

*На правах рукописи*

Усов Николай Викторович



СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ОБИЛИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ  
ЗОНЕ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ  
ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

25.00.28 – океанология  
03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Мурманск  
2015 г.

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки  
Зоологический институт Российской академии наук (ФГБУН ЗИН РАН)

Научные руководители **Наумов Андрей Донатович**  
доктор биологических наук,  
главный научный сотрудник Зоологического института РАН

**Кособокова Ксения Николаевна**  
доктор биологических наук,  
ведущий научный сотрудник Института океанологии РАН

Официальные оппоненты **Котов Алексей Алексеевич**  
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник  
Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий  
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

**Токарев Юрий Николаевич**  
доктор биологических наук, научный руководитель  
Института морских биологических исследований им.  
А.О. Ковалевского РАН, г. Севастополь

Ведущая организация Полярный научно-исследовательский институт рыбного  
хозяйства и океанографии.

Защита состоится "21" октября 2015 г. в 15<sup>00</sup> на заседании диссертационного совета  
Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра  
РАН по адресу: 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мурманского морского  
биологического института Кольского научного центра РАН и на сайте диссертационного  
совета: <http://www.mmbi.info/disser-sovet/>

Автореферат разослан "16 сентября 2015 г.

Ученый секретарь  
кандидат географических наук

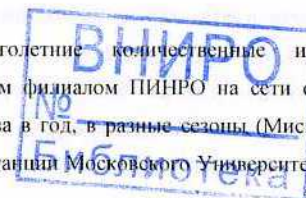
диссертационного совета,  
Е.Э. Кириллова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Зоопланктон – один из важнейших компонентов водных экосистем, ключевое звено пищевых цепей в океанах и пресных водах. Планктонные организмы пойкилотермны, следовательно, их жизнедеятельность в значительной степени зависит от температуры среды. Поэтому динамика зоопланктона тесно связана с климатическими процессами, и в условиях масштабных климатических изменений на планете (Southward, 1995) особый интерес представляет исследование тенденций в многолетней динамике обилия и состава планктона (Pershing, 2004; Hays et al., 2005; Richardson, 2008 и др.).

В морях высоких широт сильно выражены сезонные и межгодовые изменения характеристик среды и показателей обилия зоопланктона. Такие колебания характерны и для Белого моря (Перцова, 1962; Прыгунова, 1974; Трошков, 2005). В Белом море, как и в других высокоширотных морях, от года к году смещаются сроки прогрева водной толщи, что вызывает смещение фенологических индексов в планктонных сообществах (Usov et al., 2013). Последнее может негативно сказываться на организмах зоопланктона. Однако многолетняя динамика состава и обилия зоопланктона в Белом море остается малоизученной. Для выявления закономерностей динамики этих показателей необходимы круглогодичные исследования в течение длительного срока с сохранением методики сбора и обработки проб (Михайловский, 1982, 1988). Многолетние непрерывные наблюдения за зоопланктоном необходимы также для снижения доли ошибки при анализе сезонной динамики обилия зоопланктона и значений различных параметров среды. Наличие длительного ряда наблюдений в районе, не подверженном антропогенному влиянию, дает возможность оценить размах естественных колебаний обилия зоопланктона. Эти данные, в свою очередь, могут служить "эталоном" для выявления последствий антропогенного влияния на сообщества планктона. Знание многолетней "нормы" (среднемноголетнее значение обилия, температуры воды и т.п.) позволит выявить аномальные явления в планктоне и их причины. Многолетние ряды биологических и абиотических переменных могут быть материалом для выявления цикличности и длительных трендов в динамике обилия планктона и их связи с многолетними колебаниями параметров среды. Непрерывный ряд наблюдений позволит также заметить появление чужеродных видов и выявить причины этого: изменения климата или антропогенное влияние.

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



исследуют с 1959 г., часть периода наблюдений пробы отбирали круглый год, часть периода отбирали только в летний период (Перцова, Кособокова, 2002, 2010). Исследования на биостанции МГУ представляют особую ценность в связи с тем, что охватывают глубоководную часть Кандалакшского залива (Кособокова, Перцова, 2005, 2012; Перцова, Кособокова, 2010). В пределах Белого моря требованиям к мониторинговым работам в полной мере отвечают многолетние круглогодичные наблюдения за изменениями структуры и обилия зоопланктона в районе Беломорской биостанции Зоологического института РАН, которые проводятся на декадной станции (ст. Д-1, устьевая часть губы Чупа) непрерывно с 1961 г. по настоящее время.

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

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

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

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

**Научная новизна.** Тщательный морфологический анализ позволил уточнить таксономическую принадлежность некоторых видов в устьевой части губы Чупа и побережье Кандалакшского залива. Благодаря большой продолжительности и высокой частоте наблюдений за температурой и обилием зоопланктона, имеющихся в нашем распоряжении, материал является уникальным и обладает высокой научной ценностью. На основании этих данных определен размах сезонных и межгодовых колебаний обилия зоопланктона, характерный для района исследований. Выявлены аномальные отклонения температуры воды от среднего многолетнего значения за 50-летний период и их влияние на количественные и качественные характеристики зоопланктона. Это позволило впервые определить степень устойчивости организмов зоопланктона к экстремальным изменениям температуры воды. Впервые в Белом море описаны многолетние квазипериодические изменения обилия зоопланктона и температуры воды и рассмотрена их связь между собой. Зарегистрирован резкий сдвиг значений температуры воды

в начале 1970-х гг., связанный с изменением атмосферной циркуляции, и проанализировано его влияние на динамику планктонного сообщества района исследований. Впервые в Белом море определены сроки сезонного прогрева водной толщи и их влияние на сроки различных фенологических событий в зоопланктоне.

**Теоретическое и практическое значение.** В районе проведения мониторинга нет источников существенного антропогенного загрязнения, в связи с чем состояние планктонных сообществ районе Беломорской биостанции ЗИН РАН можно считать фоновым. Обнаруженные закономерности в динамике обилия и качественного состава этих планктонных сообществ можно использовать для выявления аномальных изменений в пелагиали, в том числе и вызванных деятельностью человека, в других прибрежных районах Белого моря.

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

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

Океанологическая структура водной толщи на станции Д-1 в целом соответствует прибрежной зоне Кандалакшского залива. Поэтому закономерности многолетних количественных и качественных изменений в планктонных сообществах на станции Д-1 могут служить индикатором изменений не только в точке наблюдений, но и в прибрежье Кандалакшского залива.

**Методология и методы исследования.** При проведении научно-исследовательских работ были использованы стандартные методы, применяющиеся в гидробиологии и океанологии. Методология и методы исследования будут рассмотрены в главе 2.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

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

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

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

**Степень достоверности и апробация результатов работы.** Достоверность полученных в работе результатов подкрепляется значительным объемом проанализированного материала (всего за 50-летний период собрано и обработано 3370 количественных проб зоопланктона), применением методов статистического оценивания и широким анализом мировой литературы.

Результаты работы были представлены на Ежегодной научной сессии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2003, 2012, 2013), X Международной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 2007), Международной конференции 3rd GLOBEC Open Science Meeting "From ecosystem function to prediction" (Canada, Victoria, 2009), XI Всероссийской конференции с международным участием "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Санкт-Петербург, 2010), XII Международной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Петрозаводск, 2013), 49-м Европейском морском биологическом симпозиуме (EMBS 49, Санкт-Петербург, 2014) и научных семинарах Беломорской биологической станции ЗИН РАН (2005-2014 гг.).

**Соответствие Паспорту научной специальности.** Работа соответствует формуле паспорта специальности 25.00.28 "Океанология" по пункту 6 – Биологические процессы в океане, их связь с абиотическими факторами среды и хозяйственной деятельностью человека, биопродуктивность районов Мирового океана; а также формуле паспорта специальности 03.02.04 "Зоология" по пунктам: 1 – систематика животных и фаунистика; 2 – распространение и численность животных; 3 – экология животных.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 22 работы, из них 4 – в журналах из списка ВАК, 5 – в научных трудах, монографиях коллектива авторов и научных журналах и 13 – в тезисах и трудах конференций и симпозиумов.

**Личное участие автора.** Всего за рассматриваемый период собрано и обработано 3370 количественных проб зоопланктона, из которых около 500 собрано и обработано автором. Весь материал обобщен и проанализирован лично автором диссертации.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 128 страницах, состоит из введения, 8-и глав, заключения, выводов и списка литературы. Результаты представлены в 9 таблицах и проиллюстрированы 39 рисунками. Список литературы содержит 268 наименований, из которых 129 – на иностранных языках.

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

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Введение.

Во введении обосновывается актуальность представленного исследования, новизна полученных результатов, обсуждается разработанность данной темы в районе исследований, рассматривается теоретическое и практическое значение исследования.

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

Данная глава посвящена обобщению литературных данных об основных глобальных климатических процессах и локальных факторах среды, влияющих на количественные и качественные характеристики зоопланктона. Рассмотрена история исследований многолетней динамики состава и обилия зоопланктона в Северной Атлантике, в Баренцевом и Белом морях. Это позволило оценить место наших исследований среди работ подобного рода и определить круг факторов среды, влияющих, наряду с температурой, на зоопланктон.

### Глава 2. Материал и методы

В работе использованы материалы многолетнего мониторинга зоопланктона на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН за период с 1961 по 2010 г. Наблюдения велись в устьевой части губы Чупа на станции Д-1 (декадная станция) с координатами 66° 19.8' с.ш. и 33° 39.7' в.д. (Рисунок 1). Глубина на станции составляет 65 ± 1.5 м. Отбор проб зоопланктона проводили ежедекадно в период, когда море свободно ото льда, и 1 раз в месяц со льда. Пробы отбирали по стандартным горизонтам 0–10, 10–25 и 25 м – дно сетью Джели с диаметром входного отверстия 37 см и фильтрующим конусом из мельничного сита с ячейей 168 мкм (1960–70-е гг.) или 180 – 200 мкм (с 1980-х гг.). Всего за рассматриваемый период собрано и обработано 3370 количественных проб зоопланктона. С 1998 г. параллельно со стандартной сетью Джели на станции Д-1 вели сборы сетью той же модели, но с размером ячеек 100 мкм. Обработка проб в течение всего периода наблюдений проводилась по стандартной методике (Инструкция по сбору..., 1971). Копеподитные стадии веслоногих ракообразных определяли до вида и подсчитывали отдельно, науплиальные стадии определяли до вида, но по стадиям не дифференцировали, подсчитывая для каждого вида суммарно. Для характеристики обилия зоопланктона рассчитывали количество организмов в 1 м<sup>3</sup> воды, которое обозначали термином "численность".

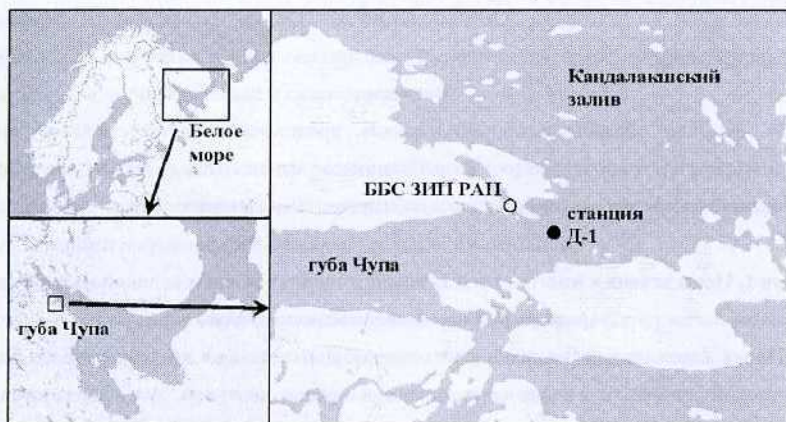


Рисунок 1. Район проведения мониторинга. Станция Д-1 - точка отбора проб зоопланктона.

Температуру воды измеряли параллельно со сборами зоопланктона на стандартных глубинах: 0, 5, 10, 15, 25, 50 м и у дна. Для измерения использовали разные приборы (опрокидывающиеся термометры ТГ, батитермограф ГМ7-III, океанологическим зондом MIDAS CTD+) с обязательным сравнением их показаний и стандартизацией. В дальнейшем температуру усредняли по горизонтам сбора планктона: 0 – 10, 10 – 25, 25 – 65 м.

Температуру, оптимальную для планктонных животных рассчитывали как температуру, взвешенную по численности конкретного вида или стадий развития:

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

где  $t_x$  – средняя температура, взвешенная по численности вида или отдельной онтогенетической стадии  $x$ ;  $t_i$  – значение температуры на станции  $i$  на стандартном горизонте облова;  $N_{xi}$  – численность вида  $x$  на данной станции и горизонте, экз/м<sup>3</sup>;  $n$  – число станций.

По значениям оптимальных температур виды зоопланктона района исследований были выделены тепловодная и холодноводная группировки. В качестве показателя структуры зоопланктонного сообщества было рассмотрено соотношение численностей холодноводной и тепловодной группировок.

Для изучения сезонной динамики суммарной численности зоопланктона, численности группировок, массовых видов и температуры воды вычисляли среднемесячные значения этих параметров, по которым рассчитывали многолетние средние значения для каждого месяца. В результате таких расчетов получали сезонный ход изменений в "среднем году".

Для анализа фенологических процессов, хода сезонного прогрева и многолетних изменений температуры воды и численности животных рассчитывали средневзвешенные значения для горизонтов 0 – 25 м и 10 – 65 м:

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

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

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

Фенологические процессы и сроки сезонного прогрева изучали по ежегодным значениям. Были рассмотрены следующие фенологические индексы (Ji et al., 2010): сроки появления первой копепоидитной стадии (C1) *Calanus glacialis* и молоди (C1 – C3) *Temora longicornis* (молодь последней не разделяли по стадиям), сроки пика обилия C1 *Calanus glacialis*, пика обилия суммарной численности (всех стадий) *Oithona similis*, *Temora longicornis* и *Triconia borealis*. Рассмотрен такой фенологический показатель как биологическое лето: период года, когда отношение численности науплиев – 2-х копепоидитов холодноводных *Calanus* и *Pseudocalanus* к суммарной численности науплиев – 5-х копепоидитов тепловодных *Acartia*, *Centropages* и *Temora* меньше единицы. В сезонной динамике температуры воды рассматривали сроки прогрева слоя 0 – 25 м до 3 и 4°C (гидрологическая весна), сроки прогрева этого слоя до 5°C (начало лета) а также продолжительность периода с температурами выше 5°C (продолжительность гидрологического лета).

Для анализа многолетней динамики температуры воды и численности планктонных животных использовали средние за гидрологическую весну ( $0 < t < 5^\circ\text{C}$ ) и лето ( $t > 5^\circ\text{C}$ ). Многолетнюю динамику численности массовых видов исследовали на примере холодноводных видов копепод *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp. и *Triconia borealis*, тепловодной *Temora longicornis* и эврибионтного вида *Oithona similis* (также представителей отр. Copepoda). Для *Pseudocalanus* spp. и *Calanus glacialis* рассчитывались значения суммарной численности их молоди (науплии – 3-и копепоидиты), так как только данные стадии являются поколением этого года. Уже на 4-й стадии оба вида могут зимовать (Прыгункова, 1974; Kosobokova, 1999), в связи с чем нельзя однозначно разделить поколения этого и предыдущего годов на стадиях развития старше 3-й копепоидитной.

Линейные тренды в рядах температуры, численности планктонных животных и фенологических характеристик изучались с использованием линейной модели. Достоверность отличия наклона линии регрессии ( $b$ ) от нуля определяли с помощью  $t$ -критерия. Достоверность коэффициента детерминации ( $R^2$ ) оценивалась с использованием  $F$ -критерия.

Для выявления цикличности в долговременной динамике использовали метод компонентной фильтрации (Colebrook, 1978; Ibañez, Dauvin, 1988), реализованный в оригинальной программе А.Д. Наумова и В.В. Федякова (Наумов, 2006; Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009). Метод является вариантом сингулярного спектрального анализа. Статистическая оценка значимости отдельных компонент определялась по доле объясненной ими общей дисперсии с помощью *t*-критерия Стьюдента:

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

где  $\eta$  – доля объясненной дисперсии;  $n$  – количество наблюдений. Порог достоверности составил 30% общей дисперсии конкретного ряда.

Для анализа связи между переменными использовали коэффициент корреляции рангов Спирмена (Михайловский, 1983).

Для анализа влияния на зоопланктон смены многолетних периодов с разным термическим режимом средние для сезонов значения температуры и биологических показателей группировались для периодов продолжительностью по 10 лет: 1961–1970, 1971–1980, 1981–1990, 1991–2000 и 2001–2010 гг., для которых рассчитывались средние значения и доверительные интервалы. Достоверность различий средних 10-летних значений исследуемых параметров в разные десятилетия оценивалась с помощью *U*-критерия Манна-Уитни.

Аномальными считались такие значения температуры, обилия планктона и соотношения холодноводной и тепловодной группировок, которые превышали половину максимального положительного или отрицательного отклонения от среднееголетнего значения.

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

### Глава 3. Состав и обилие зоопланктона в районе исследований

В зоопланктоне района исследований обнаружено 59 таксонов, среди которых 51 были определены до видового уровня и 8 (в основном личинки донных беспозвоночных) – до более высокого таксономического ранга. 19 видов и 7 групп надвидового ранга встречаются на станции Д-1 каждый год в количестве более 10 экз/м<sup>3</sup> (таблица 1). Именно эти виды и группировки были использованы в анализе. Из них только личинки *Ascidia* встречались не каждый год, хотя в отдельные годы образовывали скопления до 400 экз/м<sup>3</sup> (до 35% суммарной численности зоопланктона).

Таблица 1. Виды и таксономические группы зоопланктона более высокого порядка, обычные для зоопланктона района исследований (встречающиеся каждый год). Среднееголетняя численность и ее доля (%) в суммарной численности зоопланктона (среднее  $\pm$  стандартная ошибка).

| Вид или группа   | Средняя численность, экз/м <sup>3</sup> | Средняя доля в суммарной численности зоопланктона, % |
|--|---|--|
| <b>Infusoria</b>   |   |  |
| Tintinnina gen. spp.<br>( <i>Parafavella denticulata</i> (Ehrenberg, 1840)<br>и <i>Helicostomella</i> sp. Jørgensen, 1924) | 45 $\pm$ 9                              | 0.32 $\pm$ 0.03                                      |
| <b>Hydrozoa</b>  |   |  |
| <i>Aglantha digitale</i> (O.F. Müller, 1776)   | 25 $\pm$ 6                              | 0.37 $\pm$ 0.04                                      |
| <b>Polychaeta</b>  |   |  |
| личинки  | 31 $\pm$ 2                              | 0.44 $\pm$ 0.02                                      |
| <b>Cladocera</b>   |   |  |
| <i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836  | 96 $\pm$ 7                              | 0.74 $\pm$ 0.05                                      |
| <i>Podon</i> spp. ( <i>Pleopsis polyphaemoides</i> (Leuckart, 1859) и <i>Podon leuckarti</i> (Sars G.O., 1862))            | 30 $\pm$ 2                              | 0.26 $\pm$ 0.02                                      |
| <b>Copepoda</b>  |   |  |
| <i>Calanus glacialis</i> Jaschnov, 1955  | 100 $\pm$ 8                             | 1.5 $\pm$ 0.1  |
| <i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)  | 36 $\pm$ 1                              | 2.8 $\pm$ 0.1  |
| <i>Pseudocalanus</i> spp. ( <i>P. acuspès</i> (Giesbrecht, 1881) и <i>P. minutus</i> (Krøyer, 1845))                       | 1948 $\pm$ 65                           | 38.0 $\pm$ 0.5                                       |
| <i>Acartia longiremis</i> (Lilljeborg, 1853)   | 138 $\pm$ 7                             | 1.9 $\pm$ 0.1  |
| <i>Centropages hamatus</i> (Lilljeborg, 1853)  | 99 $\pm$ 7                              | 0.9 $\pm$ 0.1  |
| <i>Temora longicornis</i> (Müller, 1792)   | 347 $\pm$ 22                            | 4.2 $\pm$ 0.2  |
| <i>Oithona similis</i> Claus, 1866   | 2442 $\pm$ 73                           | 35.4 $\pm$ 0.5                                       |
| <i>Triconia (=Oncaea) borealis</i> (Sars, 1918)  | 223 $\pm$ 8                             | 8.1 $\pm$ 0.2  |
| <i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1864)  | 83 $\pm$ 9                              | 1.1 $\pm$ 0.1  |
| <b>Cirripedia</b>  |   |  |
| Cirripedia (науплии)   | 21 $\pm$ 2                              | 0.24 $\pm$ 0.03                                      |
| <b>Mollusca</b>  |   |  |
| личинки Bivalvia   | 66 $\pm$ 5                              | 0.73 $\pm$ 0.03                                      |
| личинки Gastropoda   | 61 $\pm$ 4                              | 0.82 $\pm$ 0.04                                      |
| <b>Echinodermata</b>   |   |  |
| личинки  | 26 $\pm$ 4                              | 0.20 $\pm$ 0.03                                      |
| <b>Chaetognatha</b>  |   |  |
| <i>Parasagitta elegans</i> Verrill, 1873   | 22 $\pm$ 2                              | 0.33 $\pm$ 0.01                                      |
| <b>Bryozoa</b>   |   |  |
| личинки  | 9 $\pm$ 2                               | 0.06 $\pm$ 0.01                                      |
| <b>Appendicularia</b>  |   |  |
| <i>Fritillaria borealis</i> Lohman, 1896   | 142 $\pm$ 14                            | 1.4 $\pm$ 0.1  |
| <i>Oikopleura vanhoeffeni</i> Lohman, 1896   | 2 $\pm$ 0.2                             | 0.08 $\pm$ 0.01                                      |
| <b>Ascidia</b>   |   |  |
| личинки  | 0.4 $\pm$ 0                             | 0.006 $\pm$ 0.003                                    |

#### Глава 4. Сезонная динамика температуры воды

Температура воды в районе исследований зимой отрицательная на всех глубинах, летом у поверхности вода прогревается выше 10°C (Рисунок 2).

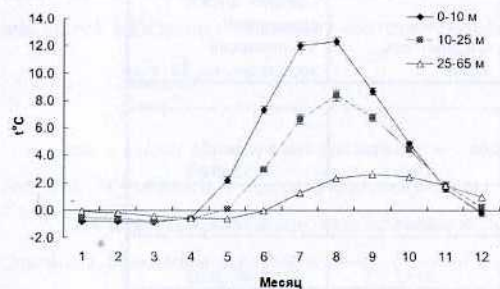


Рисунок 2. Сезонная динамика температуры (t°C) на разных глубинах на станции Д-1. Приведены стандартные ошибки средних.

Для периодизации процессов в планктонном сообществе нами были установлены моменты изменений термического режима, которые соответствуют границам гидрологических сезонов (Рисунок 3; по: Бабков, 1985, с изменениями):

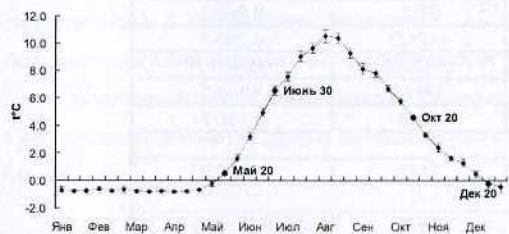


Рисунок 3. Ход изменений температуры (t°C) в верхнем 25-метровом слое воды на станции Д-1 в среднем году. Показаны сроки начала гидрологических сезонов: Дек 20 – зима, Май 20 – весна, Июнь 30 – лето, Окт 20 – осень. Приведены стандартные ошибки средних.

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

Результат расчета температур, оптимальных для планктонных животных, представлен на Рисунок 4 и в Таблице 2. На ряде оптимальных температур, дифференцированном путем представления в конечных разностях, отчетливо видна граница между двумя группами

организмов (Рисунок 4). На диаграмме виден разрыв значений, делящий животных на две группы с диапазонами оптимальных температур 2.4 – 4.2°C и 8.1 – 11.9°C.

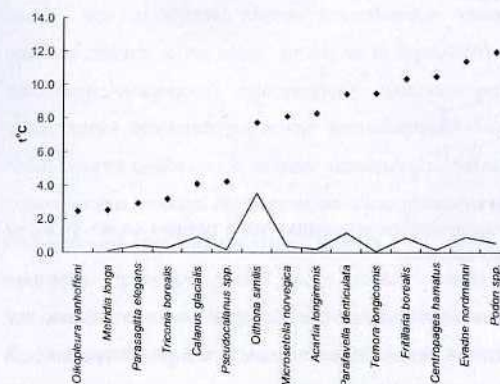


Рисунок 4. Средние значения температурных оптимумов массовых беломорских планктонных организмов (ряд представлен точками). Сплошной линией – тот же ряд, представленный в конечных разностях. Ошибки средних не приведены, т.к. очень малы (0.01 – 0.05°C).

Таблица 2. Изменение оптимальной температуры (°C) массовых планктонных животных по мере развития. Ошибки средних не приведены, так как они не превышают 0.05°C. N, C1 – C5 – науплии и копепоидитные стадии Copepoda.

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

Сезонная динамика суммарной численности зоопланктона повторяет сезонный ход изменений температуры воды (Рисунок 5).



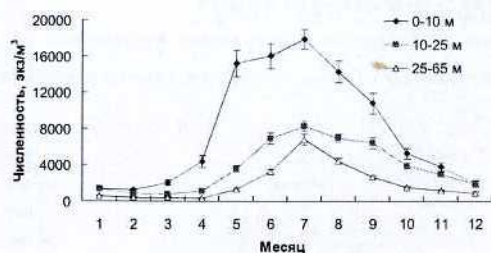


Рисунок 5. Сезонная динамика суммарной численности зоопланктона в разных слоях воды на станции Д-1. Приведены стандартные ошибки средних.

В течение года происходит смена холодноводных видов Copepoda тепловодными, что наиболее ярко проявляется в динамике численности их науплиальных стадий (Рисунок 6). В верхнем слое водной толщи ярко выражено разобшение двух группировок во времени: в летний период здесь происходит смена холодноводных видов тепловодными. Холодноводные организмы при этом мигрируют в нижележащие горизонты, в результате чего в летний период наблюдается пространственное (по вертикали) разобшение двух группировок.

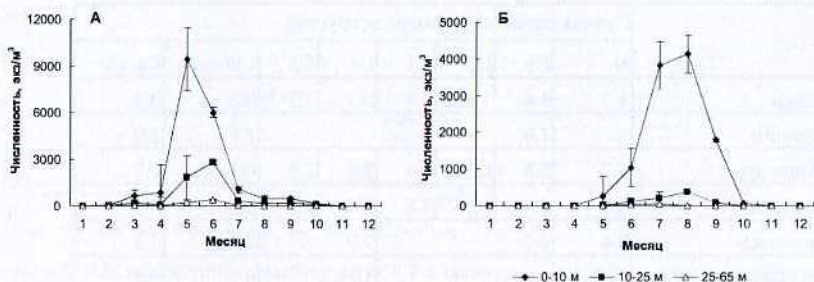


Рисунок 6. Сезонная динамика численности науплиальных стадий холодноводных (А) и тепловодных (Б) копепоид на разных глубинах по данным сборов сетью с ячеей 100 мкм. Приведены стандартные ошибки средних.

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

Белое море – субарктический водоем, климат которого имеет континентальные черты, в связи с чем здесь резко выражена сезонность изменений температуры воды: в зимний период она опускается ниже нуля, летом на поверхности поднимается выше 10°C. Анализ сезонной динамики суммарной численности зоопланктона показывает ее соответствие сезонным изменениям температуры воды: минимальная численность наблюдается зимой, а максимум численности совпадает с летним максимумом температуры. В ходе наблюдений за сезонными изменениями обилия планктонных животных показано, как виды с разными температурными оптимумами последовательно сменяют друг друга в верхнем слое водной толщи по мере его прогрева. Прогрев верхних слоев водной толщи вызывает также миграцию холодноводных животных в глубокие слои водной толщи. Таким образом, температура, обладая четкой годовой цикличностью в районе исследований, является одним из важнейших факторов, управляющих сезонным циклом развития зоопланктона.

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

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

Результаты наших исследований показали, что размах межгодовых колебаний температуры воды не превышал 80% среднего многолетнего значения весной и 30% летом. При этом наибольшая амплитуда колебаний и весной, и летом наблюдаются в слое 0 – 10 м. Абсолютные значения температуры и размах ее колебаний снижаются с глубиной (Рисунок 7). Примерно с середины 1970 гг. наблюдалось увеличение глубины прогрева водной толщи в весенний период. В 1966 г. глубина прогрева летом была наименьшей за весь период наблюдений – единственный раз за весь период наблюдений температура летом в слое 25 – 65 м была отрицательной (-0.3°C). В тот год имело место аномально позднее таяние льда – он окончательно сошел в начале июля. Самый глубокий летний прогрев был отмечен в 1962 г. – в этот год в слое 25 – 65 м среднелетняя температура составила 3.4°C. Долговременных трендов в динамике летнего прогрева не в.

В многолетней динамике средней температуры воды в слое 0 – 25 м ни весной, ни летом не было выявлено достоверных линейных трендов.

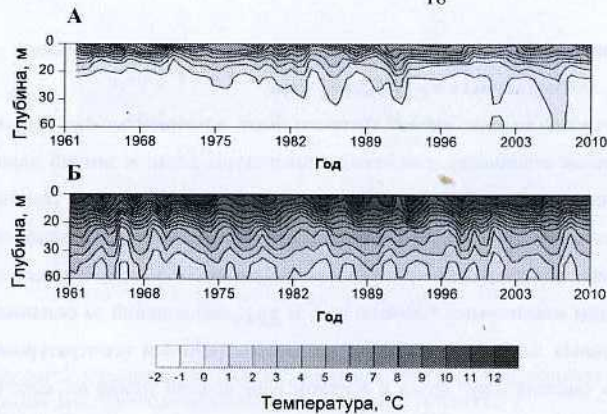


Рисунок 7. Многолетняя динамика средневесенней (А) и среднелетней (Б) температуры воды на разных глубинах на станции Д-1.

Весной минимальная температура (0.8 и 0.9°C) отмечена в 1971 и 1984 гг., соответственно; максимальная (4.7°C) – в 1992 г. Самая низкая среднелетняя температура (5.9°C) наблюдалась в 1966 г., самая высокая (10.5 и 10.6°C) – в 1974 и 1988 гг., соответственно. Холодные и теплые годы различались также глубиной прогрева: в холодные годы прогрев проникал на меньшую глубину (Рисунок 7).

Для межгодовых колебаний суммарной численности и холодноводной, и тепловодной группировок зоопланктона характерен очень большой размах величин (Рисунок 8). Скачки численности всех изученных видов и групп превышали 100% среднего многолетнего, а в отдельных случаях достигали 300% (*Triconia borealis*, *Temora longicornis*). Различия между годами достигали в некоторых случаях порядка величин. При этом положительные отклонения от нормы значительно превосходили по величине отрицательные. В динамике численности холодноводных животных обращает на себя внимание снижение абсолютных значений и амплитуды колебаний в начале 1970-х гг. и в конце 1990-х – начале 2000-х гг. (Рисунок 8, А). В динамике численности тепловодной группировки амплитуда колебаний была высокой и практически не менялась в течение всего периода наблюдений (Рисунок 8, Б). При этом в течение всех 50 лет существовал тренд к снижению численности этой группировки в слое 0 – 25 м ( $b = -20.7$ ,  $p = 0.03$ ). Амплитуда межгодовых колебаний обилия обеих группировок уменьшается с увеличением глубины, что особенно выражено в динамике численности тепловодной группировки.

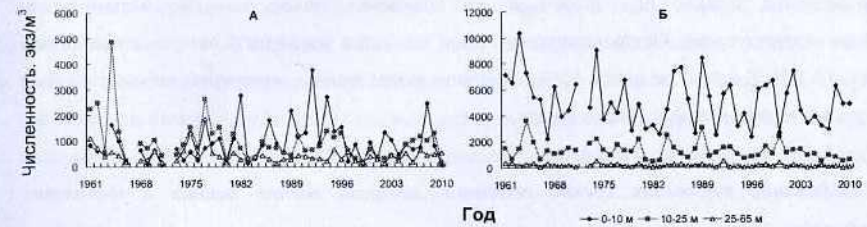


Рисунок 8. Многолетняя динамика суммарной численности: А - холодноводной группировки (весной), без *Pseudocalanus* spp.; Б - тепловодной группировки (летом) в разных слоях.

В динамике численности молоди (науплии – 3-е копеподиты) холодноводных *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp. амплитуда межгодовых колебаний увеличилась к середине 1990-х гг. Наименьшее же варьирование и минимальные значения их численности отмечены в конце 1960-х – начале 1970-х гг. Численность холодноводной *Triconia borealis* резко снизилась к 1980-м гг. В динамике численности эврибионтной *Oithona similis* можно проследить снижение интенсивности межгодового варьирования в 1970-е гг. и к концу периода наблюдений. В динамике обилия тепловодной *Temora longicornis* закономерности менее выражены, однако, помимо резкого всплеска ее численности в 1974 г., прослеживается увеличение размаха колебаний в 1980-е гг.

Регрессионный анализ показал наличие линейных трендов в динамике численности массовых видов в слое 0 – 25 м: положительного – в динамике численности молоди *Calanus glacialis* ( $b = 8.1$ ,  $p = 0.04$ ) и отрицательного в динамике численности *Oithona similis* ( $b = -74.2$ ,  $p = 0.002$ ). Наиболее резкие изменения произошли в динамике численности *Triconia borealis* в слое 10 – 65 м: с начала 1980-х гг. обилие вида упало в 3 раза ( $b = -12.6$ ,  $p = 0.0001$ ). Лишь после 2006 г. численность *T. borealis* вновь начала расти.

## 7.2. Связь межгодовых колебаний обилия зоопланктона и температуры воды

Было выявлено крайне мало достоверных связей межгодовых колебаний обилия зоопланктона и температуры воды, при этом даже достоверные корреляции оказались невелики. Наиболее сильна корреляция численности *Temora longicornis* в слое 10 – 25 м со среднелетней температурой воды в слое 0 – 25 м ( $r = 0.65$ ). Несколько слабее связь суммарной численности тепловодной группировки в слое 10 – 25 м с летней температурой в слое 0 – 25 м ( $r = 0.51$ ). Отклонения численности планктонных животных и температуры воды от нормы также практически не связаны между собой. Можно отметить только, что в 1966 г. – году с самым поздним и самым холодным летом – наблюдалась низкая численность молоди (науплии – С3)

*Calanus glacialis* весной (37 экз/м<sup>3</sup>) и ее появление более чем на месяц позже среднемноголетнего срока. Однако причиной такой аномалии могла быть экстремально низкая соленость (9.1 ‰ 8 июля, не выше 17 ‰ до конца июля; данные измерений на станции Д-1) верхнего слоя воды в конце весны того года.

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

Позднее всего, на месяц позже среднемноголетнего, лето началось в 1966 г., из-за аномально позднего таяния льда (он задержался до середины июля). Самое раннее начало летнего периода имело место в 1984 г. (в конце мая), в этот же год лето было самым продолжительным (150 дней против 110 дней в среднем). Наиболее коротким летний период был в аномальном 1966 г. (50 дней). За период с 1961 по 2010 гг. на станции Д-1 сместились на более раннее время (ок. 10 дней) сроки перехода температуры через 3 и 4°C ( $R^2 = 0.11$ ,  $b = -0.22$  и  $R^2 = 0.18$ ,  $b = -0.38$ , соответственно;  $p < 0.02$ ). Момент, соответствующий началу летнего периода, также сместился примерно на 17 дней ( $R^2 = 0.15$ ,  $b = -0.35$ ,  $p = 0.005$ ), за счет чего увеличилась продолжительность летнего периода.

Наиболее поздние сроки появления молодежи и сезонных пиков обилия изученных видов, кроме пика обилия *Temora longicornis*, наблюдались в 1960-е годы. В динамике численности молодежи *C. glacialis* все аномально поздние сроки приходились на конец 1960-х гг. Соответственно, в многолетней динамике сроков появления молодежи *Calanus* можно проследить отрицательный тренд ( $R^2 = 0.21$ ,  $b = -0.39$ ,  $p = 0.002$ ). В многолетней динамике фенологических индексов остальных видов достоверных тенденций не выявлено. В течение периода наблюдений имела место тенденция к смещению на более раннее время и сроков начала биологического лета ( $R^2 = 0.10$ ,  $b = -0.25$ ,  $p = 0.02$ ). Сроки окончания биологического лета достоверно не изменились за период наблюдений.

Наиболее сильные корреляции обнаружены между сроками появления молодежи *C. glacialis* и сроками прогрева слоя 0 – 10 м выше 5°C ( $r = 0.56$ ), а также со сроками прогрева слоя 0 – 25 м выше 3°C ( $r = 0.45$ ). Корреляции невелики, однако положительная связь сроков появления молодежи *Calanus* и сроков весеннего прогрева (переход температуры через 3, 4 и 5°C) подтверждается совпадением многолетних трендов в динамике этих переменных.

### 7.4. Квазициклические изменения температуры воды и численности зоопланктона

Анализ данных методом компонентной фильтрации показал, что в динамике температуры воды цикличность выражена слабо – не обнаружено ни одной компоненты, вклад которой в общее варьирование переменной достигал бы 30%. Наибольшую долю варьирования

численности холодноводной и тепловодной группировок, а также *Triconia borealis* объясняет цикличность с длиной периода более 10 лет (Таблица 3). Колебания численности *Triconia borealis* имеют длину периода, превышающую продолжительность наблюдений. В динамике численности *Oithona similis* наиболее выражена цикличность с длиной периода 4 года. Вклад остальных компонент в варьирование численности зоопланктона не отличается достоверно от нуля.

Таблица 3. Квазициклические тренды динамики суммарной численности группировок. Приведены только компоненты, вклад которых в общее варьирование ряда достоверен.

| Группировка, вид         | Сезон | Горизонт, м | Длина периода цикла, лет | Доля объясненной дисперсии, % |
|--------------------------|-------|-------------|--------------------------|-------------------------------|
| Холодноводные            | Весна | 0 – 25      | 15                       | 29                            |
| Тепловодные              | Лето  | 0 – 25      | 13                       | 31                            |
| <i>Triconia borealis</i> | Лето  | 10 – 65     | Осн. тренд               | 44                            |
| <i>Oithona similis</i>   | Лето  | 0 – 25      | 4                        | 33                            |

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

Анализ средних десятилетних значений температуры воды не выявил никаких тенденций в ее динамике. В то же время, анализ средних 10-летних значений сроков прогрева показал, что в начале 1970-х гг. начало летнего периода сместилось на более раннее время на 17 дней (тест Манна-Уитни:  $U = 17.5$ ,  $p = 0.02$ ).

Анализ средних за 10 лет значений численности планктонных животных подтвердил наличие положительных трендов в динамике численности *Calanus glacialis* до 1990-х гг. и отрицательных трендов в динамике численности *Oithona similis* и *Triconia borealis* в течение всего периода с 1961 по 2010 г. Показано, что достоверные изменения есть в многолетней динамике сроков появления молодежи *Calanus glacialis* и пика численности *Temora longicornis* (критерий Манна-Уитни;  $p = 0.05$ ). Момент появления C1 *C. glacialis* сместился на 19 дней, а пик численности *T. longicornis* на 12 дней на более раннее время в 2000-е гг. по сравнению с 1960-ми. Показано, что начало биологического лета за период наблюдений также сместилось на более раннее время на 11 дней.

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

Как было показано выше, несмотря на значительные межгодовые колебания температуры воды, изменения численности планктонных животных связаны с ними слабо.

Вероятно, важную роль играют процессы, которые опосредуют изменения температуры. Так, размножение и развитие зоопланктона зависят от обилия и качества пищи, в частности фитопланктона. Обилие и качественный состав последнего определяются в том числе и температурой воды. Для видов, совершающих вертикальные миграции, в частности, для холодноводного вида *Pseudocalanus* spp., большое значение имеет интенсивность вертикального перемешивания, которая также определяется отчасти интенсивностью прогрева воды. Кроме того, температура и зоопланктон тесно связаны с океанической циркуляцией - с адвекцией теплых (или холодных) вод и переносом организмов из других районов океана. Таким образом, прямую связь межгодовых колебаний обилия зоопланктона с динамикой температуры воды проследить очень трудно из-за наличия множества других биотических и абиотических факторов. Это сложно сделать также по причине сложности и продолжительности жизненных циклов планктонных ракообразных.

Аномальные значения численности планктонных организмов совпадают с отклонениями температуры воды от нормы лишь в единичных случаях, при этом роль, сравнимую по важности с температурой, играют, по всей видимости, и другие факторы среды. Так, причиной аномально низкой численности *Calanus glacialis* в 1966 г. была, скорее, соленость, резкое снижение которой в конце весны оказалось критичным для молоди этого вида (Перцова, Сахарова, 1967, 1970). Причиной отсутствия связи между аномалиями численности зоопланктона и температуры воды, возможно, является то, что высокие и низкие значения температуры воды либо не выходили за пределы диапазонов температур, оптимальных для исследованных нами планктонных организмов, либо эти изменения были настолько непродолжительны, что не успевали вызвать заметные изменения в их популяциях.

Из всех фенологических индексов со сроками сезонного прогрева воды достоверно связаны только сроки появления молоди *Calanus glacialis*. Они связаны положительной корреляцией со сроками прогрева слоя 0 – 25 м до 3 и 5°C. Корреляция относительно невелика, но связь косвенно подтверждается совпадением трендов в динамике сроков появления молоди калянуса и сроков весеннего прогрева. Это указывает на наличие тенденции к более раннему появлению молоди *C. glacialis* в годы с ранним прогревом. Исследования других авторов показали, что скорость развития *Calanus glacialis* зависит от температуры воды и ускоряется при ее повышении (Corkett et al., 1986; McLaren et al., 1988; Daase et al., 2011). Кроме того, развитие *Calanus glacialis* ускоряется в годы с ранней весной (Перцова, Кособокова, 2010). Раннее развитие *Calanus glacialis* зависит также от обилия фитопланктона (Ringuette et al., 2002; Daase et al., 2011), которое по мере достижения светового насыщения в значительной степени зависит от температуры воды (Киселев, 1980; Tilzer et al., 1986). Следовательно, температура может влиять на развитие *C. glacialis* как напрямую, так и опосредованно. Наши исследования

указывают также на совпадение трендов в динамике сроков начала гидрологического и биологического лета, тогда как на уровне межгодовых колебаний достоверных корреляций между ними не обнаружено.

Нами было показано, что устойчивые изменения в популяциях некоторых видов могут быть вызваны длительными периодами с относительно стабильными условиями. Смена таких периодов в Белом море, или климатический сдвиг, имела место в начале 1970-х гг. и выражалась в переходе от относительно холодного периода к теплему. В результате, начало летнего периода в районе исследований сместилось на более раннее время, и увеличилась продолжительность этого сезона. Почти сразу после изменения термического режима, и, возможно, вследствие его, увеличилась численность молоди *Calanus glacialis*, что вполне вероятно, учитывая зависимость раннего развития вида от температуры.

Достоверные квазициклические колебания в динамике численности планктонных животных не удается связать с изменениями температуры воды, так как в динамике последней нет ни одной достоверной циклической компоненты.

### Выводы

1. Для температуры воды в прибрежье Кандалакшского залива характерны значительные сезонные изменения (в среднем от -0.9°C зимой до 13.2°C летом в слое 0 – 10 м) и резкие вертикальные градиенты (летом разность температур между верхним и придонным слоем достигает 11°C). Это способствует разобщению холодноводной и тепловодной группировок зоопланктона как во времени (в течение года, по мере прогрева водной толщи), так и в пространстве (по вертикали, в связи с более сильным прогревом верхних слоев воды). Благодаря этому, холодноводная и тепловодная группировки планктонных животных могут сосуществовать в районе исследований, несмотря на различия их температурных предпочтений (2.4 – 4.2°C для первой и 8.1 – 11.9°C для второй, соответственно).
2. Численность холодноводной и тепловодной группировок и популяций массовых видов Соперода в исследованном районе устойчива к межгодовым колебаниям средних значений температуры воды (весенних и летних). Устойчива она также к кратковременным аномальным ее отклонениям от среднееголетнего значения, которые достигали в прибрежье Кандалакшского залива 80% величины среднееголетнего весной (1992 г., теплая весна) и 30% летом (1966 г., холодное лето).
3. Скорость раннего развития *Calanus glacialis* в районе исследований зависит от сроков весеннего прогрева водной толщи: чем быстрее происходит прогрев, тем раньше появляются 1-е копепоидитные стадии этого вида. На это указывают положительные корреляции сроков

- появления молоди данного вида и весеннего прогрева в слое 0 – 25 м, а также совпадение многолетних трендов в динамике этих переменных.
4. Сроки появления молоди и сезонного пика численности массовых видов зоопланктона, размножающихся и развивающихся в летний период (*Triconia borealis*, *Oithona similis* и *Temora longicornis*), в прибрежье Кандалакшского залива слабо связаны с межгодовыми изменениями сроков прогрева ( $r < 0.4$ ).
  5. Цикличность в динамике температуры воды в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря выражена слабо – не выявлено ни одной квазициклической компоненты, вклад которой в общее варьирование температуры достоверен.
  6. Цикличность слабо выражена и в динамике численности массовых планктонных животных. Достоверные квазициклические компоненты обнаружены только в динамике численности *Triconia borealis*, *Oithona similis* и суммарной численности холодноводной группировки. При этом наибольшая доля варьирования приходилась на компоненты динамики с длиной периода более 10 лет.

#### ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Зубаха М. А. Температурные оптимумы массовых видов зоопланктона Белого моря / М. А. Зубаха, **Н. В. Усов** // Биология моря. – 2004. - Т. 30, № 5. - С. 347–351.
2. **Usov N. V.** The winter zooplankton of the Chupa Inlet (the White Sea) / **N. V. Usov** // Proceedings of the Zoological Institute. – 2003. – Vol. 299. – Pp. 181–186.
3. Бобков А. А. Гидрометеорологические факторы, влияющие на формирование аномалий температуры воды у мыса Картеш / А. А. Бобков, **Н. В. Усов**, В. Ю. Цепелев // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер.7, Геология. География. – 2005. – Вып. 2. – С. 115–119.
4. **Усов Н. В.** Динамика зоопланктона в зимний период в замерзающем море на примере прибрежной зоны Белого моря / **Н. В. Усов** // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3, Биология. – 2011. – Вып. 3. – С. 3–14.

##### Публикации в других изданиях:

5. Berger V. 36-Year Time Series (1963-1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea. / V. Berger, A. Naumov, M. Zubaha, **N. Usov**, I. Smolyar, R. Tatusko, S. Levitus. – S-Petersburg – Washington, 2003. – 362 p.

6. Бергер В. Я. Мониторинг пелагиали в губе Чула Белого моря / В. Я. Бергер, И. М. Примаков, **Н. В. Усов**, И. П. Кутчева // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна. (Проект подпрограммы "Исследование природы Мирового океана" федеральной целевой программы "Мировой океан"). Вып. 1. – Апатиты, 2004. – С. 215–222.
7. Martynova D. Monitoring keystone components of sub-Arctic food webs – ecosystem dynamics of the White Sea / D. Martynova, **N. Usov**, S. Falk-Petersen, U. Bathmann // Fact Sheet by: EUR-OCEANS Knowledge Transfer Unit, hosted by the GLOBEC IPO at Plymouth Marine Laboratory. – 2008. – KTU N11.
8. Persson J. Scale-dependent effects of climate on two copepod species, *Calanus glacialis* and *Pseudocalanus minutus*, in an Arctic-boreal sea. / J. Persson, L. C. Stige, N. C. Stenseth, **N. Usov**, D. Martynova // Marine Ecology Progress Series. – 2012. – Vol. 468. – Pp. 71-83.
9. **Usov N.**, Kutcheva I., Primakov I., Martynova D. Every species is good in its season: Do the shifts in the annual temperature dynamics affect the phenology of the zooplankton species in the White Sea? / **N. Usov**, I. Kutcheva, I. Primakov, D. Martynova // Hydrobiologia. – 2013. – Vol. 706, no. 1. – Pp. 11–33.

#### Материалы и тезисы конференций:

10. **Усов Н. В.** Жизненные циклы и сезонная динамика массовых видов зоопланктона Белого моря / **Н. В. Усов** // VII ежегодная научная конференция: XXI век: молодежь, образование, экология, ноосфера. Санкт-Петербург, 1999. Тез. докл. – 1999. – С. 106.
11. **Усов Н. В.** Влияние межгодовых различий термического режима на динамические характеристики зоопланктона / **Н. В. Усов** // VIII ежегодная конференция: XXI век: молодежь, экология, ноосфера и устойчивое развитие. Санкт-Петербург, 2000. Тез. докл. – 2000. – С. 99.
12. **Усов Н. В.** Зимний зоопланктон губы Чула Белого моря / **Н. В. Усов** // Отчетная научная сессия Зоологического ин-та РАН по итогам работ 2002 г. Тез. докл. – СПб., 2003. – С. 35–36.
13. **Usov N.**, Martynova D., Primakov I. Flexibility of zooplankton community to the hydrological environmental changes in the White Sea / **N. Usov**, D. Martynova, I. Primakov // Adaptations of Marine Organisms and Problems of Global Climate Changes. Russian-German Scientific Workshop. Saint-Petersburg, Russia, 19 – 25 April 2006. Abstracts. – 2006. – P. 16.
14. Примаков И. М. Основные направления исследований пелагиали Белого моря сотрудниками Беломорской биологической станции ЗИН РАН / И. М. Примаков, Д. М. Мартынова, **Н. В. Усов**, И. П. Кутчева // II Научная конференция «Экологические

- исследования беломорских организмов». БС ЗИН РАН, мыс Картеш, 18 – 22 июля 2007 г. Тез. докл. – 2007. – С. 96 – 100.
15. **Усов Н. В.** Репрезентативность сборов, выполненных планктонными сетями с разным размером ячеек / **Н. В. Усов** // II Научная конференция «Экологические исследования беломорских организмов». БС ЗИН РАН, мыс Картеш, 18 – 22 июля 2007 г. Тез. докл. – 2007. – С. 138–139.
16. **Усов Н. В.** Многолетние изменения температуры, солености и обилия зоопланктона в губе Чупа Кандалакшского залива в летний период / **Н. В. Усов** // X Международная конференция: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 18 – 20 сентября 2007. Материалы. – 2007. – С. 226–230.
17. **Usov N.** Long-term zooplankton dynamics and environment in the White Sea since 1957 / **N. Usov**, D. Martynova, I. Primakov, I. Kutcheva // From ecosystem function to prediction. 3rd GLOBEC Open Science Meeting. Victoria, BC, Canada 22 – 26 June 2009. Abstracts. – 2009. – Pp. 126–127.
18. **Usov N.** Long-term dynamics of two cold-water mesozooplankton species in the White Sea / **N. Usov**, D. Martynova // Proceedings of the 45th European Marine Biology Symposium. Edinburgh, UK, 23 – 27 August 2010. – 2010. – P. 17.
19. Martynova D. A life with and without ice in the White Sea: Who will stay tuned? / **D. Martynova**, **N. Usov** // 2nd ESSAS (Ecosystem Studies of Sub-Arctic Seas) Open Science Meeting. Seattle, USA, 22 – 26 May 2011. Abstracts. – 2011. – P. 57.
20. **Усов Н. В.** Многолетние изменения сезонной динамики температуры и фенологии трех массовых видов мезозoopланктона в Белом море / **Н. В. Усов**, И. П. Кутчева, Д. М. Мартынова // XII Международная конференция: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Петрозаводск, 30 сентября – 4 октября 2013. Материалы конференции. – 2013. – С. 304–307.
21. **Usov N. V.** Phenological shifts in the seasonal dynamics of dominant zooplankton species in the White Sea / **N. V. Usov**, I. P. Kutcheva, D. M. Martynova // 49th European Marine Biology Symposium. Saint-Petersburg, Russia, 8 – 12 September 2014. Abstracts. – 2014. – P. 40.