

УДК 574.523

КОНТРОЛИРУЕТ ЛИ ЗООПЛАНКТОН РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ БЕЛОГО МОРЯ ВЕСНОЙ?

© 2018 г. А. В. Дриц¹ *, Т. А. Белевич², Л. В. Ильяш², Т. Н. Семенова¹, М. В. Флинт¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

*e-mail: adrits@mail.ru

Поступила в редакцию 01.12.2016 г.

После доработки 01.06.2017 г.

В работе дана оценка роли популяций массовых видов зоопланктона в выедании биомассы и продукции фитопланктона в прибрежных районах Белого моря в весенний период. Материал был собран в экспедициях НИС “Эколог” в июне 2012 и 2015 гг. в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря. Полученные оценки состава и биомассы зоопланктона показали, что в зависимости от интенсивности прогрева водной толщи в разные годы, сообщество зоопланктона находилось на ранне- или поздневесенней стадии сезонного развития. На основании данных о численности и интенсивности питания массовых видов зоопланктона, измеренной флуоресцентным методом, даны оценки суммарного потребления автотрофных водорослей. Величина выедания изменялась от 1 до 90% биомассы и от 7 до 470% продукции фитопланктона. Уровень выедания фитопланктона и степень контроля его развития определяется фазой сезонной сукцессии планктонного сообщества прибрежных районов Белого моря, которая, в свою очередь зависит от динамики сезонных изменений состояния среды в этих районах.

DOI: 10.1134/S0030157418040020

Исследования зоопланктона Белого моря имеют более, чем столетнюю историю. Накопленный за это время огромный массив данных позволил сформировать представления о фаунистическом составе, закономерностях пространственно-временного распределения зоопланктона в целом, экологии и жизненных циклах массовых видов (обзоры [5, 9, 11, 15, 28, 29]). Детально описаны сезонные и межгодовые изменения структуры и обилия зоопланктона и проанализировано влияние абиотических и биотических факторов на развитие сообществ в разных районах Белого моря [5, 12]. В последние годы все больше внимания уделяется изучению воздействия основных факторов среды на параметры зоопланктонных сообществ Белого моря, трофических взаимоотношений в планктоне, физиологии массовых видов гидробионтов. Получены данные о составе пищи и количественных характеристиках питания доминирующих видов копепод [7, 24], биохимическом составе их тела [4, 23], оценен вклад зоопланктона в формирование вертикальных потоков углерода [8, 20]. Среди многочисленных работ, посвященных изучению зоопланктона Белого моря, практически нет данных о том, какова роль зоопланктона в утилизации новосинтезированного органического вещества. В единствен-

ной работе [24] приведены оценки выедания фитопланктона тремя видами копепод *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* and *Acartia* spp. в разные сезоны. По данным этих авторов, уровень выедания минимален весной и достигает максимума в летний период. Однако все исследованные виды относятся к тепловодному комплексу, и их массовое развитие в мелководных районах происходит при максимальном прогреве поверхностного слоя в июле–августе [5]. В весенний период их численность незначительна, а в зоопланктоне прибрежных районов доминируют представители холодноводного комплекса, главным образом, копеподы рода *Pseudocalanus* [5, 6, 12]. Можно предположить, что именно при массовом весеннем развитии холодноводных видов в мелководных районах Белого моря, зоопланктон выедает значительную часть фитопланктона и контролирует его развитие.

Цель настоящей работы – проверить это предположение, получив оценки роли популяций массовых видов зоопланктона в выедании биомассы и продукции фитопланктона в весенний период. Кроме того, наш материал, полученный в годы с разным температурным режимом, позволил проследить влияние интенсивности прогрева водой толщи на параметры зоопланктонного со-

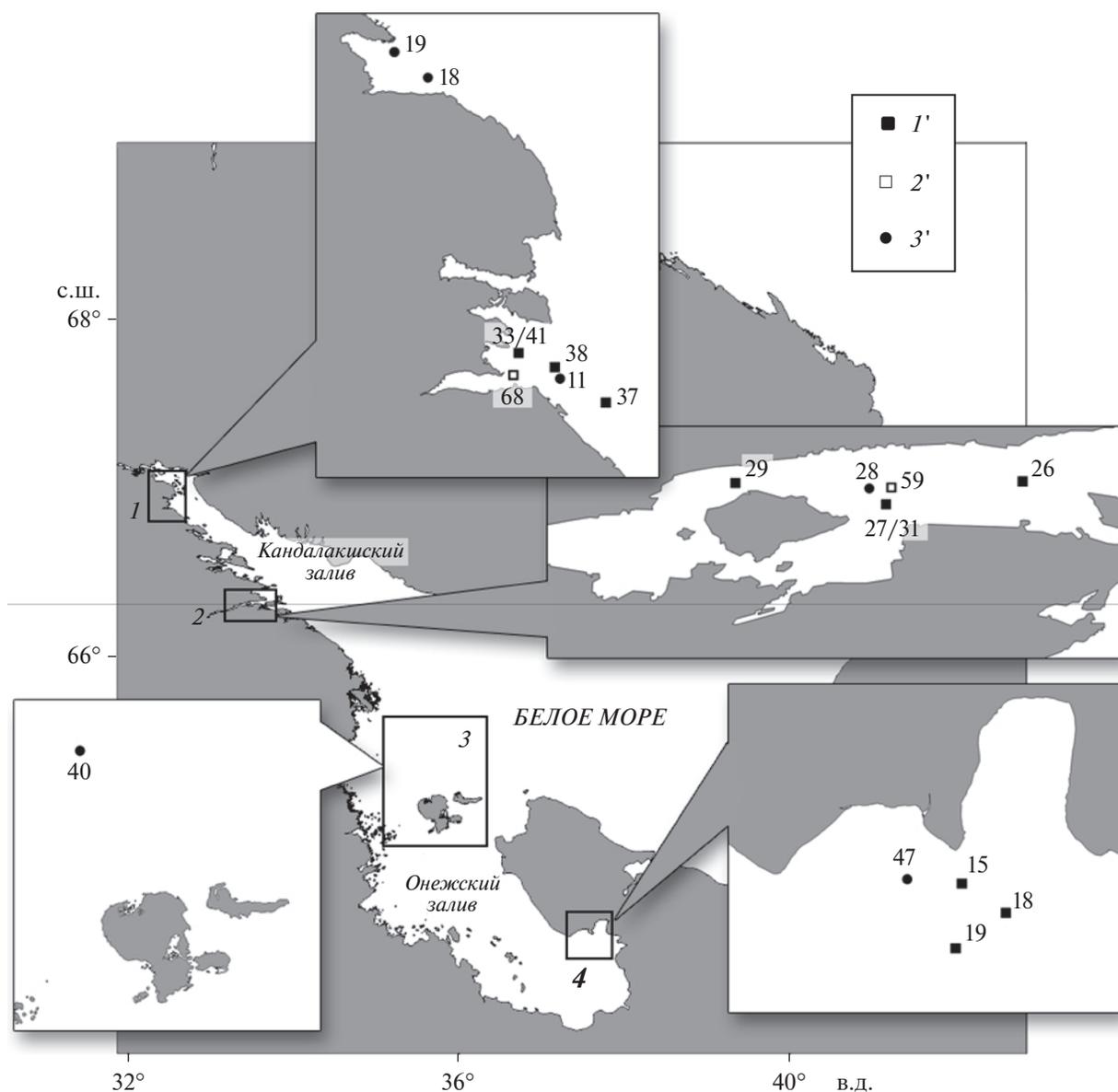


Рис. 1. Районы работ и схема расположения станций. 1 – Район губ Княжая, Палкина; 2 – губа Чупа; 3 – район Соловецкого архипелага, 4 – район губы Ухта. 1' – станции, выполненные 17–22.06.2012 г.; 2' – станции, выполненные 25–06.2012 г.; 3' – станции, выполненные 13–19.06.2015 г.

общества и уровень потребления автотрофного фитопланктона в прибрежных районах Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря в весенний сезон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в экспедициях НИС “Эколог” в июне 2012 и 2015 гг. в прибрежных районах Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря. В 2012 г. исследования проводились в районе губы Ухта (Онежский залив) 17–18 июня и в районе губ Княжая и Чупа (Кандалакшский залив) 19–22 июня с повторной съемкой

25–27 июня. В 2015 г. работы выполнены 13–14 июня в районе губы Княжая, 16–17 июня в районе губы Чупа, 19 июня в губе Ухта. Кроме того, в 2015 г. материал получен в губе Палкина Кандалакшского залива (15 июня) и в районе Соловецкого архипелага (18 июня) (рис. 1).

Сбор зоопланктона. Сборы зоопланктона проводили сетями Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, ячея фильтрующего конуса 180 мкм) и Апштейна (диаметр входного отверстия 17 см, ячея фильтрующего конуса 60 мкм), облавливая слой от дна до поверхности. В пробах, собранных сетью Джеди, определяли численность организмов с длиной тела >500 мкм, в пробах, собранных

Таблица 1. Время переваривания пищи (*T*, час) у разных видов зоопланктона

Вид/стадия	<i>T</i>	<i>t</i> , °С	Источник
<i>Pseudocalanus</i> spp., CV	0.68	8	[27]
<i>Temora longicornis</i>	1.2	8	Собственные данные
<i>Oithona similis</i>	1.67	8	[P27]
<i>Centropages hamatus</i>	0.76	10	[19]
<i>Acartia longiremis</i>	0.53	8	[32]
<i>Calanus glacialis</i>	0.84	8	[2]
<i>Metridia longa</i>	1.5	8	[27]

сетью Апштейна – <500 мкм. Кроме того, в каждом из районов в Кандалакшском заливе на одной из станции (в г. Княжая – ст. 41 в 2012 г. и ст. 11 в 2015 г., в г. Чупа – ст. 31 в 2012 и ст. 28 в 2015 г., в г. Палкина – ст. 18 в 2015 г.) отбор проб проводился послойно: в верхнем перемешанном слое и в слое под сезонным пикноклином, положение которого предварительно определялось на основании вертикального STD-зондирования зондом SBE 19plus. В губах Княжая и Чупа послойные ловы были выполнены в дневное и ночное время. Фиксацию проб проводили 4% нейтральным формалином. Таксономический и размерный состав зоопланктона был определен при обработке проб под бинокляром при увеличении ×40. Индивидуальный сырой вес (WW) животных определяли по номограммам [13].

Сопутствующие данные по температуре и солености на всех станциях были получены при вертикальном STD-зондировании.

Определение хлорофилла “а” и феопигментов. Пробы для определения концентрации растительных пигментов были собраны пятилитровым батометром Нискина. Горизонты отбора проб выбирались с учетом данных о вертикальном распределении флуоресценции, температуры и солености, полученных на основании зондирования STD-зондом с соответствующими датчиками. 0.5–1.0 л воды фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F при разрежении не более 0.3 атм. Определение концентрации хлорофилла “а” (хл “а”) проводили флуориметрическим методом [17] с помощью флуориметра Trilogy Turner Designs.

Определение первичной продукции. На станциях 31 и 41 в 2012 г., а также на станциях 11, 19, 24 и 47 определяли первичную продукцию (ПП). Определение продукции проводили скляночным методом в радиоуглеродной модификации. Четырехчасовую экспозицию проводили “in situ” на глубинах 0 и 5 м, затем пробы осаждали на фильтры Millipore с диаметром пор 0.45 мкм. Фильтры просчитывали в гомогенной системе на сцинтил-

ляционном счетчике Rackbeta с использованием метода внешней стандартизации.

Питание зоопланктона. Интенсивность питания зоопланктона оценивали флуоресцентным методом по содержанию фитопигментов (хл “а” и феопигментов) в кишечнике и времени переваривания пищи [22]. Зоопланктон для анализов собирали сетью Джели на станциях 41 и 11 (губа Княжая), 31 и 28 (губа Чупа), 18 (губа Палкина), 47 (губа Ухта), 40 (Соловки). Методика определения количества фитопигментов в пищеварительном тракте копепод (*G*) подробно описана в [2]. Для расчета суточного потребления автотрофного фитопланктона (*I*) были использованы литературные данные по времени переваривания растительной пищи (табл. 1) исследуемых или близкородственных видов копепод, приведенные к температуре слоя их поимки с учетом $Q_{10} = 2.2$ [18].

Суточное потребление хл “а” (*I*, нг хл “а”/экз. сутки) рассчитывали как $I = (G_1 t_1 + G_2 t_2) / T$, где G_1 и G_2 среднее количество фитопигментов в кишечнике в темное и светлое время суток, t_1 и t_2 – продолжительность темного (2 часа) и светлого (22 часа) периодов.

Общее потребление биомассы автотрофного фитопланктона всеми исследованными видами мезозоопланктона ($E_{\text{хл-а}}$, мг хл “а”/м² сутки) рассчитывали по формуле:

$$E_{\text{Chl-a}} = \sum_{i=1}^n I_i N_i,$$

где I_i – суточное потребление хл “а” для i вида, N_i – численность i вида в слое (экз/м²), n – число видов.

Для пересчета суточного потребления пищи в единицы углерода (E_c , мг С/м² сутки) были использованы данные по биомассе автотрофного фитопланктона в единицах углерода (C_{ph}), полученные на основании обработки проб фитопланктона по методике, описанной в [3].

Таблица 2. Концентрация хл “а” ($\text{мг}/\text{м}^3$), первичная продукция (ПП, $\text{мгС}/\text{м}^2$ сутки), соотношение органического углерода автотрофного фитопланктона и хл “а” ($C_{ph}/\text{хл}$ “а”, $\text{мг С}/\text{мг хл}$ “а”) и глубина фотического слоя (ФС, м) в районах исследований

	Княжая			Чупа			Палкина	Ухта	Соловки
	21.06.12	26.06.12	14.06.15	20.06.12	25.06.12	16.06.15	15.06.15	19.06.15	18.06.15
хл “а”	16.4	16.3	42.5	8.0	16.2	12.5	4.9	10.3	12.3
ПП	336.8	—	84.15	166.5	—	28.1	7.15	47.85	—
$C_{ф}/\text{хл}$ “а”	14.7	—	18.3	7.7	—	7.5	36.6	12.9	—
ФС	23	—	11	18	—	19	19	3.2	—

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика района работ

Океанографические условия существенно различались в разных районах и в каждом из районов в разные годы.

Кандалакисский залив. В устьевой части залива (район губы Чупа) в июне 2012 г. термохалинная структура вод характеризовалась выраженной стратификацией. На первом этапе работ (19–20 июня) поверхностный квазиоднородный слой с температурой 12°C и соленостью 23 psu распространялся до глубины 5–6 м, градиентный слой располагался в диапазоне глубин от 6 м до дна (рис. 2а). Концентрация хл “а” была максимальна ($1.0 \text{ мг}/\text{м}^3$) в поверхностном слое, снижаясь до $0.6 \text{ мг}/\text{м}^3$ на глубине 5 м и до $0.14\text{--}0.2 \text{ мг}/\text{м}^3$ в слое ниже 10 м. Величина ПП составляла $166.5 \text{ мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$, количество хл “а” во всем столбе воды — $8 \text{ мг}/\text{м}^2$ (табл. 2). Через 5 дней характер вертикального распределения температуры и солености практически не изменился (рис. 2б). Концентрация хл “а” в подповерхностном слое и на глубине 5 м выросла до $1.5 \text{ мг}/\text{м}^3$ (рис. 2б), количество хл “а” во всем столбе воды увеличилось в 1.5 раза (табл. 2).

В июне 2015 г., из-за более позднего, по сравнению со среднемноголетним, сезонного прогрева водной толщи, температура верхнего квазиоднородного слоя была на 4°C ниже по сравнению с 2012 г. (рис. 2в). Поверхностный слой распространялся до глубины 5–6 м, под ним примерно до 15–17 м залегал термоклин, где перепад температуры составлял от 7°C до 2°C . Глубже, температура монотонно уменьшалась почти до 0°C (рис. 2в). Концентрация хл “а” постепенно снижалась с $0.9\text{--}1.0 \text{ мг}/\text{м}^3$ в верхнем перемешанном слое до $0.25 \text{ мг}/\text{м}^3$ на глубине 20 м (рис. 2в). Первичная продукция была существенно ниже, чем в июне 2012 года — $28.1 \text{ мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$ (табл. 2).

В кутовой части залива (район губы Княжая) на первом этапе работ в июне 2012 г. температура в поверхностных водах была 10°C , соленость — 17 psu. Градиентный слой распространялся практически на всю водную толщу, температура уменьшалась с глубиной до 3°C , соленость увели-

чивалась до 26 psu. Концентрация хл “а” снижалась с $1.0 \text{ мг}/\text{м}^3$ поверхностном слое до $0.07 \text{ мг}/\text{м}^3$ на глубине 15 м (рис. 2г). Величина ПП составляла $292 \text{ мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$, количество хл “а” во всем столбе воды — $9 \text{ мг}/\text{м}^2$ (табл. 2). На втором этапе, общий характер вертикальной стратификации вод не изменился, но соленость в поверхностном слое выросла до 22 psu и в 1.5 раза увеличилась концентрация хл “а” до $1.4\text{--}1.7 \text{ мг}/\text{м}^3$ (рис. 2д). В июне 2015 года температура воды в верхнем 2-метровом поверхностном слое была почти на 5°C ниже по сравнению с 2012 годом. В этот период водная толща имела 3-слойную вертикальную структуру, состоящую из поверхностного квазиоднородного слоя (0–2 м), подстилающего его градиентного слоя (2–10 м) и нижележащего глубинного (придонного) слоя (рис. 2е). Концентрация хл “а” была очень высокой, достигала почти $6 \text{ мг}/\text{м}^3$ в подповерхностном слое, и даже на глубине 15 м, была около $2 \text{ мг}/\text{м}^3$ (рис. 2е). Величина ПП составляла $84 \text{ мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$, количество хл “а” во всем столбе воды — $34.9 \text{ мг}/\text{м}^2$ (табл. 2).

Характерной особенностью гидрофизической структуры вод губы Палкина в июне 2015 г. было отсутствие верхнего перемешанного слоя, градиентный слой начинался от поверхности моря и прослеживался до 7 м (рис. 2ж). Температура в этом слое уменьшалась от 8 до 1°C , соленость увеличивалась с 18 до 26 psu. Под градиентным слоем глубже 7 м и до дна располагались слабо стратифицированные, практически квазиоднородные воды (рис. 2ж). Концентрация хл “а” во всем столбе воды была невысокой, изменяясь в диапазоне $0.15\text{--}0.3 \text{ мг}/\text{м}^3$ с минимумом на глубине 4 м. Первичная продукция также была низкой — $7.1 \text{ мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$ (табл. 2).

Онежский залив, район губы Ухта. В июне 2012 г. термохалинная структура вод характеризовалась выраженной стратификацией: поверхностный квазиоднородный слой с температурой 17°C и соленостью 18 psu распространялся до глубины 4 м, градиентный слой с перепадом температуры от 17°C до 9°C и солености от 18 до 24 psu находился в диапазоне глубин от 4 до 8 м, глубже располага-

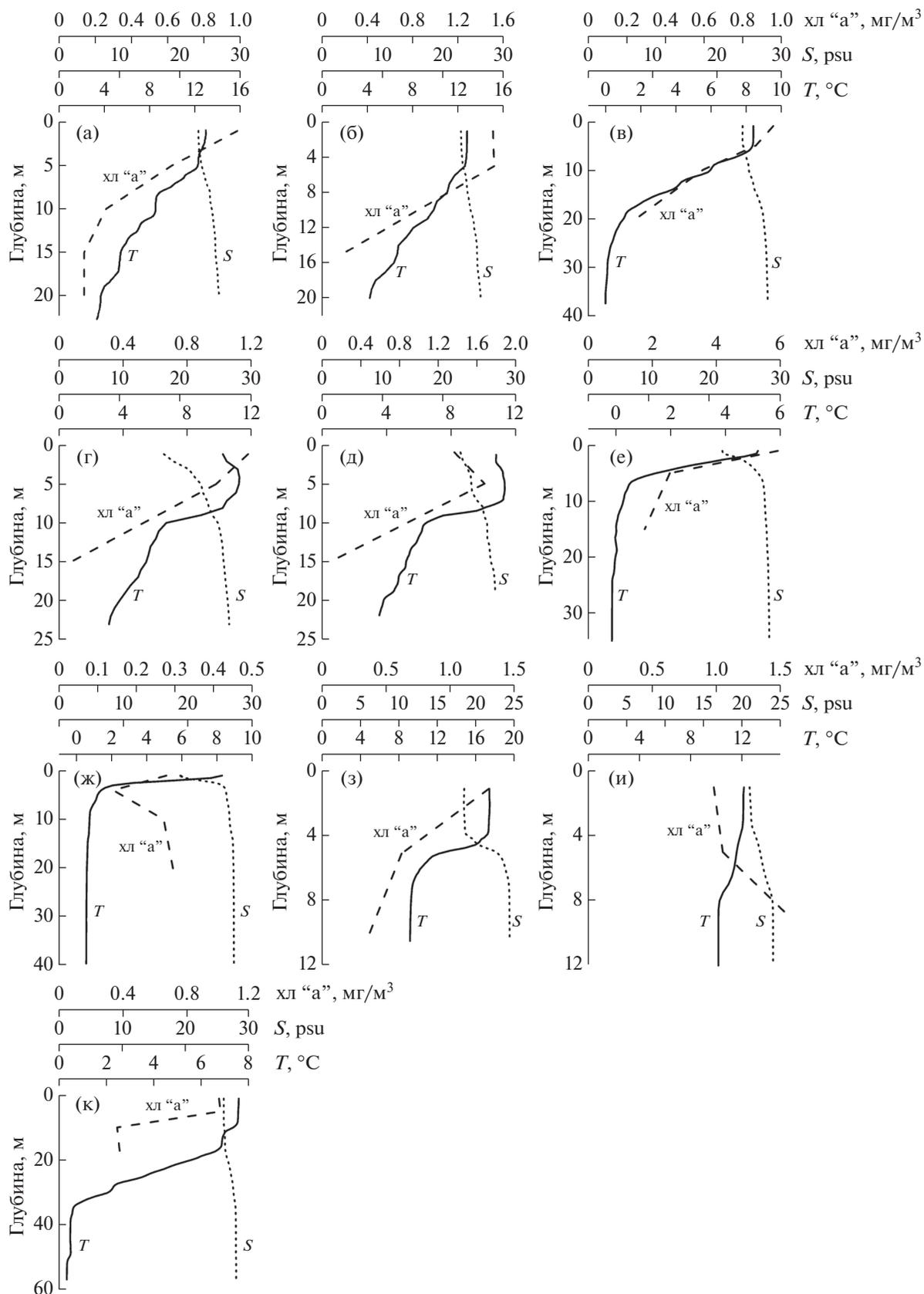


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры (T), солёности (S) и хлорофилла а (хл "а") в губе Чупа: (а) – 19.06.2012, (б) – 25.06.2012, (в) – 16.06.2015; в губе Княжая (г) – 21.06.2012, (д) – 27.06.2012, (е) – 14.06.2015; губе Палкина (ж); в губе Ухта (з) – 18.06.2012, (и) – 19.06.2015 и в районе Соловецкого архипелага (к).

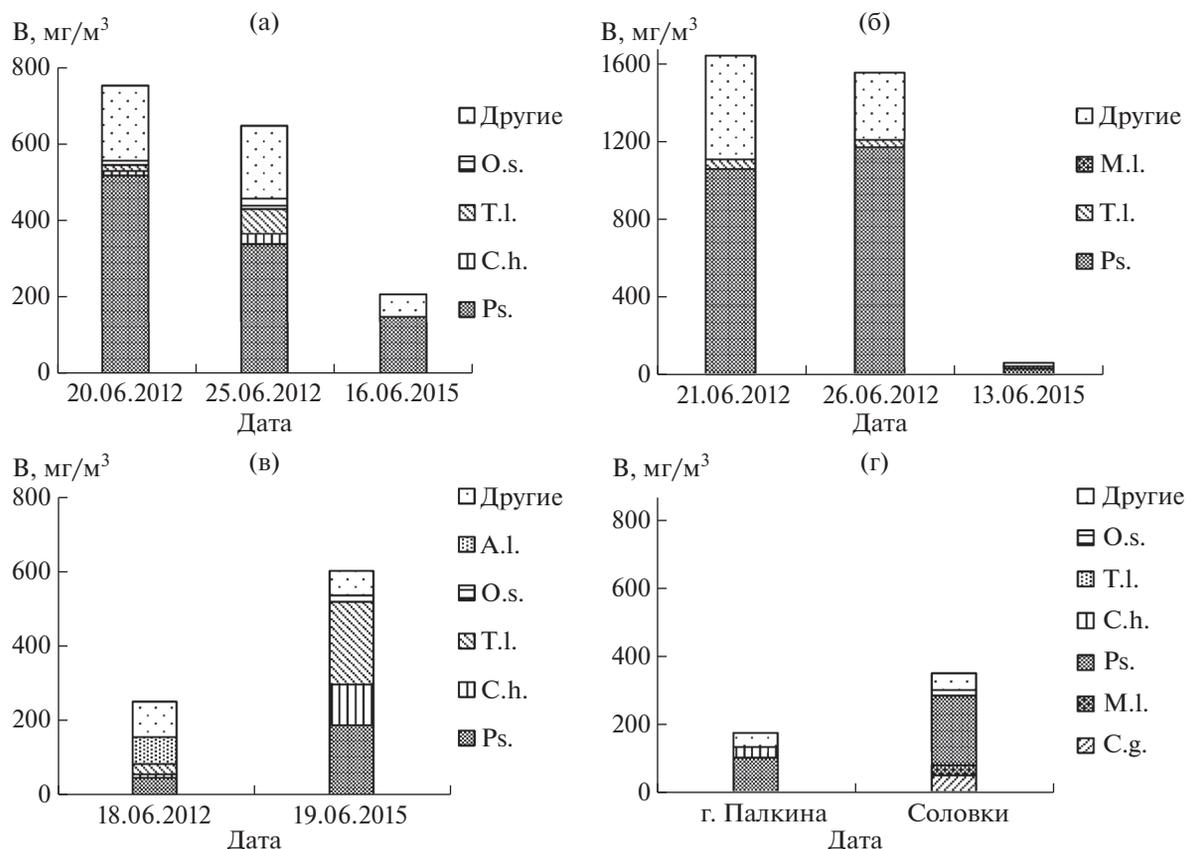


Рис. 3. Биомасса и состав зоопланктона в районах исследований: (а) – губа Чупа, (б) – губа Княжая, (в) – губа Ухта, (г) – губа Палкина и район Соловецкого архипелага. Ps. – *Pseudocalanus* spp., C.h. – *Centropages hamatus*, T.l. – *Temora longicornis*, O.s. – *Oithona similis*, A.l. – *Acartia longiremis*, C.g. – *Calanus glacialis*, M.l. – *Metridia longa*.

лся придонный квазиоднородный слой (рис. 2ж). Концентрация хл “а” была максимальной (1.3 мг/м³) в подповерхностном слое, снижаясь до 0.6 мг/м³ на глубине 5 м и до 0.4 мг/м³ на 10 м (рис. 2з). В июне 2015 г. водная толща была слабо стратифицирована. Температура воды в верхнем 8 метровом слое изменялась от 12°C до 11°C, соленость от 21 psu до 24 psu. Ниже 10 м находились более холодные (около 10°C) и соленые (более 24 psu) воды открытой части Онежского залива (рис. 2и). Концентрация хл “а” была около 1 мг/м³ в верхнем 5 м слое и возрастала до 1.6 мг/м³ на глубине 9 м. Содержание хл “а” в во всем столбе воды составляло 10 мг/м², величина ПП – 48 мгС/м²/сут, (табл. 2).

Район Соловецкого архипелага. В июне 2015 г. при незначительном изменении солености по глубине, устойчивая стратификация определялась изменением температуры (рис. 2к). Температура поверхностного 10 м слоя в районе архипелага была 7.0–7.5°C, соленость – 26 psu. В слое термоклина температура уменьшалась до 0.5°C, толщу вод глубже 35 м занимали распространяю-

щиеся вдоль дна холодные (менее 0.5°C) и соленые (более 28 psu) воды, открытого бассейна.

Состав, биомасса и вертикальное распределение массовых видов зоопланктона

Данные о биомассе и составе зоопланктона в разных районах приведены на рис. 3. Массовыми видами были копеподы *Pseudocalanus* spp., *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* и *Oithona similis*. Суммарный вклад этих видов в биомассу зоопланктона, как правило, превышал 60%. В июне 2012 г. в зоопланктоне района губы Чупа доминировали копеподы рода *Pseudocalanus*, 90% популяции которого была представлена младшими копеподитными стадиями (C1–C4), вклад *C. hamatus*, *T. longicornis* и *O. similis* совокупно не превышал 10% (рис. 3а). Суммарная биомасса на первом и втором этапах исследований, 20 и 25 июня, соответственно, практически не изменилась и составляла около 650 мг/м³. В июне 2015 г. также доминировали младшие копеподитные стадии *Pseudocalanus* spp., при почти полном отсутствии в планктоне *C. hamatus*, *T. longicornis* и *O. similis*.

Биомасса зоопланктона была почти втрое ниже, чем в июне 2012 г. (рис. 3а).

Состав зоопланктона в районе губы Княжая в 2012 и 2015 гг. принципиально не отличался от описанного для губы Чупа и характеризовался явным доминированием копепод рода *Pseudocalanus* (рис. 3б). Примечательно, что в июне 2012 г. популяция этих копепод на 94% состояла из младших копеподитных стадий, а в июне 2015 г. доля старших стадий достигала 40%. Биомасса зоопланктона в июне 2012 г. была рекордно высокой, составляя более 1.5 г сырого веса в м³. В июне 2015 г. суммарная биомасса была почти в 30 раз ниже и не превышала 60 мг/м³ (рис. 3б). Зоопланктон губы Палкина в июне 2015 г. был преимущественно представлен копеподами рода *Pseudocalanus* (58% биомассы), среди которых 37% составляли старшие копеподитные стадии (рис. 3г).

Состав зоопланктона в районе губы Ухта в Онежском заливе существенно различался в разные годы. В июне 2012 г. заметный вклад в биомассу (30%) давали копеподы *Acartia longiremis*, представленные на 80–90% младшими копеподитными стадиями (рис. 3в). Доля младших копеподитных стадий *Pseudocalanus* spp. и *Temora longicornis* составляла 19 и 11% биомассы, соответственно. В июне 2015 г. в зоопланктоне по биомассе доминировали старшие копеподитные стадии *T. longicornis* и *C. hamatus*, чей суммарный вклад составлял более 50%. Доля младших и старших копеподитных стадий *Pseudocalanus* spp. достигала 20 и 12% биомассы, соответственно. Суммарная биомасса зоопланктона в июне 2015 г. была в 2 раза выше, чем в это же время в 2012 г. (рис. 3в).

В зоопланктоне района Соловецкого архипелага в июне 2015 г. по биомассе доминировали младшие копеподитные стадии *Pseudocalanus* spp. (56%) и старшие копеподитные стадии крупных копепод *Calanus glacialis* (14%) и *Metridia longa* (9%) (рис. 3 г). Такой состав зоопланктона с преобладанием представителей холодноводного комплекса характерен для глубоководных районов Белого моря [5]. Биомасса зоопланктона составляла 350 мг/м³.

Во все периоды работ популяции исследуемых видов в губе Чупа концентрировались в верхнем 10 м слое и в светлое и в темное время суток (рис. 4). Исключение составляли старшие копеподитные стадии *Pseudocalanus* spp., которые в июне 2012 г. были равномерно распределены во всей толще (рис. 4а), а в июне 2015 г. наблюдалось заметное увеличение их количества в поверхностном слое в темное время суток (рис. 4б), что указывает на суточные вертикальные миграции.

Характер вертикального распределения исследованных видов в губе Княжая был сходен в 2012 и 2015 гг. (рис. 5). Старшие копеподитные стадии

Pseudocalanus spp., независимо от времени суток населяли слой ниже термоклина, младшие стадии *Pseudocalanus* spp. и остальные виды днем и ночью концентрировались преимущественно в верхнем слое.

Питание массовых видов зоопланктона и выедание фитопланктона

В июне 2012 г. исследование питания массовых видов зоопланктона проводилось в районах губ Княжая и Чупа Кандалакшского залива. Данные о количестве пигментов в кишечнике копепод представлены в табл. 3. Как видно из таблицы, ни у одного из видов средние значения *G*, измеренные в разных районах в светлое и темное время суток, достоверно не различались (критерий Манна-Уитни, $p = 0.1–0.85$). В то же время, активность питания младших копеподитных стадий *Pseudocalanus* spp., в поверхностном слое была достоверно выше, чем в нижележащем слое и днем и ночью (критерий Манна-Уитни, $p = 0.01–0.035$). В июне 2015 г. содержание фитопигментов в кишечнике *Pseudocalanus* spp. (0.84–1.52 нг/экз), пойманных в слое ниже термоклина, было достоверно выше, чем в 2012 г. (критерий Манна-Уитни, $p = 0.0001–0.004$), а у населяющих поверхностный слой – практически одинаково (критерий Манна-Уитни, $p = 0.2–0.56$) (табл. 3). Средние значения *G* у копепод, пойманных в разное время суток и на разных глубинах, достоверно не различались ни в одной из губ (критерий Манна-Уитни, $p = 0.1–0.7$).

Данные о содержании пигментов в кишечнике массовых видов из других районов, полученные в июне 2015 г., представлены в табл. 4. Самые высокие значения измерены у *Calanus glacialis* в районе Соловецкого архипелага. Значения *G* у старших копеподитных стадий *Pseudocalanus* spp. в этом районе и в районе губы Ухта были достоверно выше, чем в Кандалакшском заливе (критерий Манна-Уитни, $p = 0.0015$ и 0.012), а у младших различия были недостоверны (критерий Манна-Уитни, $p = 0.07$ и 0.09).

Величины суточного потребления автотрофного фитопланктона, рассчитанные для массовых видов зоопланктона на основании данных таблиц 3 и 4, представлены в табл. 5. Поскольку суточных изменений активности питания исследованных видов в районах губ Чупа и Княжая обнаружено не было, для других районов, где не проводились наблюдения в темное и светлое время суток, расчет проводился без учета суточной ритмики питания. Величина суточного потребления фитопланктона у большинства исследованных видов копепод изменялась в широком диапазоне в разных районах и в разные годы. Наибольшие различия проявились у копепод, пойманных на разных глубинах в районе губ Княжая и Чупа.

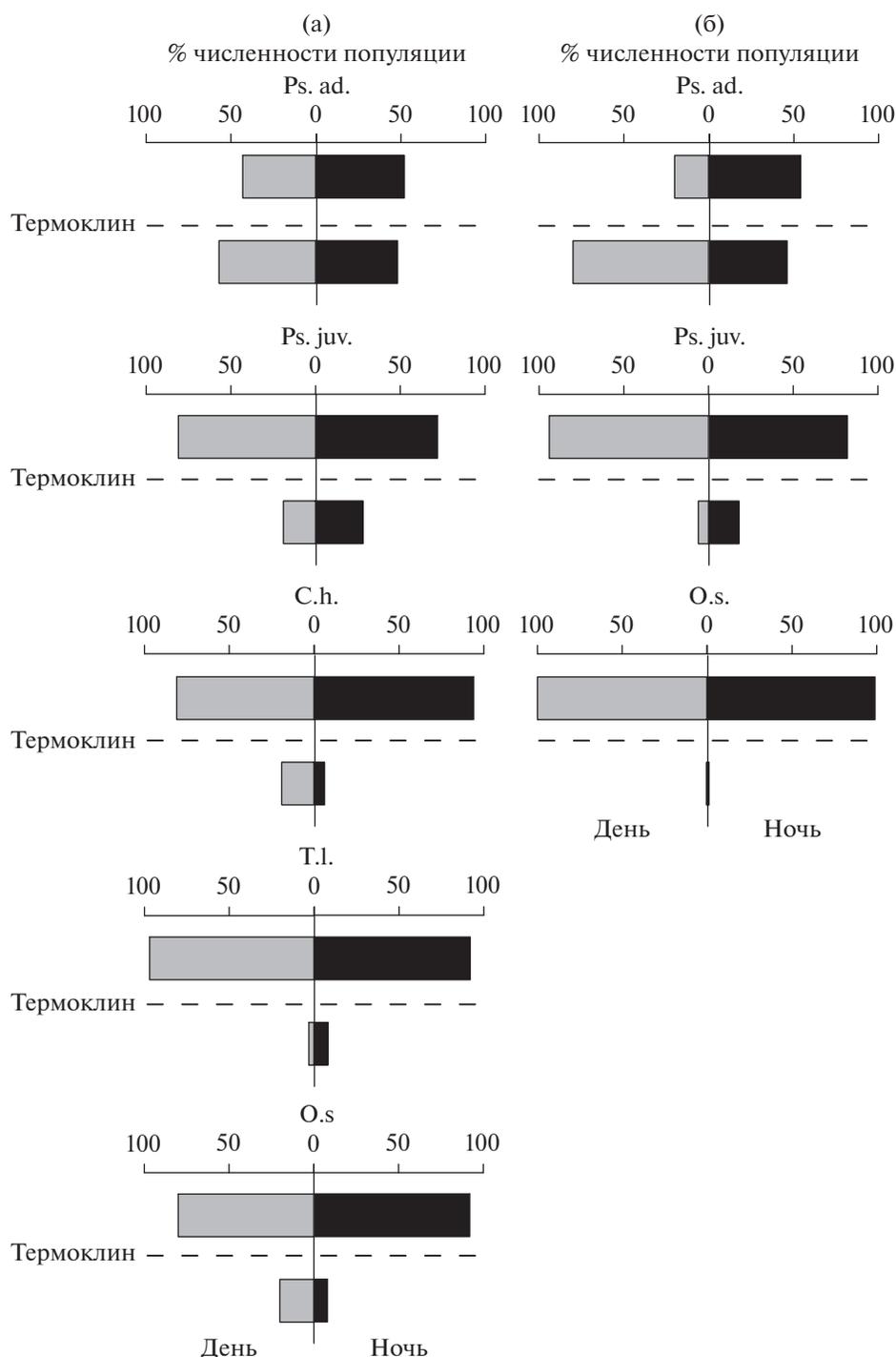


Рис. 4. Вертикальное распределение массовых видов зоопланктона в дневное и ночное время суток в губе Чупа 19–20.06.2012 г. (а) и 16–17.06.2015 г. (б). Ps.ad. – *Pseudocalanus* spp., CV–CVI, Ps. juv. – *Pseudocalanus* spp., CI–CIV, C.h. – *Centropages hamatus*, T.l. – *Temora longicornis*, O.s. – *Oithona similis*.

У всех возрастных стадий, населяющих поверхностный слой, значение I в 2.5–4 раза выше, чем у рачков из нижележащего слоя (табл. 5). В районе губы Ухта величины потребления автотрофов старшими копепоидными стадиями *Pseudocalanus* spp. и *Centropages hamatus* в несколько раз вы-

ше, чем в Кандалакшском заливе. Относительные значения суточного потребления фитопланктона у мелких копепод изменялись от 1 до 40% содержания органического углерода в теле. Минимальные значения получены для копепод из более глубоких слоев, характеризующихся

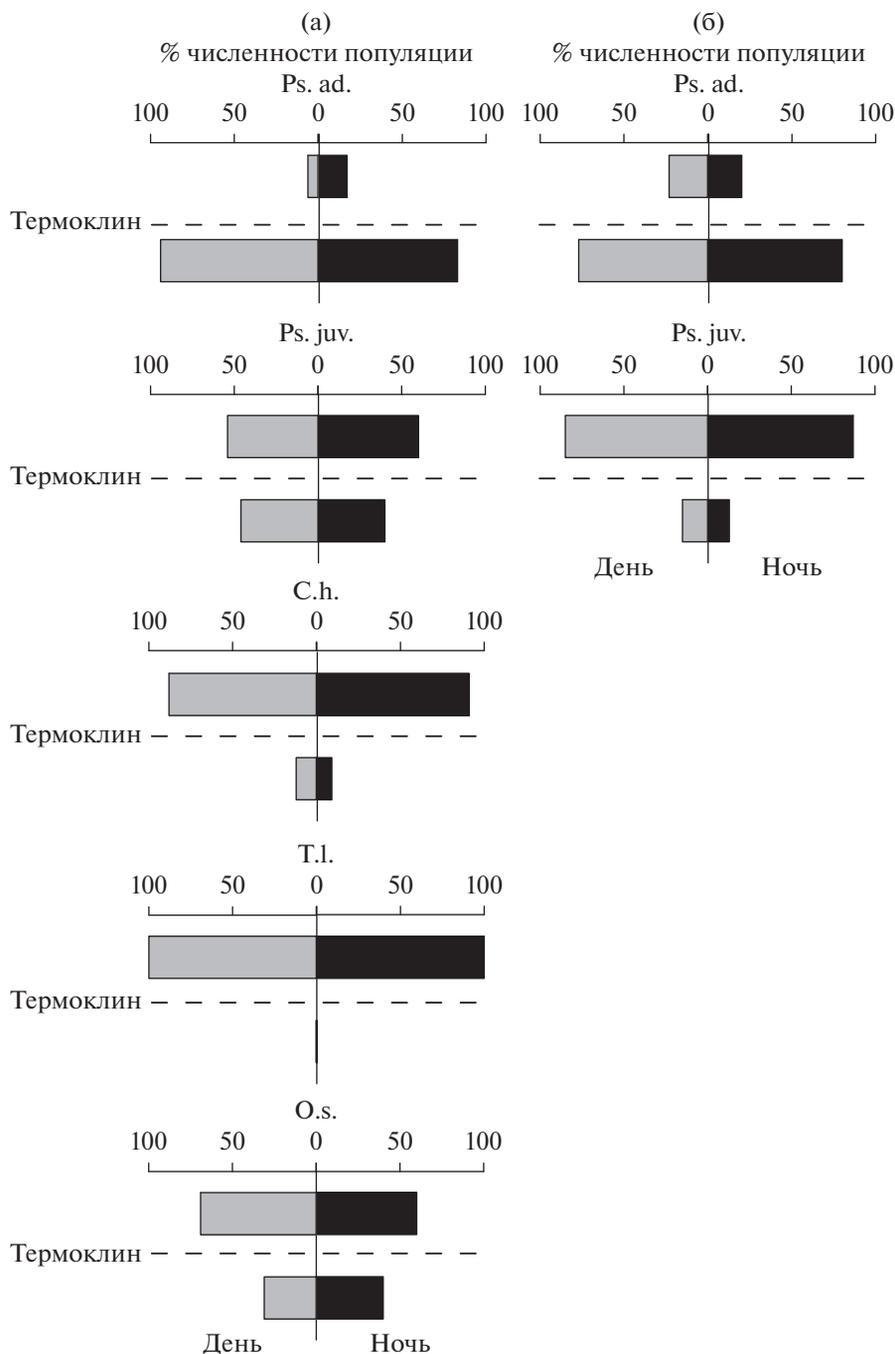


Рис. 5. Вертикальное распределение массовых видов зоопланктона в дневное и ночное время суток в губе Княжая 21–22.06.2012 г. (а) и 13–14.06.2015 г. (б). Ps.ad. – *Pseudocalanus* spp., CV–CVI, Ps. juv. – *Pseudocalanus* spp., CI–CIV, C.h. – *Centropages hamatus*, T.l. – *Temora longicornis*, O.s. – *Oithona similis*.

низкими температурами и низкой концентрацией фитопланктона.

Величина выедания автотрофного фитопланктона исследованными видами копепод существенно различалась в разных районах и в разные годы (табл. 6). Самые высокие значения получены в июне 2012 г. в районе губы Княжая – за сутки зоопланктон съедает практически всю наличную

биомассу и почти половину продукции фитопланктона. В это же время в районе губы Чупа выедание составляло около трети биомассы и 15% продукции автотрофных водорослей. Основной вклад в суммарное выедание (75–90%) обеспечивали младшие копеподитные стадии *Pseudocalanus* spp. В июне 2015 г. популяции исследованных видов выедали незначительную часть биомассы

Таблица 3. Содержание фитопигментов в кишечнике массовых видов копепод (нг ХЛ "а"/экз) в губах Княжая и Чула в 2012 и 2015 гг.

Вид/стадия	Княжая				Чула				
	21.06.12		14.06.15		20.06.12		16.06.15		
	0–10 м	10–18 м	0–5 м	25–5 м	0–10 м	10–20 м	0–10 м	10–40 м	
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV–CVI		$\frac{0.44 \pm 0.33}{0.46 \pm 0.26}$ (8) (4)		$\frac{1.52 \pm 0.59}{1.36 \pm 0.38}$ (3) (9)		$\frac{1.50}{0.71 \pm 0.29}$ (3)		$\frac{1.29 \pm 0.45}{1.29 \pm 0.44}$ (5) (3)	$\frac{0.84 \pm 0.29}{0.88 \pm 0.37}$ (6) (5)
<i>Pseudocalanus</i> spp. CI–CIV	$\frac{0.39 \pm 0.04}{0.47 \pm 0.05}$ (6) (3)	$\frac{0.14 \pm 0.03}{0.12 \pm 0.01}$ (3) (3)	$\frac{0.50 \pm 0.49}{0.30 \pm 0.14}$ (5) (7)		$\frac{0.26 \pm 0.03}{0.31 \pm 0.01}$ (5) (3)	$\frac{0.10 \pm 0.04}{0.10 \pm 0.04}$ (5) (5)		$\frac{0.32 \pm 0.03}{0.21 \pm 0.04}$ (2) (3)	
<i>Oithina similis</i> CII–CVI	$\frac{0.37 \pm 0.04}{0.37 \pm 0.04}$ (2) (2)				$\frac{0.35 \pm 0.07}{0.30 \pm 0.01}$ (3) (3)			$\frac{0.25}{0.31 \pm 0.09}$ (2) (2)	
<i>Centropages hamatus</i> CV–CVI	$\frac{0.64 \pm 0.08}{0.49 \pm 0.12}$ (4) (5)				$\frac{1.12 \pm 0.58}{0.75 \pm 0.29}$ (6) (6)				
<i>Temora longicornis</i> CV–CVI	$\frac{1.33 \pm 0.81}{1.41 \pm 0.79}$ (5) (6)				$\frac{0.53 \pm 0.28}{0.62 \pm 0.12}$ (5) (5)				

Примечание. Указаны средние значения $\pm SD$, в скобках – число измерений. Над чертой – содержание пигментов в темное время суток, под чертой – в светлое время суток.

Таблица 4. Содержание фитопигментов в кишечнике массовых видов копепод (нг хл “а”/экз) в губах Палкина, Ухта и в районе Соловецкого архипелага в 2015 г.

Вид/стадия	Палкина		Ухта	Соловки
	0–5 м	5–37 м	0–8 м	0–50 м
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV–CVI	0.65 ± 0.73 (3)	0.77 ± 0.39 (5)	2.39 ± 0.06 (3)	2.20 ± 0.43 (4)
<i>Pseudocalanus</i> spp. CI–CIV	0.13 ± 0.05 (3)	0.27 ± 0.11 (3)	0.49 ± 0.15 (3)	0.55 ± 0.25 (3)
<i>Oithina similis</i> CII–CVI				0.24 ± 0.05 (2)
<i>Centropages hamatus</i> CV–CVI			2.75 ± 1.67 (6)	
<i>Temora longicornis</i> CV–CVI			1.45 ± 0.24 (5)	
<i>Acartia longiremis</i> CII–CIV			0.52 ± 0.14 (3)	
<i>Calanus glacialis</i> CVI				24.50 ± 1.72 (2)
<i>Calanus glacialis</i> CV				9.34 ± 2.82 (3)
<i>Metridia longa</i> CV–CVI				6.71 ± 3.83 (3)

Примечание. Указаны средние значения ±SD, в скобках – число измерений.

фитопланктона (1–7%) и 8–24% первичной продукции. Ведущую роль в потреблении автотрофных водорослей (около 70% суммарного выедания) играли старшие копеподитные стадии *Pseudocalanus* spp. В это же время в губе Палкина, суточное выедание, главным образом, за счет младших копеподитных стадий *Pseudocalanus* spp., составило 27% биомассы и более 400% продукции фитопланктона. В Онежском заливе, в районе губы Ухта, старшие стадии трех видов – *Pseudocalanus* spp., *Centropages hamatus* и *Temora longicornis*, представленных примерно в равных долях, ежедневно съедали около трети биомассы и продукции планктонных водорослей. В более глубоководном районе Соловецкого архипелага выедание определялось копеподами рода *Pseudocalanus* spp., популяции которых потребляли треть биомассы фитопланктона. Вклад крупных копепод *Calanus glacialis* и *Metridia longa* был незначителен – менее 3% биомассы автотрофных водорослей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Белое море – субарктический водоем, климат которого имеет континентальные черты [15]. Годовой цикл изменений температуры определяет выраженную сезонность гидрологических и биологических процессов, при этом динамика прогрева водной толщи характеризуется пространственной и межгодовой изменчивостью. Соответственно, в разных районах моря и в разные годы существенно варьируют календарные сроки наступления отдельных гидрологических сезонов и соответствующие им стадии сезонной сукцессии зоопланктона [5, 12, 30].

Различия в степени прогрева поверхностного слоя моря в июне 2012 г. и 2015 г. обусловили тот факт, что планктонные сообщества прибрежных

районов Кандалакшского и Онежского заливов в эти годы находилось на разных стадиях сезонной сукцессии. Сопоставление со среднемноголетними данными [5, 6, 11–12] показывает, что в 2012 г. термический режим и характер вертикальной стратификации соответствовали поздневесеннему гидрологическому сезону, и сообщество зоопланктона находилось на стадии сезонной сукцессии, характерной для этого сезона. О последнем свидетельствуют высокая биомасса зоопланктона, доминирование молодежи *Pseudocalanus* spp., присутствие в небольшом количестве видов тепловодного комплекса (*Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia longiremis*). Биомасса зоопланктона в губах Княжая и Чупа составляла 650–1600 мг/м³, что близко к максимальным значениям, приводимым для поздней весны в прибрежных районах Кандалакшского залива – 1430 мг/м³ [5]. В Онежском заливе наша оценка биомассы – 190 мг/м³ соответствовала уровню среднемноголетних значений [11]. Доля видов тепловодного комплекса в общей биомассе была выше в более прогреваемом мелководном районе Онежского залива, что отмечалось и ранее [11]. В целом, гидрологический сезон и состояние сообществ зоопланктона в 2012 г. были типичными для июня [5, 6, 11, 12].

В июне 2015 г. температура поверхностного слоя моря во всех исследованных районах была на 4–5°C ниже среднемноголетних значений для этого месяца. Наблюдаемый нами температурный режим был типичен для ранней весны в мае. При меньшем прогреве поверхностных вод зоопланктон находился на более ранней стадии сезонной сукцессии, при этом реакция сообщества на отклонение температурного режима от среднемноголетнего в разных районах была неодинаковой. В губах Кандалакшского залива состояние зоопланктона соответствовало ранневесеннему:

Таблица 5. Суточное потребление автотрофного фитопланктона массовыми видами зоопланктона

Вид/стадия	Княжая				Чула				Палкина	Ухта	Соловки	
	21.06.12		14.06.15		20.06.12		16.06.15					15.06.15
	0–10 м	10–18 м	0–5 м	25–5 м	0–10 м	10–20 м	0–10 м	10–40 м	0–5 м	5–37 м	0–8 м	18.06.15
<i>Pseudocalanus</i> sp. CV–CVI	27.9 0.5 (7.4)	10.9 0.2 (3.2)	24.2 0.4 (6.2)		36.2 0.3 (4.3)	10.2 0.08 (1.2)	46.2 0.35 (5.4)	18.9 0.15 (2.2)	14.5 0.5 (7.7)	13.8 0.5 (7.7)	85.6 1.1 (17.1)	53.2
<i>Pseudocalanus</i> sp. CI–CIV	15.0 0.3 (20.0)	3.4 0.06 (4.0)	8.3 0.15 (10.0)	2.4 0.04 (2.7)	10.0 0.08 (5.1)	2.4 0.02 (1.2)	8.9 0.07 (4.5)		2.9 0.1 (6.7)	5.0 0.2 (13.3)	17.5 0.25 (16.6)	13.3
<i>Oithona similis</i> CII–CVI	5.3 0.5 (13.7)				4.6 0.03 (7.1)		4.3 0.03 (6.5)		2.7 0.1 (20.0)		4.3 0.06 (12.0)	2.7
<i>Centropages hamatus</i> CV–CVI	15.6 0.3 (4.5)				20.9 0.16 (4.7)						86.8 1.1 (18.6)	
<i>Temora longicornis</i> CV–CVI	27.6 0.5 (13.8)				12.2 0.09 (2.8)						29.0 0.4 (11.8)	
<i>Acartia longiremis</i> CII–CIV	0.7***										24.0 0.3 (40.0)	569.7
<i>Calanus glacialis</i> CVI	320**											217.2
<i>Calanus glacialis</i> CV	128**											32.2
<i>Metricia longa</i> CV–CVI	134**											

Примечание. Над чертой – в единицах хл “а” (нг хл “а” /экз/сут), под чертой – в единицах органического углерода (мкгС/экз/сут). В скобках указаны относительные значения (% содержания органического углерода в теле колепод). W – содержание углерода в теле колепод [21]. **По данным [1]. ***По данным [23].

Таблица 6. Суточное потребление популяциями массовых видов зоопланктона биомассы (E_{chl-a} , мг ХЛ "а"/м²) и продукции (E_c , мгС/м²) фитопланктона в разных районах Белого моря

Вид/стадия	Княжая		Чупа		Палкина		Ухта		Соловки				
	21.06.12		20.06.12		16.06.15		15.06.15			19.06.15			
	E_{chl-a}	E_c	E_{chl-a}	E_c	E_{chl-a}	E_c	E_{chl-a}	E_c		E_{chl-a}	E_c		
<i>Pseudocalanus</i> spp. CV–CVI	0.3 3.0	4.4 1.3	0.3 0.8	5.4 6.4	0.3 3.1	1.9 1.2	0.6 4.9	4.6 16.5	0.03 0.5	1.0 13.7	0.9 9.1	12.1 25.3	1.7 13.5
	7.9 85.0	128.2 38.0	0.01 0.1	1.6 2.0	2.0 24.6	15.1 9.1	0.2 1.6	1.5 5.4	0.7 14.8	26.6 379.9	0.2 2.2	2.9 6.1	2.2 17.7
<i>Oithona similis</i> CII–CVI	0.2 2.8	4.2 1.2			0.4 4.8	2.9 1.8	0.07 0.6	0.6 2.0	0.15 3.0	5.3 76.4	0.02 0.2	0.2 0.5	0.4 3.5
	0.04 0.5	0.7 0.2			0.04 0.4	0.3 0.2					0.8 8.2	11.0 22.8	
<i>Temora longicornis</i> CV–CVI	0.15 1.6	2.5 0.7			0.02 0.2	0.14 0.1					0.7 7.5	10.0 20.9	
											0.1 1.1	1.5 3.2	
<i>Acartia longiremis</i> CII–CIV													
<i>Calanus glacialis</i> CVI													0.15 1.3
<i>Calanus glacialis</i> CV													0.1 1.1
<i>Metridia longa</i> CV–CVI	8.6 92.8	140.1 41.4	0.4 0.9	6.9 8.4	2.6 33.1	20.5 12.5	0.9 7.2	6.8 23.9	0.9 18.3	32.9 470.0	2.7 28.3	37.7 78.3	4.6 37.5

Примечание. Под чертой – относительные значения (%).

наблюдаемая биомасса составляла 60–200 мг/м³ и была на уровне среднемесячных значений, характерных для мая (100 мг/м³) [5, 10]. Доля старших возрастных стадий *Pseudocalanus* spp. была относительно высокой, отсутствовали такие виды теплолюбивого комплекса как *Temora longicornis* и *Centropages hamatus*. В Онежском заливе при том, что биомасса зоопланктона более чем вдвое превосходила значения, наблюдаемые в 2012 г., доминирующее положение в сообществе занимали холодноводные копеподы рода *Pseudocalanus*, а не *Acartia longiremis*.

Межгодовые различия гидрологических условий практически не отразились на вертикальном распределении исследованных видов копепод, характер которого соответствовал описанному ранее для весеннего сезона [5, 10, 12].

Проследить влияние температурного режима на активность питания зоопланктона в природных условиях достаточно сложно, поскольку другим важным фактором, определяющим активность питания, является концентрация пищи. Действие этих факторов может быть разнонаправленным. Так, содержание пигментов в кишечнике копепод рода *Pseudocalanus* при более высокой биомассе фитопланктона в слое под термоклином в “холодном” 2015 г. было выше, чем в “нормальном” по температуре 2012 г., а суточное потребление водорослей, рассчитанное с учетом температуры, практически не различалось. С другой стороны, независимо от межгодовых различий температурного режима в период наших работ, количество фитопигментов в кишечнике и суточное потребление водорослей у этих рачков в более прогретом и более богатом фитопланктонном поверхностном слое было в разы больше, чем в более глубоком слое с низкой температурой и низкой биомассой фитопланктона.

Величины суточного потребления автотрофных водорослей разными видами копепод, полученные в нашей работе (табл. 5), сопоставимы с величинами, приводимыми для этих видов в работах разных авторов при сходных температурных и трофических условиях. Суточное потребление фитопланктона старшими стадиями *Pseudocalanus* spp., *Temora longicornis* и *Centropages hamatus* в весенний период в разных районах северной Атлантики изменялось в диапазоне 4–112 нг хл “а”/экз, 12–62 нг хл “а”/экз и 6–30 нг хл “а”/экз, соответственно [14, 16, 26]. По результатам инкубационных экспериментов с беломорскими копеподами *T. longicornis* CVI и *C. hamatus* CVI их активность оценена 0.5 нг хл “а”/экз/час и 0.22 нг хл “а”/экз/час, соответственно [24]. Величины суточного потребления (12 нг хл “а”/экз и 5 нг хл “а”/экз), рассчитанные нами по этим данным, близки или ниже минимальных, полученных в наших исследованиях. В то же время, значе-

ния суточного потребления органического углерода взвеси у этих видов, приводимые в этой работе (14.4 мкгС/экз для *T. longicornis* CVI и 7.2 мкгС/экз для *C. hamatus* CVI) более чем на порядок выше наблюдаемых нами средних величин (0.3 мкгС/экз для *T. longicornis* и 0.5 мкгС/экз для *C. hamatus*). Это означает, что при содержании органического углерода в теле этих копепод 3.4 мкгС/экз (*T. longicornis* CVI) и 5.9 мкгС/экз (*C. hamatus* CVI) [23] их относительный рацион по данным [24] равен 420% и 122%, а по нашим — не превышает 20%. Значения, приводимые в [24] при температурах, характерных для Белого моря, представляются явно завышенными, тем более, что диапазон величин относительного суточного потребления, приводимых в литературе для этих видов, составляет 5–25% [14, 26]. Сравнение наших данных и данных, приводимых в [24] показывает, что не во всех случаях корректно оценивать суточный рацион зоопланктонных животных, используя соотношение органического углерода взвеси и хлорофилла.

Выедание фитопланктона массовыми видами зоопланктона в весенний период по нашим оценкам варьировало от 1 до 93% биомассы и от 8 до 470% продукции автотрофных водорослей. Основными факторами, определяющими уровень суммарного потребления и роль зоопланктона как регулятора развития фитопланктона, являются интенсивность питания и обилие зоопланктонных животных, с одной стороны, и биомасса и продукция планктонных водорослей, с другой [31]. Сочетание этих факторов в зависимости от температурного режима и района исследований определяло уровень выедания фитопланктона. Одним из наиболее ярких примеров этого являются результаты, полученные в губе Княжая. При относительно небольших различиях в величинах индивидуального суточного потребления планктонных водорослей у доминирующих копепод рода *Pseudocalanus* в разные годы, их численность в 2012 г. была почти в 20 раз выше, чем в 2015 г. — соответствующие цифры составляли 790000 экз/м² и 45000 экз/м². В первом случае, зоопланктон ежесуточно съедал почти всю наличную биомассу фитопланктона, но при этом меньше половины его продукции. Поэтому, несмотря на очень высокий уровень выедания, биомасса фитопланктона при повторной съемке не только не уменьшилась, но даже несколько увеличилась. Очевидно, что при таком сценарии, растительный зоопланктон в значительной степени определяет динамику сообщества фитопланктона. Другой характерный пример дает планктонное сообщество в губе Палкина в июне 2015 г. На фоне невысокого обилия зоопланктона и очень низкой биомассы и продукции автотрофных водорослей, суммарное потребление массовыми видами зоопланктона почти в 5 раз превышает первичную

продукцию и составляет около 20% биомассы фитопланктона. В этой ситуации контролирующая развитие планктонных водорослей функция растительноядного зоопланктона проявляется еще в большей степени, что, вероятно, является одной из причин самой низкой биомассы фитопланктона в этой губе по сравнению с губами Княжая и Чупа. В 2015 г., при низкой численности копепоид, очень высокой биомассе автотрофных водорослей, среднем уровне первичной продукции и суммарном выедании, составляющем 1% биомассы и 8% первичной продукции, роль зоопланктона в регулировании развития фитопланктона была незначительна. В других районах различия в сочетании основных факторов, определяющих выедание фитопланктона, выражены не так сильно. Степень регулирования зоопланктоном развития сообщества фитопланктона в этих районах можно оценить как среднюю: суммарное выедание составляло 7–37% биомассы и 12–80% продукции. Отметим, что в разных заливах Белого моря разные комплексы видов определяют уровень потребления фитопланктона. В Кандалакшском заливе – это виды холодноводного комплекса рода *Pseudocalanus*, в Онежском – заметно возрастает вклад теплолюбивых видов *Acartia longiremis*, *Temora longicornis* и *Centropages hamatus*.

Полученные в настоящей работе оценки выедания автотрофного фитопланктона растительноядным зоопланктоном укладываются в диапазон, приводимый для других районов океана. Учитывая широту диапазона варьирования опубликованных величин, это ожидаемый результат. Поэтому мы ограничимся сопоставлением наших данных с результатами, полученными в работе [24] для Белого моря. По данным этих авторов, суммарное потребление органического углерода взвеси тремя видами копепоид *Acartia longiremis*, *Temora longicornis* и *Centropages hamatus* в губе Чупа незначительно в весенний период и достигает максимума 2000–2200 мгС/м²/сут в конце лета. Выедание собственно фитопланктона в этот период было на уровне 700 мгС/м²/сут или 70–90% наличной биомассы. Эти значения суммарного суточного потребления планктонных водорослей получены для слоя 0–10 м, в котором общая численность трех видов копепоид была 2700–3700 экз/м³ [24], что соответствует 27000–37000 экз/м². Простой расчет на основе этих цифр показывает, что суточное потребление одной особи углерода взвеси равно 62–74 мкгС/экз, а углерода фитопланктона – 22 мкгС/экз. Во-первых, эти рассчитанные величины не совпадают с приведенными в этой же работе значениями максимального суточного потребления органического углерода взвеси (12 мкгС/экз), а во-вторых, при среднем содержании углерода в теле самок исследованных видов копепоид (4.2 мкгС [23]), относительный су-

точный рацион достигает 500–1700%. Такие значения близко не укладываются в диапазон величин 1–300%, приводимых для морских копепоид из разных районов Мирового океана [25]. Вероятнее всего, в расчетах авторов [24] произошла ошибка, что и привело к явно завышенным оценкам. Используя данные, приведенные в [24], о максимальной для трех видов копепоид скорости потребления автотрофных водорослей в единицах хлорофилла а (12 нг хл “а”/экз/сут), указанной выше численности копепоид и концентрации хл “а” в конце лета (1–2.7 мг/м³), мы рассчитали выедание биомассы фитопланктона. Согласно этим расчетам, все три вида ежедневно съедали 1.2–4.4% биомассы фитопланктона. В конечном счете, приведенные выше расчеты свидетельствуют о том, что вывод о значительной роли популяций *Acartia longiremis*, *Temora longicornis* и *Centropages hamatus* в выедании фитопланктона и трансформации взвешенного органического вещества в летний период [24], вероятнее всего, является результатом ошибки в расчетах.

Суммируя полученные нами результаты, можно заключить, что предположение о значительной роли растительноядного зоопланктона в выедании фитопланктона и высокой степени контроля его развития зоопланктоном в мелководных районах Белого моря в весенний период справедливо лишь отчасти. Согласно полученным результатам, уровень выедания и степень контроля определяется фазой сезонной сукцессии планктонного сообщества, которая, в свою очередь зависит от динамики весеннего прогрева водной толщи в этих районах.

Авторы благодарят команду НИС “Эколог” за помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ проект № 14-17-00095 (полевые исследования, обработка гидрофизических данных, обработка проб зоопланктона) и Проектов РФФИ № 16-05-00037 (обработка данных по концентрации хлорофилла, обработка и анализ результатов экспериментов по питанию зоопланктона), № 16-05-00502 (измерение первичной продукции, обработка проб фитопланктона) и № 16-04-00375 (анализ результатов по составу и распределению зоопланктона).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е.Г., Флинт М.В., Никишина А.Б. и др. Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 823–836
2. Дриц А.В., Арашкевич Е.Г., Никишина А.Б. и др. Питание массовых видов мезопланктона и их роль в выедании фитопланктона в енисейском эстуарии в

- осенний сезон // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 632–642.
3. *Ильяш Л.В., Белевич Т.А., Ступникова А.Н. и др.* Пространственная изменчивость фитопланктона Белого моря: эффект локальных гидрофизических условий (на примере Онежского залива и губ Кандалакшского залива) // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 2. С. 241–251.
 4. *Кособокова К.Н.* Возрастные и сезонные изменения биохимического состава веслоногого рачка *Calanus glacialis* Jaschnov в связи с особенностями его жизненного цикла в Белом море // *Океанология*. 1990. Т. 30. Вып. 1. С. 138–146.
 5. *Кособокова К.Н., Перцова Н.М.* Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ // Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Ред. Лисицын А. П. Т. II. М.: Научный мир, 2012. С. 640–674.
 6. *Кутчева И.П.* Результаты весенних планктонных съемок губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (0–5 м) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11–14 октября 2004. Петрозаводск, 2005. С. 184–186.
 7. *Мартынова Д.М.* Питание массовых видов копепоид надсемейства Centropagoidea в Белом море. Автореф. Дисс. канд. биол. наук: 25.00.28. СПб.: ЗИН РАН, 2004. 24 с.
 8. *Мартынова Д.М.* Комплексный подход к оценке потока пеллет в Белом море // Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера / Ред. Лисицын А. П. Т. II. М.: Научный мир, 2012. С. 675–691.
 9. *Перцова Н.М., Прыгункова Р.В.* Зоопланктон. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования // Исследования фауны морей. 1995. Т. 42 (50). Ч. I. С. 115–141.
 10. *Перцова Н.М., Кособокова К.Н.* Зоопланктон эстуариев малых рек Кандалакшского залива Белого моря // Труды Беломорской биологической станции МГУ. 2002. Т. 8. С. 176–185.
 11. *Торшков В.А.* Зоопланктон. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2012. С. Т. 69(77). С. 67–87.
 12. *Усов Н.И.* Сезонная и многолетняя динамика обилия зоопланктона в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря в связи с изменениями температуры воды: Дисс. канд. биол. наук: 25.00.28. СПб.: ЗИН РАН, 2004. 132 с.
 13. *Численко Л.Л.* Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 106 с.
 14. *Baars M.A., Franz H.G.* Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North sea // *Neth. J. Sea Res.* 1984. V. 18. P. 120–142.
 15. *Berger V., Dahle S., Galaktionov K. et al.* White Sea. Ecology and environment / Eds. Berger V., Dahle S. St. Petersburg – Tromso: Derzavets Publisher, 2001. 158 p.
 16. *Gowen R.J., McCullough G., Kleppel G.S., Houchin L., Elliott P.* Are the copepods important grazers of the spring bloom in the western Irish Sea? // *J. Plank. Res.* 1999. V. 21. № 3. P. 465–483.
 17. *Holm-Hansen O., Riemann B.* Chlorophyll a determination: improvements in methodology // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 438–447.
 18. *Irgoien X.* Gut clearance rate constant, temperature and initial gut contents: a review // *J. Plank. Res.* 1998. V. 20. № 5. P. 997–1003.
 19. *Kierboe T., Mohlenberg F., Nicolajsen, N.* Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus* (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature // *Ophelia*. 1982. V. 21. P. 181–194.
 20. *Kosobokova K.N., Martynova D.M., Prudkovsky A.A.* Contribution of zooplankton to vertical carbon fluxes in the Kara and White seas // *Polarforschung*. 2005. V. 75(2–3). P. 77–82.
 21. *Liu H., Hopcroft R.R.* Growth and development of *Pseudocalanus* sp. in the northern Gulf of Alaska // *J. Plank. Res.* 2008. V. 30. P. 923–935.
 22. *Mackas D.L., Bohrer R.N.* Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and investigation of diel feeding patterns // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1976. V. 25. P. 77–85.
 23. *Martynova D.M., Graeve M., Bathmann U.V.* Adaptation strategies of copepods (superfamily Centropagoidea) in the White Sea (66° N) // *Polar Biol* (2009) 32. P. 133–146.
 24. *Martynova D.M., Kazus N.A., Bathmann U.V. et al.* Seasonal abundance and feeding patterns of copepods *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* and *Acartia* spp. in the White Sea (66° N) D. M. Martynova // *Polar Biology*. 2011. V. 34. № 8. P. 1175–1195.
 25. *Mauchline J.* The biology of Calanoid copepods // *Advances in Marine Biology* / Eds. Blaxter J.H.S. et al. Academic Press. San Diego. 1998. V. 53. P. 710.
 26. *Nicolajsen H., Mohlenberg F., Kiorboe T.* Algal grazing by the planktonic copepod *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: Diurnal and seasonal variation during spring phytoplankton bloom // *Ophelia*. 1983. V. 22. № 1. P. 15–31.
 27. *Pasternak A., Arashkevich E., Reigstad M. et al.* Dividing mesozooplankton into upper and lower size groups: Applications to the grazing impact in the Marginal Ice Zone of the Barents Sea // *Deep-Sea Res. II*. 2008. V. 55. P. 2245–2256.
 28. *Pertsova N.M., Kosobokova K.N.* Zooplankton of the White Sea. History of investigation and the present state of knowledge – a review // *Berichte Polarforschung*. 2000. № 359. P. 30–41.
 29. *Pertsova N.M., Kosobokova K.N.* Zooplankton of the White Sea: features of composition and structure, seasonal dynamics, and the contribution to the formation of matter fluxes // *Oceanology*. 2003. V. 43. P. S109–S122.

30. *Usov, Kutcheva N.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? // *Hydrobiologia*. 2013. V. 706, №1. P. 11–33.
31. *Sterner R.W.* The role of grazing in phytoplankton succession. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities* / Ed. Simmer U. Berlin: Springer Verlag, 1989. P. 107–170.
32. *Włodarczyk E., Durbin A.G., Durbin E.G.* Effect of temperature on lower feeding thresholds, gut evacuation rate, and diel feeding behavior in the copepod *Acartia hudsonica* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 85. P. 93–106.

Does Zooplankton Control Phytoplankton Growth in Coastal Waters of the White Sea in Spring?

A. V. Drits, T. A. Belevich, L. V. Ilyash, T. N. Semenova, M. V. Flint

Grazing impact of dominant zooplankton species on phytoplankton was estimated in the coastal areas of the White Sea in spring. The material was collected in the expeditions of the RV “Ecolog” in June 2012 and 2015 in Kandalaksha and Onega Bay of the White Sea. The data on the composition and biomass of zooplankton showed that depending on the intensity of the warming of the water column at the beginning of productive season, zooplankton community was on the early-spring or late-spring stage of the seasonal development. Zooplankton grazing impact varied from 1 to 90% of phytoplankton biomass and from 7 to 470% of primary production. The results are discussed in connection with hydrothermal regime and phase of coastal plankton community succession in different years.