *Oithona similis*, *Acartia longiremis*). В годы, когда массовое развитие получают неритические виды, тепловодные или эвритермные, общая биомасса зоопланктона в верхнем слое оказывается наиболее высокой, а с глубиной резко падает (Прыгункова, 1987). В верхнем 25-метровом слое биомассу зоопланктона составляют типично неритические виды *Acartia longiremis*, *A. bifilosa* (Перцова, 1962, 1963, 1970), *Centropages hamatus*, *Triconia (=Oncaea) borealis*, молодь *Pseudocalanus minutus*, меньший вклад привносят неритические виды *Temora longicornis*, *Evadne nordmanni*, *Podon leuckarti*, молодь *Calanus glacialis*, а также океанические виды *Oithona similis* и *Aglantha digitale* (Прыгункова, 1982). Необходимо отметить, что вертикальное распределение зоопланктонных сообществ отличается в открытых частях моря и в прибрежных районах. Летом в глубоководных (открытых) частях моря наибольшая биомасса наблюдается в слое воды под термоклином, где сосредоточены основные популяции крупных холодноводных видов. На мелководьях летом и осенью максимальная биомасса зоопланктона, напротив, наблюдается в слое 0–2,5 м и превышает таковую в открытых участках моря в поверхностном слое воды в 3–4 раза (Кокин, 1976). Особую роль здесь получают ларваценовые комплексы (Шилин, 1989; Максимович, Шилин, 1997).

Хорошо известно, что донная фауна локальных депрессий дна существенно отличается от фауны на соответствующих глубинах основной акватории (Андряшев, 1974). Наиболее резко эти различия проявляются при изучении внутриконтинентальных водоемов, отделенных порогом и расположенных в районе границ биогеографических областей. Одним из самых крупных водоемов подобного типа является Белое море, представляющее собой, по сути, ковшовую лагуну. В то же время в пределах Белого моря встречается большое количество ковшей и лагун второго и даже третьего порядков, изучение которых началось еще в конце позапрошлого столетия (Книпович, 1893). В Белом море к ним относятся губы Бабье море (Гурвич, 1934; Броцкая и др., 1963; Наумов и др., 2016), Колвица (Наумов др., 1986), Никольская (Наумов, 2006), Лов (Наумов, 1979), Долгая губа Большого Соловецкого острова (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Нинбург, 1990; Бабков, 1991). Гидрологический режим таких губ позволяет сохранять на небольших придонных глубинах (20–40 м) отрицательные и низкие положительные температуры в течение всего года (Наумов, 1979, 2006; Наумов и др., 1986; Galkina et al., 2000). Губы ковшового типа Кандалакшского залива Белого моря давно вызывают большой интерес у исследователей их донного населения (Книпович, 1893; Гурвич, 1934; Наумов, 1979, 2006; Наумов и др., 1986, Нинбург, 1990), однако тщательное изучение их зоопланктонных сообществ до сих пор не проводили. Единичные публикации (Стогов, 1995) посвящены общей характеристике качественного и количественного состава зоопланктона с упором на изучение меропланктонной составляющей.

Цель данного исследования — описать сезонную динамику и пространственную структуру зоопланктонных сообществ ковшовых губ Кандалакшского залива (на примере губы Никольской и Бабьего моря), расположенных на Карельском берегу Белого моря.

Материалы и методы

Губа Никольская (рис. 1) вдается в берег материка в 700 м к SSW от острова Сосновец, расположенного восточнее мыса Шарапово к югу от о. Пезжостров ($66^{\circ}16' N$, $34^{\circ} E$), Карельский берег Кандалакшского залива. С северо-запада губа ограничена островом Большой Медведок. Берега губы возвышенны, каменисты и местами приглубы. В вершину (кут) губы впадает горная река Никольская. Глубины посередине входа в губу 40–60 м. В северной части губы лежит небольшой, покрытый лесом остров Малый Медведок, который разделяет вход в нее на два прохода. Посередине проходов глубины более 13 м, по направлению к берегу материка они резко уменьшаются (Люция Белого моря, 1983). Протяженность губы Никольской — около 2,5 км, ширина — 500–700 м. Губа делится на западную и восточную части. В центральной части губы во время исследований располагалось экспериментальное хозяйство по выращиванию съедобной мидии *Mytilus edulis* Linnaes, 1758 (Mollusca: Mytilidae). Рельеф дна сложный: мелководная кутовая часть (глубины 3–7 м), резкое понижение дна (до 20 м) в центральной части, и естественный порог (с минимальной глубиной 5–6 м), отделяющий губу от моря.

Гидрологические особенности губы Никольской, по наблюдениям в течение летнего периода 1999 г., согласуются с мнением предыдущих исследователей о возможности причислении ее к губам ковшового типа (Наумов, 2006). Отрицательные и близкие к нулю температуры и относительно высокая соленость (до 25–28‰) сохраняются в губе в придонных слоях воды достаточно долгое время (табл. 1), в то время как в прибрежных устьевых районах открытых губ Карельского побережья прогревание до глубин 20 м и более происходит гораздо раньше, как, например, в губе Чупа (Usov et al., 2013).

Бабье море представляет собой лагунообразный ковшовый пролив, отделяющий о. Великий от материка. Бабье море — почти прямоугольный водоем, площадь зеркала воды составляет около 40 км². Береговая линия довольно сильно изрезана, изобилует небольшими заливчиками. Глубины в основном не превышают 10 м, однако в южной части имеется впадина с глубинами более 20 м, а в северной части глубины достигают 40 м и более (Гурвич, 1934, Наумов и др., 2016; Старовойтов и др., 2016). Для анализа пространственного распределения был принят иной подход, чем при описании сезонной динамики зоопланктонных сообществ губы Никольской. Для Бабьего моря мы выбрали сравнительный анализ структуры сообщества по трем водным слоям (поверхностный, средний и придонный), выделенных при анализе вертикальных *T*, *S*-профилей (Наумов, Мартынова, 2016). Подробный анализ гидрологической структуры приводится в цитированной выше главе настоящего издания. Однако необходимо отметить тот факт, что мощность поверхностного



Рис. 1. Карта-схема отбора проб в губе Никольской в 1999 г. Звездочками отмечены точки пробоотбора, номера станций совпадают с обозначенными в табл. 1.

Губа Никольская (рис. 1) вдается в берег материка в 700 м к SSW от острова Сосновец, расположенного восточнее мыса Шарапово к югу от о. Пезжостров ($66^{\circ}16' N$, $34^{\circ} E$), Карельский берег Кандалакшского залива. С северо-запада губа ограничена островом Большой Медведок. Берега губы возвышенны, каменисты и местами приглубы. В вершину (кут) губы впадает горная река Никольская. Глубины посередине входа в губу 40–60 м. В северной части губы лежит небольшой, покрытый лесом остров Малый Медведок, который разделяет вход в нее на два прохода. Посередине проходов глубины более 13 м, по направлению к берегу материка они резко уменьшаются (Люция Белого моря, 1983). Протяженность губы Никольской — около 2,5 км, ширина — 500–700 м. Губа делится на западную и восточную части. В центральной части губы во время исследований располагалось экспериментальное хозяйство по выращиванию съедобной мидии *Mytilus edulis* Linnaes, 1758 (Mollusca: Mytilidae). Рельеф дна сложный: мелководная кутовая часть (глубины 3–7 м), резкое понижение дна (до 20 м) в центральной части, и естественный порог (с минимальной глубиной 5–6 м), отделяющий губу от моря.

Гидрологические особенности губы Никольской, по наблюдениям в течение летнего периода 1999 г., согласуются с мнением предыдущих исследователей о возможности причислении ее к губам ковшового типа (Наумов, 2006). Отрицательные и близкие к нулю температуры и относительно высокая соленость (до 25–28‰) сохраняются в губе в придонных слоях воды достаточно долгое время (табл. 1), в то время как в прибрежных устьевых районах открытых губ Карельского побережья прогревание до глубин 20 м и более происходит гораздо раньше, как, например, в губе Чупа (Usov et al., 2013).

Бабье море представляет собой лагунообразный ковшовый пролив, отделяющий о. Великий от материка. Бабье море — почти прямоугольный водоем, площадь зеркала воды составляет около 40 км². Береговая линия довольно сильно изрезана, изобилует небольшими заливчиками. Глубины в основном не превышают 10 м, однако в южной части имеется впадина с глубинами более 20 м, а в северной части глубины достигают 40 м и более (Гурвич, 1934, Наумов и др., 2016; Старовойтов и др., 2016). Для анализа пространственного распределения был принят иной подход, чем при описании сезонной динамики зоопланктонных сообществ губы Никольской. Для Бабьего моря мы выбрали сравнительный анализ структуры сообщества по трем водным слоям (поверхностный, средний и придонный), выделенных при анализе вертикальных *T*, *S*-профилей (Наумов, Мартынова, 2016). Подробный анализ гидрологической структуры приводится в цитированной выше главе настоящего издания. Однако необходимо отметить тот факт, что мощность поверхностного

и среднего слоев в разных точках составляет от 2,5 до 6,0 м (табл. 2), что совпадает по порядку величин, полученных для губы Никольской (3,5–7,0 м, табл. 1).

Таблица 1. Гидрологические условия в бухте Никольская в 1999 г.
(обозначение точек отбора на рис. 1)

Дата и время	Станция	Глубина, м	t °С	S ‰
30.06.1999 15:00	1	0	17,0	20,64
	2	0	17,2	20,70
		10	1,4	25,79
30.06.1999 17:40	3	0	17,2	21,66
		10	1,8	24,37
		17	0,1	25,73
14.07.1999 13:00	1	0	17,0	20,73
	2	0	17,2	21,14
		6	11,9	22,31
14.07.1999 13:00	3	0	17,5	21,85
		5	13,7	22,09
		10	9,5	22,59
14.07.1999 16:30	4	0	16,5	21,93
		5	14,0	22,47
		10	10,9	22,67
		20	-0,2	25,13
03.08.1999 11:30	1	0	16,0	21,03
	2	0	16,2	21,44
		5	10,9	22,55
03.08. 1999 17:00	3	0	16,5	22,08
		5	12,7	22,19
		10	9,5	22,70
	4	0	14,5	22,03
		5	12,0	22,70
		10	10,5	22,71
		20	0,5	25,20
18.08.1999 13:00	1	0	12,4	21,77
		5	12,5	22,23
	2	0	12,5	21,82
		7	12,6	22,88
18.08.1999 16:30	3	0	12,5	21,89
		5	12,8	22,22
		10	12,4	22,37
	4	0	12,5	22,07
		10	11,7	23,18
		15	1,2	24,50
07.09.1999 14:00	1	0	10,1	26,64
	3	0	10,9	26,67
		10	7,6	27,11
07.09.1999 15:30	4	0	11,0	26,84
		10	5,4	27,42

Таблица 2. Основные характеристики точек отбора проб в Бабьем море 21–22 июля 2013 г.

№ станции	Глубина, м	Слои отбора проб зоопланктона, м	Широта	Долгота
131	5,3	0–3	66°38,07′	33°10,07′
141	9,3	0–6	66°37,54′	33°08,49′
151	17,8	0–5, 5–10, 10–15	66°37,25′	33°08,38′
161	25,7	0–6, 6–13, 13–20	66°37,16′	33°12,51′
171	19,0	0–6, 6–12, 12–16	66°37,00′	33°13,05′
181	19,4	0–6, 6–11, 11–16	66°36,31′	33°13,29′
191	45,7	0–6, 6–13, 13–35	66°37,19′	33°10,40′
201	17,5	0–8, 8–13, 13–16	66°36,33′	33°06,35′
211	9,5	0–6	66°35,20′	33°06,35′
221	6,0	0–3	66°35,22′	33°10,62′

В губе Никольской зоопланктонные пробы отбирали в период с 30 июня по 7 сентября 1999 г. каждые 12–17 дней. Отбор проб производили в четырех точках губы по разрезу от кута к устью (рис. 1). В Бабьем море работы проводили 20–21 июля 2013 г.; в течение суток было отработано 10 комплексных станций (гидрологические и планктонные работы), покрывающих сеткой большую часть акватории (Наумов, Мартынова, 2016). В 1999 г. пробы воды отбирали параллельно с отбором зоопланктонных проб на горизонтах 0, 5, 10, 15, и 20 м (дно) для последующего определения солености, на тех же горизонтах определяли температуру воды с помощью опрокидывающегося термометра. В 2013 г. наличие современных приборов позволило изучить тонкую структуру водных слоев. Термогалинную структуру вод Бабьего моря определяли с помощью CTD MIDAS 500 (Великобритания). Методика подробно описана в статье Наумова и Мартыновой (2016).

В 1999 г. отбор зоопланктонных проб вели по 5-метровым горизонтам от дна до поверхности. В 2013 г. наличие автоматических датчиков позволило достаточно точно определять водные слои в режиме реального времени, и отбор проб зоопланктона вели с привязкой к термогалинной структуре вод на каждой станции. На станциях с глубинами более 15 м выделяли три водных слоя: поверхностный, средний и глубинный (Наумов, Мартынова, 2016). Все зоопланктонные пробы отбирали сетью Джели (диаметр входного кольца 37 см, диаметр ячеей фильтрующего конуса 76 мкм). Выбор диаметра ячеей фильтрующего конуса определялся следующими соображениями: большинство науплиальных и младших копепоидитных стадий беломорских копепод, а также многие мелкие виды зоопланктона (гарпактициды, тинтиниды, личинки бентосных животных) имеют размер менее 150 мкм, а стандартная сеть Джели с диаметром ячеей фильтрующего конуса 200 мкм (Harris et al., 2000) практически не улавливает этих мелких представителей зоопланктона. Пробы зоопланктона фиксировали формалином до конечной концентрации формальдегида 4%. Качественную и количественную обработку проб вели по стандартной методике (Цыбань и др., 1980; Harris et al., 2000). Всего было обработано 64 пробы, из них 42 — за 1999 г., и 22 пробы — за 2013 г.

Виды комплекса *Pseudocalanus*, представленного в Белом море двумя видами, *P. minutus* и *P. acuspes* (Мархасева и др., 2012), в 1999 г. определяли как один вид (*P. minutus*), а в 2013 г. — как комплекс видов *Pseudocalanus* spp. в связи с неразработанностью методического определения этих видов на неполовозрелых стадиях. Эта

историческая терминология соблюдена в тексте статьи. Все меропланктонные личинки бентосных организмов были определены до наиболее возможного таксономического уровня, в некоторых случаях, до отряда, но иногда лишь до типа.

Результаты и обсуждение

Губа Никольская

К началу гидрологического лета (30 июня 1999 г.) структура сообщества резко различалась в кутовой и центральной частях губы Никольская. Если в кутовой части на космополитические виды приходилось 94% (в т.ч., *Oithona similis* — 66%), а на бореальные — 3%, то в центральной части ситуация складывалась иная. Арктические виды составляли 52% (из них 46% от общей численности приходилось на *Pseudocalanus minutus*), а космополитические виды — только 47% (рис. 2, 3).

К середине гидрологического лета (14 июля 1999 г.) на всем пространстве губы Никольской наблюдалась относительная однородность структуры зоопланктонного сообщества. Особенно это проявлялось в верхнем 0–5-метровом слое. В нем доля бореальных видов и в кутовой, и в центральной частях была практически одинакова. Доли космополитических видов были также схожи — 68 и 66% соответственно, однако в куту наибольшее развитие получили эврибионтная *O. similis*, выдерживающая большие перепады солености и температуры, а в центральной части губы лидирующую позицию занимал *Pseudocalanus minutus*. В слое 5–10 м в центральной части доля космополитических видов составляла 75%, по численности доминировала *O. similis*. В этом слое практически отсутствовали бореальные виды копепод и неритическая кладоцера *Podon leuckarti*. Наиболее продуктивным в этот период оказался именно водный слой 10–15 м центральной части. Таким образом, в верхнем слое шло активное формирование бореально-космополитического комплекса, в то время как в лежащих глубже водах структура была обеднена за счет разнонаправленных сезонных миграций космополитических и арктических видов. В кутовой части формирование морского сообщества было затруднено за счет постоянного притока опресненной воды.

Ко второй половине гидрологического лета (3 августа 1999 г.), при сохранении температурной стратификации воды, структура сообщества в различных точках губы различалась. Так, в кутовой части *Oithona* составляла 46% общей численности, *Microsetella norvegica* — 13%. Бореальный комплекс был представлен большим количеством видов с низкой численностью. Большую долю в нем составляли личинки различных бентосных видов. В центральной части структура сообщества в поверхностном слое имела свои отличия. В бореальном комплексе центральной части доминировал *Centropages hamatus* (21%), а доля меропланктонных личинок и разнообразие таксонов были ниже, чем в кутовой части губы. Доля же космополитических видов в поверхностном слое в кутовой и центральной частях различалась несущественно (64 и 55%, соответственно). В центральной части губы в слое 5–10 м бореальный комплекс был представлен только семью процентами от общей численности всех видов. Доля космополитических видов была примерно такая же, как и на остальных горизонтах (60%), а почти пятую часть составляли арктические и аркто-бореальные виды (*Pseudocalanus minutus* — 6%, *Triconia borealis* — 11%). Значения биомассы были примерно равны во всех точках и горизонтах отбора проб, что свидетельствует об относительно одинаковой продуктивности этих слоев в данный период.

К окончанию гидрологического лета (18 августа 1999 г.) структура зоопланктонного сообщества начала претерпевать изменения, связанные со сменой зоо-

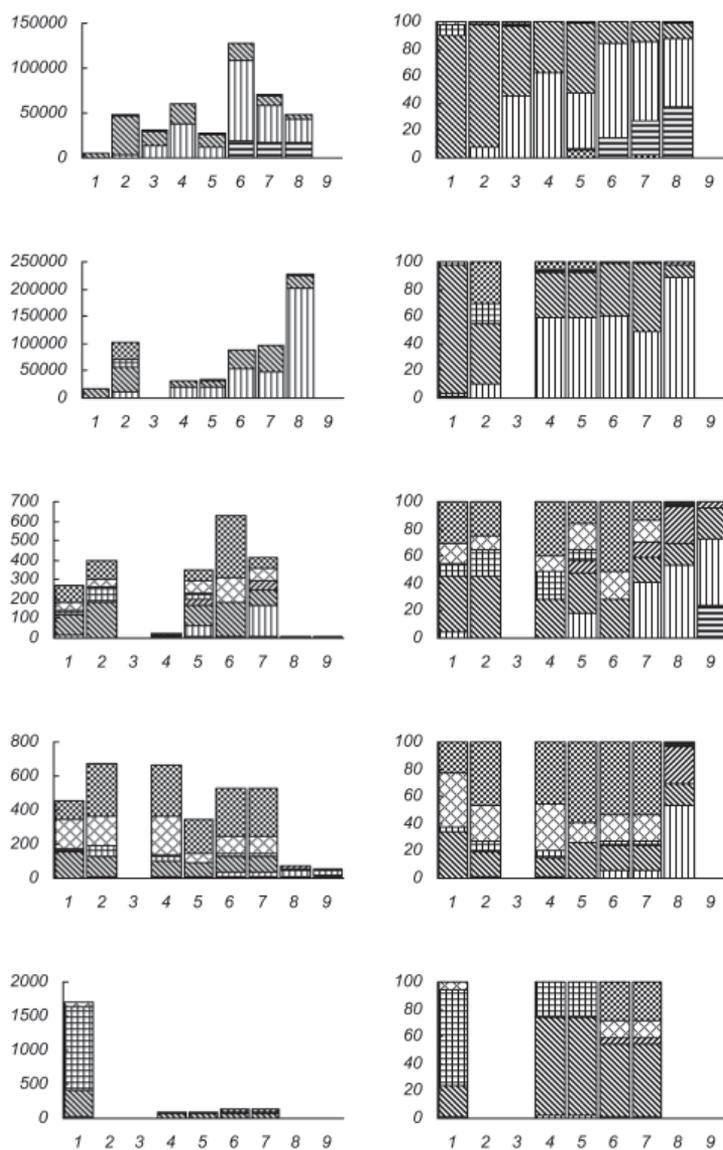


Рис. 2. Состав рачкового зоопланктона в губе Никольской в 1999 г. Планктонные съемки сверху вниз: 30 июня; 14 июля; 3 августа; 18 августа; 3 сентября. Слева — общая биомасса рачкового зоопланктона. По осям абсцисс — станции (1 — ст. 1, горизонт 0–3 м; 2 — ст. 2, горизонт 0–5 м; 3 — ст. 2, горизонт 2–10 м; 4 — ст. 3, горизонт 0–5 м; 5 — ст. 3, горизонт 5–10 м; 6 — ст. 4, горизонт 0–5 м; 7 — ст. 4, горизонт 5–10 м; 8 — ст. 4, горизонт 10–15 м; 9 — ст. 4, горизонт 15–20 м). По осям ординат — биомасса, $\text{мкг}/\text{м}^3$ (обратите внимание на разные шкалы отдельных графиков). Справа — доля массовых видов копепод по биомассе, %. Горизонтальная штриховка — *Calanus glacialis*, вертикальная штриховка — *Pseudocalanus minutus*, косая штриховка направо — *Oithona similis*, косая штриховка налево — *Triconia borealis*, прямая клетка — *Acartia longiremis*, крупная косая клетка — *Temora longicornis*, мелкая косая клетка — *Centropages hamatus*.

планктонных комплексов. В кутовой части доминантным видом по численности была *O. similis* (57%), субдоминантом — *Parafavella denticulata* (25%). На долю бореального комплекса приходилось 15% общей численности. В центральной части в слое 0–10 м наблюдалось примерно такое же соотношение доминантных видов — *O. similis* составляла 42%, *P. denticulata* — 33%, а бореальный комплекс — 16%. В слое 10–15 м в тот же период вклад космополитических видов не превышал 41%, бореального комплекса — 4%, арктических видов (*P. minutus*, *Triconia borealis*) — 11%. Доминантным видом по численности в этот период была *P. denticulata*, ее доля составляла почти половину общей численности — 44%. Таким образом, в поверхностном слое наблюдается относительная однородность сообщества, которая исчезала с глубиной. Это свидетельствует о начавшейся смене комплексов и обеднении видового состава за счет оседания большей части меропланктонных личинок на субстрат, а также замещения относительной доли бореальных видов массово размножающейся в этот период *P. denticulata*. Общая численность и биомасса изменились мало, за исключением слоя 10–15 м, где вклад арктических видов в общую численность и биомассу уменьшился за счет всплеска численности мелкой *P. denticulata*, не привнесшей большого вклада в биомассу.

К началу гидрологической осени (7 сентября 1999 г.) наблюдалась стратификация водной толщи на самой морской станции (№ 4), хотя и не так выраженная, как в начале периода наблюдений (табл. 1). Структура сообщества изменялась в сторону уменьшения доли бореальных видов и постепенного замещения их космополитическими. Так, в кутовой части в слое 0–10 м космополитические виды в сентябре составляли 57% по численности. Вклад *Parafavella denticulata* уменьшился до 24%, а бореальный комплекс составлял 17%, из которых 12% от общей численности приходилось на *Acartia* spp. В центральной части губы в слое 0–10 м вклад космополитических видов возрос до 81%, участие бореального комплекса и *P. denticulata* уменьшилось, соответствен-

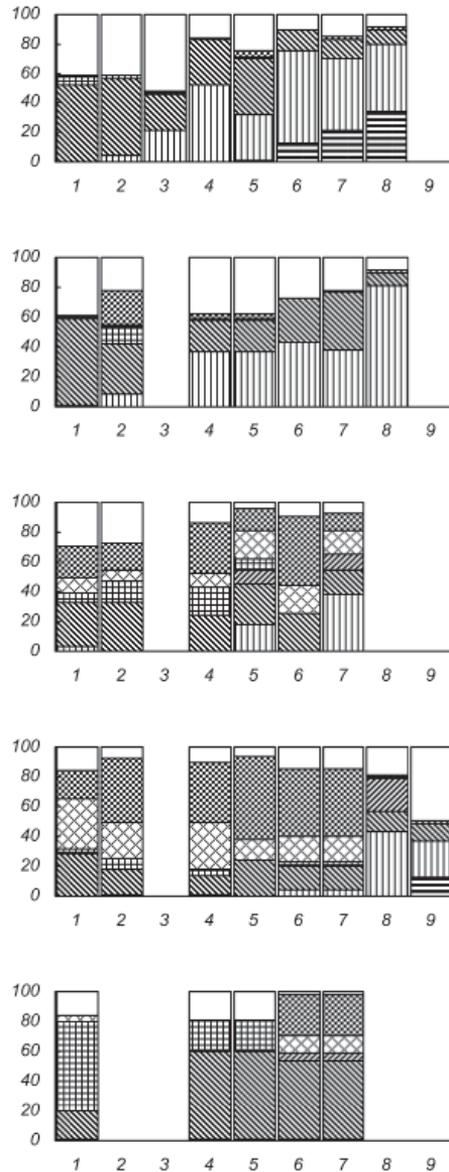


Рис. 3. Доля по биомассе основных видов зоопланктона в губе Никольской, %; области без штриховки — нерачковый зоопланктон. Остальные обозначения как рис. 2.

но, до 4 и 9%. Началась быстрая смена бореально-космополитического комплекса на космополитический в устьевой части. В это же время в кутовой части сохранялись благоприятные условия для продолжения функционирования бореально-космополитического комплекса. В придонном слое продолжали присутствовать виды арктического комплекса (*Triconia borealis*, до 6% по биомассе).

Арктическая копепода *Metridia longa* не была отмечена ни разу за весь период отбора проб. Этот вид в течение года обитает на больших глубинах, чем эпипелагический *Calanus glacialis* (Перцова, Кособокова, 1995), предпочитая в Кандалакшском заливе открытые мористые районы с глубинами более 50 м, и его успешное существование в условиях небольших глубин губы Никольской весьма сомнительно с точки зрения экологических особенностей вида.

Соотношение основных типов зоопланктона — рачкового (Copepoda), нерачкового голопланктона и меропланктона — сильно варьировало как в течение сезона как на каждой из станций (отличаясь в разных слоях воды), так и от станции к станции в день отбора проб (рис. 4). Тем не менее, прослеживается общая тенденция, когда как абсолютные (рис. 3), так и относительные (рис. 4) значения биомассы нерачкового голопланктона выше во все даты отбора проб в поверхностном слое 0–3(5) м в кутовой части губы Никольской. Основной вклад в биомассу нерачкового голопланктона вносит уже упоминавшаяся выше *Parafavella denticulata*. Этот типично летний вид одноклеточных в Белом море предпочитает хорошо прогретый верхний слой воды, развиваясь в массе в затишных губах с небольшими глубинами (неопубл.).

По данным И.А. Стогова (1995), в планктоне губы Никольской по числу видов (одиннадцать из отмеченных двадцати) преобладают морские и солоноватоводные веслоногие ракообразные, обычные для Кандалакшского залива. Характерным компонентом летнего зоопланктона являются пелагические личинки Polychaeta, Cirripedia и особенно Mollusca. По численности и биомассе доминируют веслоногие рачки (*Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, *Microsetella norvegica*) науплиальных и младших копеподитных стадий. На их долю приходится более 70% общей плотности популяции и биомассы зоопланктона. Общие показатели обилия составили 29,8–75,0 тыс. экз./м³ и 0,67–0,75 г/м³ в среднем за летний период 1994 г.

Результаты настоящего исследования показали, что в губе Никольской наблюдается сезонная смена зоопланктонных комплексов. Отбор проб по нестандартным горизонтам (слоям) малой протяженности (по 5 м) позволил обнаружить различия в структуре зоопланктонного сообщества в каждом слое. В конце июня в придонных слоях воды (10–15 м) все еще доминируют арктические виды зоопланктона, в то время как в открытых частях моря они уже мигрируют глубже 30–50 м (Прыгункова, 1974). При этом в обоих случаях сохраняется двухслойное распределение зоопланктонных комплексов. С прогревом воды в поверхностных слоях (июль) начинают доминировать бореальные виды копепод, в то время как в придонных слоях воды доминируют виды-космополиты, чего не наблюдается на тех же глубинах в открытых частях моря (Usov et al., 2013). Лишь к концу лета бореальные виды проникают в слои воды, близкие к придонным, но роль этих видов остается незначительной. В начале осени бореальные виды практически полностью исчезают из планктона, в то время как в прибрежных частях моря они могут доминировать в поверхностном слое (0–10 м) в течение всего сентября.

Таким образом, несмотря на небольшие глубины, в губе Никольской хорошо выражена вертикальная стратификация зоопланктонных комплексов. Видовой состав

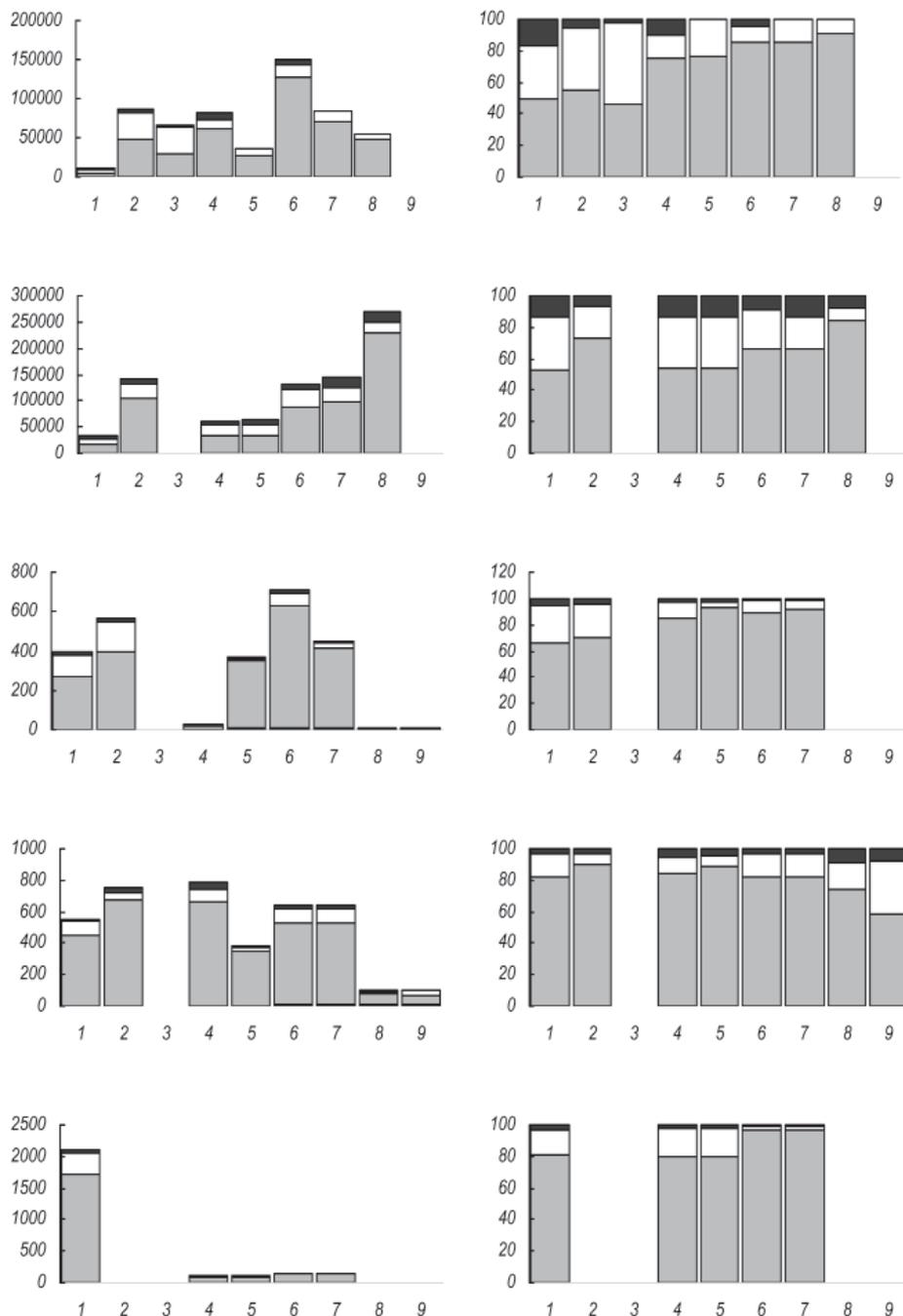


Рис. 4. Общая характеристика зоопланктонного сообщества в губе Никольской в 1999 г. Слева — исходные данные; справа доля основных групп мезозоопланктона по биомассе, %. Черная заливка — меропланктон, белая заливка — голопланктон, серая заливка — Сорепада. Остальные обозначения как на рис. 2.

зоопланктона на разных горизонтах отражает при этом структуру водных слоев. Даже летом, когда в прибрежных районах моря верхний 30-метровый слой воды прогревается до плюсовой температуры, и в нем доминируют бореальные и эвритермные виды, в губе все еще сохраняется вертикальное разделение планктона, отвечающее двухслойной структуре слоев воды. К осени арктические виды постепенно замещаются видами-космополитами, но полной смены сообщества на бореальный комплекс, как это наблюдается в открытых губах (Usov et al., 2013), все же не происходит. Заметное участие арктических видов в формировании зоопланктонного комплекса в придонных слоях воды в ковшах губ сохраняется в течение всего летнего сезона.

Бабье море

Обращаясь к сказанному ранее, кратко повторимся и отметим, что в 2013 г. был применен несколько иной подход к отбору зоопланктонных проб, который позволил нам выделить три водных слоя — поверхностный (слой полного ветрового перемешивания), средний, формирующийся, по-видимому, в процессе летнего водообмена (Наумов, 2016; Наумов, Мартынова, 2016) и придонный. Мощность слоев различалась как в пределах одной станции, так и при сравнении аналогичных слоев на разных станциях (табл. 2). При сравнении общей биомассы мезозоопланктона по трем выделенным слоям абсолютно очевидно, что наиболее продуктивным из них в период наблюдений был верхний слой (рис. 5), где она превышала 2 мг/м^3 . Биомасса зоопланктона в этом слое превышала тот же показатель в глубжележащих слоях в отдельных случаях более чем на порядок. При сравнении общего вклада основных групп зоопланктона (копеподы, меропланктон и голопланктон без копепод) видно, что веслоногие ракообразные доминировали в придонном слое, составляя практически во всех случаях более 80% от биомассы, тогда как в верхнем слое и, в некоторых случаях, в среднем (ст. 161) примерно половину населения составлял личиночный планктон и различные голопланктонные неракообразные беспозвоночные (рис. 5). Средний слой характеризовался наиболее пестрой картиной, иногда почти полностью повторяя один из соседних (ст. 151 и 171, верхний слой; ст. 191 и 201 — придонный слой). В остальных случаях он был совершенно не похож (ст. 161 и 181) — здесь вклад нерачкового голопланктона был даже выше, чем в поверхностном слое и составлял до 40% от всей биомассы. В этом случае основным видом этой группы был крылоногий моллюск *Limacina helicina* (20% от общей биомассы), а меропланктон был представлен личинками полихет (до 15% от общей биомассы). Говоря о меропланктоне в целом, необходимо отметить, что на всех изученных станциях и во всех изученных водных слоях наблюдали присутствие личинок полихет, вклад которых мог достигать более 15% от общей биомассы. Тремя следующими наиболее встречающимися группами были личинки усоногих (*Cirripedia*), гастропод и иглокожих. Наиболее редко отмечаемой группой были личинки мшанок. Они были встречены только на двух станциях, 151 и 161, в среднем и в придонном слоях. На ст. 161 единичные личинки были найдены даже в поверхностном слое, но это, скорее, исключение, связанное с возможным заносом личинок в сетку при зачерпывании ею среднего слоя при облове поверхностного. Личинки двустворок были встречены почти на всех глубоководных станциях (глубина более 10 м), за исключением ст. 201, причем они всегда присутствовали в придонном слое, и лишь в половине случаев — в среднем и поверхностном слоях. На мелководных станциях личинки двустворок были отмечены лишь однажды, на ст. 211. Личинки асцидий были обнаружены на всех глубоководных станциях (151–201) в придонном и сред-

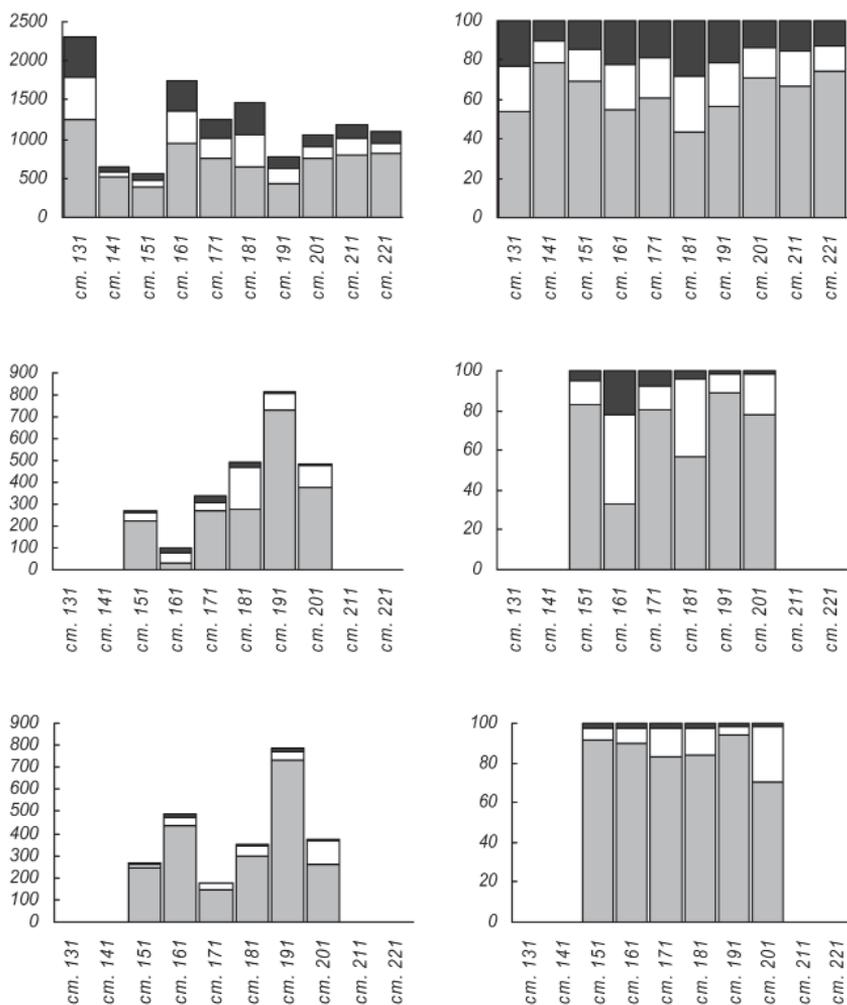


Рис. 5. Общая характеристика зоопланктонного сообщества Бабыего моря в 2013 г. Слева — исходные данные ($\text{мкг}/\text{м}^3$), справа — доля по биомассе, %. По оси абсцисс — станции (номера см. табл. 2). Слои воды сверху вниз: поверхностный, промежуточный, придонный. Остальные обозначения как на рис. 4.

нем слоях, но в поверхностном слое были отмечены только на ст. 171, 181 и 201, а на мелководных станциях не отмечены вовсе. Таким образом, даже несмотря на то, что детального определения меропланктонных личинок донных беспозвоночных не проводилось, совершенно очевидно, что их наибольшее разнообразие, даже в применимости в высшим таксонам (тип), было отмечено на глубоководных станциях с приуроченностью к придонному слою. Принимая во внимание наличие серьезной физической преграды в виде среднего слоя с иными термогалинными характеристиками, преодолеть которую под силу не всем личинкам, можно говорить о том, что в ковшовых губах Белого моря развитие ларвацена идет во всех слоях воды, при этом преимущество доступа к продуктивным (верхним) слоям воды получают наи-

более подвижные личинки (такие, как личинки полихет поздних стадий), составляющие основную биомассу этой группы в поверхностном слое. Тем не менее, наибольшее разнообразие таксонов наблюдается именно в придонных слоях глубоководных станций, что логично, учитывая картину распределения бентосных сообществ (Наумов и др., 2016).

При детальном рассмотрении сообщества веслоногих ракообразных очевидно, что в период исследований доминантным видом копепод в верхнем слое был *Centropages hamatus* (рис. 6). Его вклад в биомассу как всего сообщества мезозопланктона, так и в сообщества копепод был не менее 50% по биомассе во всех точках отбора проб. В этом же слое на большинстве станций субдоминантом была *Oithona similis*. Сходная картина наблюдалась в придонном слое на некоторых станциях (ст. 151, 191 и 201), но на других станциях на первый план выходил другой сходный по экологии рачок, *Acartia longiremis* (ст. 171 и 181) (рис. 6). Наиболее интересна в составе зоопланктонного сообщества этого слоя находка арктической копеподы *Calanus glacialis* (слой 12–35 м, ст. 191). Эта глубина абсолютно нехарактерна для обитания этого вида в конце июля в открытом море, где уже к концу июня популяция мигрирует глубже термоклина (Kosobokova, 2000). Вклад представителей других видов копепод, таких как *Temora longicornis* (бореальный вид), *Pseudocalanus* spp. (аркто-бореальная группа), *Triconia borealis* (арктический вид) в биомассу отличался на каждой из изученных станций и сильно зависел от слоя облова. Совершенно очевидно, что виды арктической и аркто-бореальной группы были встречены по большей части в придонном слое, аркто-бореальной и бореальной — в среднем, и бореальной — в среднем и в поверхностном слоях. Интересно также и то, что виды со схожими экологическими особенностями, такие как *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* и *Acartia* spp. не делят поровну поверхностный слой, а доминируют по возможности в близких, но гидрологически разных слоях. Например, *Temora longicornis* предпочитает средний слой; особенность видов этого рода обитать в водных слоях с выраженной турбулентностью отмечена другими исследователями (Seront, Lagadeuc, 2001; Visser, Stips, 2002; Lloyd et al., 2013), и наши данные — лишь подтверждение этому правилу. Такое разделение экологически сходных видов в Белом море отмечалось и ранее (Martynova et al., 2011), но во временном аспекте, когда доминирование сходных возрастных стадий таких видов происходит со смещением, таким образом ослабляется пищевая конкуренция. Разделение же экологически сходных видов не только в сезонном аспекте, но и в пространственном распределении увеличивает шансы на успех вида в целом и их сосуществование в продуктивных слоях малой протяженности.

Состав рачкового планктона среднего слоя характеризуется наибольшими различиями (рис. 6). Главенствующая роль может принадлежать разным видам копепод, при этом совершенно необязательно, что доминирующее положение вида в поверхностном или придонном слое найдет свое отражение также и в среднем. Наиболее ярко такие различия можно наблюдать для ст. 151, 161 и 201, где соотношение видов на всех трех горизонтах различно (рис. 6). Тем не менее, в некоторых случаях состав и соотношение видов (по биомассе) в среднем слое практически полностью повторяет один из соседних слоев (верхний или нижний) — как, например, на ст. 171, 181 и 191. Однако общая биомасса сообщества и рачкового планктона, в частности в среднем и в придонном слоях, в 5–10 раз ниже, чем в поверхностном (рис. 6). Соотношение «копеподы : голопланктон : меропланктон» тоже сильно варьирует от станции к станции в среднем слое, иногда не повторяя картину ни одного из соседних слоев (рис. 7). Ука-

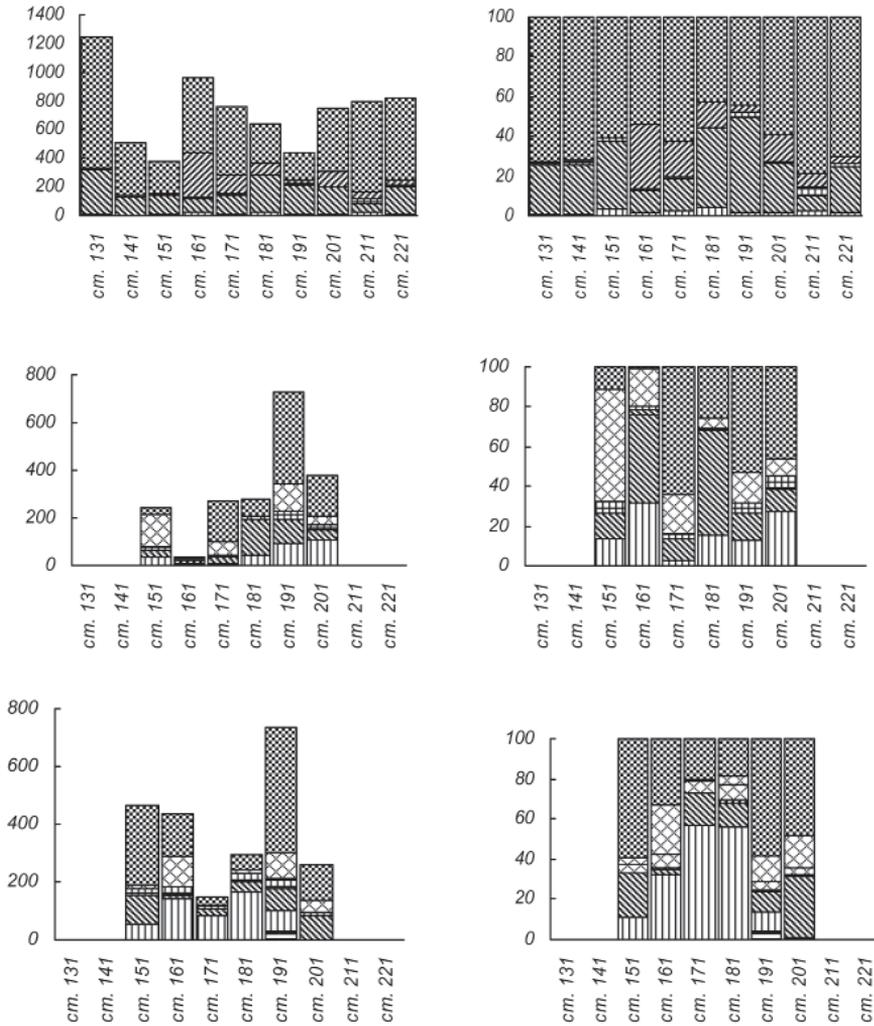


Рис. 6. Состав рачкового зоопланктона Бабьего моря. Слева общая биомасса рачкового зоопланктона ($\mu\text{г}/\text{м}^3$), справа — доля массовых видов копепоид по биомассе, %. Расположение данных по слоям воды и оцифровка осей как на рис. 5, остальные обозначения как на рис. 2.

зывается, что в зонах сильной турбулентности (перемешивания) могут существовать особые сообщества (Espinasse et al., 2014). Более того, онтогенетические миграции личинок бентосных животных накладывают отпечаток на структуру сообщества за короткий период времени (Abe et al., 2014), что можно применить и в нашем случае, когда различное соотношение основных типов планктона наблюдается в слоях малой протяженности на сетке близко расположенных станций.

Как и в губе Никольской, арктическая копепода *Metridia longa* не была отмечена ни разу ни на одной из станций, даже там, где глубины достигали 40-метровой отметки (ст. 191). Мы предполагаем, что и здесь успешное существование не-

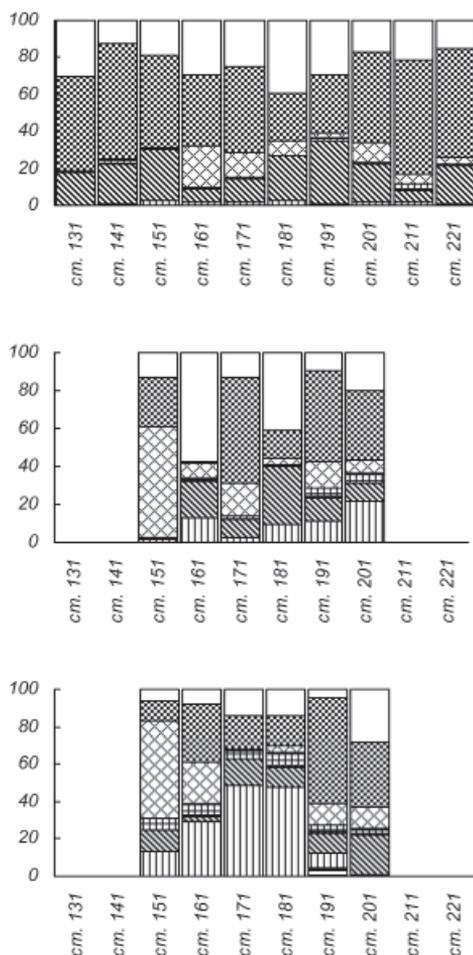


Рис. 7. Доля по биомассе основных видов зоопланктона в Баренцевом море, %; области без штриховки — нерачковый зоопланктон. Остальные обозначения как на рис. 2.

современные и классические методы таксономического и генетического анализа.

Подводя итог вышесказанному, отметим, что стандартные методы изучения морского (океанического) планктона (Цыбань и др., 1980; Harris et al., 2000), когда облов идет по стандартным горизонтам большой протяженности (0–10, 10–25, 25–50, 50–100, 100–500 м и т.д.), во многих случаях неприменимы, особенно когда исследования проводятся в мелководных частях моря, характеризующегося сильной сезонной стратификацией водных слоев — таких, как Белого. Более того, даже применение методики облова по стандартным слоям протяженностью 5 м по глубине не гарантирует получение адекватной картины вертикальной структуры зоопланктонного сообщества, поскольку, как видно из настоящей работы, мощность слоев иногда составляет от 2 до 7 м, и термогалинная структура может быть опре-

возможно с точки зрения биологии этого вида. Новым видом для Кандалакшского залива, который отмечался ранее в более южных районах (губа Чупа, личн. сообщ. И.П. Кутчевой) стала кладоцера *Podon polyphemoides*, найденная в составе зоопланктонного сообщества Бабьего моря в 2013 г., но не отмеченная в зоопланктоне Никольской губы в 1999 г. Ранее этот вид был приурочен к Онежскому заливу, но в последние годы занял прочное место в сообществах Кандалакшского залива в летний период наряду с *Podon leuckarti* (Л.Ф. Литвинчук, личн. сообщ.).

Подводя итог исследованиям, проведенным в 2013 г., можно сказать, что в Баренцевом море придонные холодные массы воды сохраняются в течение всего лета, отсеченные слоем летнего водообмена. По-видимому, они создают благоприятные условия для сохранения арктической планктонной фауны на нехарактерных для нее малых глубинах летом (как это наблюдалось и в губе Никольской). Другой вопрос заключается в происхождении этой фауны — является ли она местной (то есть образует стабильно размножающуюся популяцию, совершающую онтогенетические миграции), или же рачки приносятся ежегодно весной из открытых частей моря, а затем уже мигрируют в придонные горизонты. Этот вопрос можно решить только с помощью комплексного подхода, отбирая сезонные пробы в этом районе и применяя к ним

делена только с помощью погружных датчиков непрерывной записи. Конечно, для такой оценки тоже может применяться метод стандартных 5-метровых слоев, но он изначально подразумевает большую вероятность ошибки, возникающей из-за захватывания соседнего слоя. Второй важный вывод нашего исследования — наличие чрезвычайно тонкой термогалинной вертикальной структуры водного столба в ковшовых губах Белого моря (см. тж. Наумов, 1979, 2006; Наумов и др., 1986; Наумов, Мартынова, 2016), которая определяет особенности вертикального распределения зоопланктона. Эта картина, с одной стороны, отличается от открытых частей моря по глубинам и толщине слоев, а, с другой стороны, повторяет эту структуру в качественном аспекте, когда летом выделяются верхний, средний, и глубоководный слои, где даже летом на небольших глубинах существует сообщество арктических и аркто-бореальных видов зоопланктона. Тем не менее, вопрос их происхождения (локальная ли это популяция, или ежегодно пополняемая в весенний период) остается открытым и требует специальных исследований. Этот же придонный слой является «школой» для большинства меропланктонных личинок. Несомненно, также и то, что такие губы могут служить микромоделами Белого моря (Наумов, 1979).

Благодарности

Авторы выражают огромную признательность директору ББС МГУ А.Б. Цетлину, а также О.Н. Савченко, Д.А. Аристову, К.Л. Биягову, В.В. Смирнову и В.А. Чава за неоценимую помощь во время работ с судна НИС ББС МГУ «Студент». Особую благодарность выражаем экипажу НИС «Студент». Работа проводилась по разрешению и при содействии Кандалакшского природного заповедника в рамках договора о научном сотрудничестве, выражаем признательность за всестороннюю поддержку А.С. Корякину, заместителю директора Заповедника. В 1999 г. большую помощь в определении солености оказал И.М. Примаков. Приносим благодарность О.В. Мокиевскому и анонимному рецензенту за ценные замечания при работе над статьей.

Работа финансировалась в качестве плановой темы ЗИН РАН, по заданию Программ фундаментальных исследований Отделения общей биологии РАН «Биологическое разнообразие», Подпрограмма «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», Направление «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем. 1. Изменения климата и биоразнообразия» и по Договору № 2-ЗИН-РАН от 1 июня 2012 г. «Экологический мониторинг акватории Морского специализированного порта Витино» между ЗИН РАН и ООО «Морской специализированный порт Витино».

Литература

- Бабков А.И. 1991. Типизация губ Белого моря // А.Д. Наумов, В.В. Федяков (ред.). Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.233. С.5–12.
- Бабков А.И. 1998. Гидрология Белого моря. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 40 с.
- Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л. 1963. Донная фауна Великой салмы и прилегающих районов Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакш. гос. запов. Вып.4; Тр. Беломорской биол. станции МГУ. Т.2. С.159–182.
- Голиков А.Н., Бабков А.И., Прыгункова Р.В. 1989. К вопросу о структуре и распределении экосистем Белого моря в зависимости от геоморфологии и гидрологии его участков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С.4–13.
- Гурвич Г.С. 1934. Распространение животных на литорали и в сублиторали Бабьего моря // Исслед. морей СССР. Т.20; Работы Беломорской методологической станции ГТИ. № 2. С.15–32.

- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исслед. морей СССР. Вып. 7–8. С. 1–511.
- Зеликман Э.А. 1977. Характер многолетних колебаний биомассы зоопланктона арктических морей // Первая Всесоюз. конф. по мор. биологии: Тез. докл. Владивосток. С. 52–53.
- Кокин К.А. 1976. Зоопланктон мелководий Кандалакшского залива Белого моря // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. С. 47–50.
- Конопля Л.А., Кокин К.А. 1973. Динамика зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря в течение года // Зоол. журн. Т. 52. С. 835–841.
- Кутчева И.П. 1997. Доминантные виды весеннего и летнего зоопланктона губы Чупа // Экологические исследования беломорских организмов (Матер. Межд. конф. 16–19 июля 1997 г.). СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 43–46.
- Кутчева И.П. 1995. Распределение доминантных форм весеннего зоопланктона как кормового объекта личинок сельди в губе Чупа Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл.). СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 75–76.
- Кутчева И.П., Прыгункова Р.В. 1992. К вопросу о пространственной структуре зоопланктона поверхностных вод Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Тез. докл. 5 регион. конф.). Петрозаводск. С. 26–27.
- Ливанов Н.А. 1911. Фауна Глубокой (Долгой) губы Соловецкого острова // Прилож. к протоколам засед. О-ва Естествоиспыт. при Казанск. ун-те. № 268. С. 1–9.
- Лоция Белого моря. 1983. Главное управление навигации и океанографии. 344 с.
- Максимович Н.В., Шилин М.Б. 1997. Структура ларвацена *Vivalvia* в губе Чупа (Белое море) // Экологические исследования беломорских организмов (Матер. Межд. конф. 16–19 июля 1997 г.). СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 50–52.
- Наумов А.Д. 1979. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности // Экология донного населения шельфовой зоны. М. С. 128–136.
- Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа // Исслед. фауны морей. СПб. Т. 59 (67). 367 с.
- Наумов А.Д. 2016. Предварительные соображения о темпах водообмена Бабьего моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 48–54.
- Наумов А.Д., Бабков, А.И., Федяков В.В. 1986. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря // В.В. Федяков, В.В. Луканин. (ред.). Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. С. 91–122.
- Наумов А.Д., Мартынова Д.М. 2016. Летняя структура вод Бабьего моря и возможные пути ее формирования // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 55–67.
- Наумов А.Д., Мокиевский В.О., Исаченко А.И., Савченко О.Н., Биягов К.Л., Аристов Д.А. 2016. Сублиторальные сообщества макробентоса Бабьего моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 122–143.
- Нинбург Е.А. 1990. Долгая губа: естественная и искусственная изоляция // Природа. № 1. С. 44–49.
- Перцова Н.М. 1962. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма (Белое море) // Тр. Беломорской биол. станции Моск. ун-та. Т. 1. С. 35–50.
- Перцова Н.М. 1963. Зимний зоопланктон Великой Салмы Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 107–112.

- Перцова Н.М. 1970. Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ. С.34–45.
- Перцова Н.М. 1971. О количественном вертикальном распределении зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря // Комплексные исследования природы океана. М.: Изд-во МГУ. С.153–162.
- Перцова Н.М. 1974. Особенности вертикального распределения зоопланктона в Белом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л. С.98–99.
- Прыгункова Р.В. 1977а. Зоопланктон Кандалакшского залива в сравнении с зоопланктоном на декадной станции Д-1 в губе Чупа (Белое море) // Экология морского планктона. Л. С.100–108.
- Прыгункова Р.В. 1977б. Некоторые особенности распределения зоопланктона в различных районах Кандалакшского залива (Белое море) // Биол. моря. С.27–33.
- Прыгункова Р.В. 1982. Межгодовые изменения в местах концентрации зоопланктона по акватории Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря (Матер. 1 координац. совещ.). Л. С.38–39.
- Прыгункова Р.В. 1987. Пространственно-временные изменения структуры и количества зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря в летний период // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. С.34–36.
- Старовойтов А.В., Токарев М.Ю., Потемка А.К., Токарев А.М. 2016. Опытнo-методические сейсмоакустические исследования в губе Бабье море // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.5–16.
- Стогов И.А. 1995. Зоопланктон в районе навесного мидиевого хозяйства губы Никольская Кандалакшского залива Белого моря в 1994 году // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл.). СПб.: Зоол. ин-т РАН. С.96–97.
- Шилин М.Б. 1989. Личинки массовых видов донных беспозвоночных в планктоне губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. Л. С.43–65.
- Шокальский Ю.М. 1917. Океанография. Петроград: Т-во А.Ф. Маркс. 82 + 615 с.
- Чуднов К. 1926. Глубокая губа и ее особенности // Соловецкие о-ва. № 2–3. С.159–170.
- Abe H., Sato-Okoshi W., Nishitani G., Endo Y. 2014. Vertical distribution and migration of planktonic polychaete larvae in Onagawa Bay, north-eastern Japan // Memoirs of Museum Victoria. Vol.71. P.1–9.
- Espinasse B., Carlotti F., Zhou M., Devenon J.L. 2014. Defining zooplankton habitats in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea) using size structure and environmental conditions // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol.506. P.31–46.
- Lloyd S.S., Elliott D.T., Roman M.R. 2013. Egg production by the copepod, *Eurytemora affinis*, in Chesapeake Bay turbidity maximum regions // J. Plankton Res. Vol.35. No.2. P.299–308.
- Seuront L., Lagadeuc Y. 2001. Multiscale patchiness of the calanoid copepod *Temora longicornis* in a turbulent coastal sea // J. Plankton Res. Vol.23. P.1137–1142.
- Usov N., Kutcheva I., Primakov I., Martynova D. 2013. 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? // Hydrobiologia. Vol.706. P.11–33.
- Visser A.W., Stips A. 2002. Turbulence and zooplankton production: insights from PROVESS // J. Sea Res. Vol.47. P.317–329.