

**В.Я. Бергер**

**ПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ  
БЕЛОГО МОРЯ**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ

60 (68)

---

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

ZOOLOGICAL INSTITUTE

EXPLORATIONS OF FAUNA OF THE SEAS

60 (68)



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
ZOOLOGICAL INSTITUTE

EXPLORATIONS OF FAUNA OF THE SEAS  
60 (68)

---

**V. JA. BERGER**

**PRODUCTION POTENTIAL  
OF THE WHITE SEA**

ST. PETERSBURG  
2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ  
60 (68)

---

**В.Я. БЕРГЕР**

**ПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ  
БЕЛОГО МОРЯ**

САНКТ- ПЕТЕРБУРГ  
2007

**В.Я. Бергер. Продукционный потенциал Белого моря.**

Исследования фауны морей. Т. 60 (68). – СПб: ЗИН РАН, 2007. 292 с.

В книге охарактеризованы продукционные процессы, протекающие в Белом море на разных уровнях организации биосистем: от бактерио- и фитопланктона до морских млекопитающих. Показано, что запасы рыб и консументов более высокого уровня не лимитированы продукцией зоопланктона и зообентоса. Они могут быть значительно больше нынешних. Для их увеличения необходимы целенаправленные усилия по восстановлению структуры популяций и запасов ряда ценных промысловых объектов, а также их культивированию.

Книга предназначена для экологов, гидробиологов, ихтиологов, работников рыбодобывающих организаций и студентов соответствующих специальностей.

Библиогр. 898 назв. Ил. 30. Табл. 40.

Главный редактор –  
директор Зоологического института РАН  
член-кор. РАН *О.Н. Пугачев*

Редакционная коллегия:  
*Б.И. Сиренко* (редактор серии), *А.П. Андрияшев*,  
*А.В. Балужкин*, *Г.Н. Бужинская*, *А.Д. Наумов*, *А.В. Неелов*,  
*Е.Л. Мархасева*, *С.Д. Степаньянц*

Редакторы тома:  
*А.Ф. Алимов* и *А.Д. Наумов*

Рецензенты:  
*К.В. Галактионов*, *Л.Б. Кляшторин*

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы  
«Биологические ресурсы России: фундаментальные основы  
рационального использования»  
и федеральной целевой программы «Мировой океан».

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Примерно с начала 60-х по середину 80-х годов прошлого столетия я занимался разработкой вопросов теории адаптации и подвел итоги этой работы в монографии (Бергер, 1986). Периодически возвращаюсь к этой теме и сейчас, но лишь от случая к случаю. Дело в том, что дальнейшее развитие исследований адаптаций гидробионтов к абиотическим факторам среды (температуре, солености и др.) требовало серьезного углубления в молекулярно-биологические, биохимические и цитологические проблемы, что было мне не по плечу: у меня другое образование и другие методические возможности. Переучиваться было поздно, да и не очень хотелось. Кроме того, эта тематика исследований не совсем соответствовала научной направленности института, в котором я работаю.

А.Ф. Алимов, ставший в 1994 г. директором Зоологического института РАН, неоднократно пытался ориентировать меня и других сотрудников Беломорской биологической станции на проведение продукционных гидробиологических исследований. В конце концов, такие работы были начаты, и их доля в трудах биостанции стала постепенно увеличиваться. Такова первая, но не единственная причина того, что последние 15 лет я все больше внимания стал уделять изучению продукционных процессов, протекающих в Белом море.

Впервые побывав на Белом море еще в 1964 г. во время студенческой практики, я в течение 40 с лишним лет ежегодно работаю на нем в течение 2–8 месяцев. Все эти годы меня не покидало чувство обиды за Белое море: на него все махнули рукой, признав бедным и непродуктивным, но я никогда не мог понять и принять этого. Белое

море тысячу лет служило кормильцем поморов, давало им пищу и работу. На его берегах они жили, ловили рыбу, промышляли морского зверя, по нему плавали, создав свой флот, на котором достигали Мангазеи на востоке, Гренландии – на западе, Шпицбергена (Груманта) – на севере. А теперь, оказывается, что этого всего как будто бы и не было: не мы в «борьбе с природой» довели море до нынешнего плачевного состояния, а изначально оно было бедным и не имеющим никаких перспектив.

Мне вспоминается рейс в Мезенский залив на научно-исследовательском судне «Картеш», в те годы принадлежавшем Зоологическому институту РАН (тогда – АН СССР). Он был организован летом 1984 г. для сборов материалов о видовом составе, распределении и обилии донных организмов и гидрологических условиях их жизни в этом заливе, исследованном хуже других частей Белого моря. В один из дней судно стало на якорь возле дер. Семжа, расположенной на крутом берегу небольшой одноименной реки. Мы высадились на сушу и пошли прогуляться по деревне, где было много хорошо сохранившихся домов, а людей не было вовсе. Только на берегу сидел дед, с которым мы разговорились. Оказалось, что он ждет своих напарников – поморов, которые ушли на лодке в г. Мезень, чтобы сдать рыбу и купить продукты. Кто-то из нас поинтересовался, почему брошена деревня. Дед посмотрел на спросившего, как на несмышленного младенца, и ответил: *«Так, ведь, неперспективная деревня-то, сынки. **Неперспективная !!!**».*

Чего было больше в этом коротком ответе – мудрости или горя, сказать трудно, но то, что там были тоска и печаль по морю, на берегах которого прошла вся жизнь нашего собеседника, за это могу поручиться. До сих пор не забыть мне этого старого помора, его глаз, спокойной и мудрой речи.

Идея о том, что Белое море не имеет промысловых перспектив очень устраивала (и по сей день, по-видимому, устраивает) многих. В первую очередь это касается тех «хозяйственных» руководителей, которые как раз и внесли заметную лепту в оскудение запасов рыбы и морского зверя и привели к нынешнему печальному состоянию промыслы семги, сельди, гренландского тюленя и других обитателей моря. Им было отрадно скинуть с себя вину, объявив Белое

море низкопродуктивным и «неперспективным». То, что это самое море всего каких-то 100-150 лет назад давало в десятки раз больше рыбы и морского зверя, было с легкостью забыто, как будто этого никогда и не было, как будто и не учили этих людей историческому подходу к анализу явлений. Впрочем, дело вовсе не в диалектике: просто для таких людей жизнь народа, история страны и ее природные богатства значат крайне мало по сравнению с собственным благополучием.

Принять такую позицию не могу: проработав на Белом море более 40 лет, прочитав множество книг и статей о нем и населяющих его животных и растениях, побеседовав с многими поморами, я окончательно убедился в ошибочности и вредности существующих воззрений на ничтожные производственные возможности моря.

Эта убежденность и послужила основой для написания данной книги, которая не появилась бы на свет без помощи, советов и конструктивной критики со стороны многих коллег, которым я безмерно признателен. Не имея возможности перечислить всех, назову лишь А.Ф. Алимova, А.Д. Наумова, А.А. Сухотина, И.М. Примакова, В.В. Халамана, А.П. Алексеева, В.Н. Галкину и др. В подготовке рукописи к печати неоценимую помощь оказали Т.А. Гроздилова, П.А. Лезин и Л.П. Флячинская.

Многих из сотрудников Беломорской биологической станции им. академика О.А. Скарлато Зоологического института РАН\*, помогавших мне непосредственно или той информацией, которая содержалась в их публикациях, уже нет в живых. Без этих людей не было бы ни нашей биостанции, ни этой книги, которая посвящается их памяти. Далее я перечисляю их поименно.

*В. Бергер*  
Мыс Каргеш, Белое море  
30 сентября 2007 г.

---

\* В дальнейшем название биостанции приведено в сокращенном виде.

## **Заведующие станцией:**

В.В.Кузнецов

К.А.Алтухов  
В.Г.Кулачкова

З.Г.Паленичко  
М.Н.Русанова

## **Научные сотрудники и лаборанты:**

А.И.Бабков  
В.Е.Богданов  
В.П.Дробышев  
Г.А.Виноградов  
А.П.Кондратенков  
Г.А.Колеватова  
А.А.Колпаков  
Э.Е.Кулаковский

П.Г.Лобза  
Т.Г.Львова  
Ф.Б.Мухомедьяров  
В.М.Надежин  
Р.В.Пясковский  
Б.М.Тамбовцев  
А.М.Шереметевский

Леня Криулин убит в 1967г., а Дима Никулинский – в 2007г.

## **Административно- хозяйственная часть:**

А.А.Балов  
И.Г.Зигурт  
Ю.И.Ишанин  
Н.Е.Кемов  
О.П.Кемова  
А.Л.Лазарева

А.К.Нордман  
А.П.Некрасов  
В.У.Прокофьева  
А.В.Рыбаков  
А.Н.Смирнов  
К.В.Суннари

## **Плавсостав:**

М.Ф.Бодин  
Л.Н.Васильева  
Д.И.Гунин  
А.А.Демиденко  
Ю.Б.Дерябкин  
Е.Д.Стельмах  
А.А.Касаткин  
С.И.Кондратьев  
Л.В.Ковальчук  
Н.В.Пичулин  
С.В.Тимофеев

И.Е.Лазутин  
М.Е.Мордовская  
В.Т.Кривиженко  
И.А.Котцов  
Г.П.Петров  
В.В.Парфенов  
Е.В.Никифоров  
В.В.Терентьев  
М.А.Рассказов  
Ю.П.Щепин  
М.С.Юрьев

*«У России так много берегов Ледовитого океана, что нашу страну справедливо считают лежащей на берегу этого океана. Мои личные пожелания в этом отношении сводятся к тому, чтобы мы этим постарались воспользоваться как можно полнее и поскорее...»*

Д.И. Менделеев (1906, с. 15)

## **ВВЕДЕНИЕ**

Человек не может жить без воздуха, воды и пищи. Источником последней служат различные биологические ресурсы, отличительная особенность которых заключается в их возобновляемости, обеспечивающейся способностью животных и растений к воспроизводству себе подобных в процессе размножения. Однако, несмотря на возобновляемость, биологические ресурсы не безграничны. Они лимитированы тем количеством солнечной энергии, которая усваивается автотрофными организмами и затем транспортируется по пищевым цепям. Разобраться в том, каковы продукционные возможности биоты, означает не только выяснить размеры биоресурсов, но и установить предел их допустимого изъятия.

Определяя промысловую нагрузку на тот или иной объект, принято пользоваться таким понятием, как ОДУ – общий допустимый улов (Бабаян, 2006). До сих пор рыбохозяйственным организациям устанавливают объемы допустимого изъятия тех или иных промысловых объектов, исходя из таких популяционных характеристик, как динамика численности, возрастной и половой составы, продолжительность жизни, время созревания, и некоторых других показателей. Для этих целей используют модель динамического запаса Бивертон-Холта, модель Риккерта и другие (Тюрин, 1972; Pauly, 1980; Gulland, 1983; Сечин, 1985; Криксунов, 1990 и др.). Однако при всех достоинствах такой подход не может обеспечить возможности полноценного и рационального использования ресурсов. В подавляю-

щем большинстве случаев применяющиеся модели строятся, исходя из данных о структуре и динамике популяций тех или иных объектов, в большей или меньшей степени уже подорванных и нарушенных нерациональным промыслом, ухудшением условий воспроизводства и различными другими антропогенными воздействиями. Таким способом нельзя оценить потенциальные промысловые возможности того или иного объекта. За тоннами вылавливаемой рыбы и тысячами голов добываемых тюленей не видно фундамента, на котором строится более или менее обильный промысел. Он (кроме добычи макрофитов) ориентирован лишь на верхушку айсберга, основание которого, опирающееся на продукцию нижних трофических уровней, остается скрытым. Между тем совершенно очевидно, что без анализа продукционных процессов, протекающих на разных уровнях, начиная от бактерий и планктонных микроводорослей и заканчивая вершиной пищевой пирамиды в виде птиц и млекопитающих, включая человека, невозможно ответить на простые, но крайне важные для рационального природопользования вопросы:

- сколько тех или иных объектов может изыматься из водоема без ущерба для восполнения их запасов, т.е., иначе говоря, каковы продукционные возможности этих видов,
- каков продукционный потенциал если и не всей биоты, то, по крайней мере, основных элементов экосистем пелагиали и бентали Белого моря?

Очевидно, что для этого необходимо проанализировать отдельные составляющие продукционных процессов и попытаться соотнести их как между собой, так и с уровнем потребления вещества и энергии на разных уровнях трофических цепей. Методология подобной процедуры достаточно хорошо разработана, в основном благодаря трудам Г.Г. Винберга (1960, 1968, 1983 и др.), а также его учеников и последователей. Для пресных водоемов примеров подобного анализа становится все больше (Алимов, 1989, 1990, 2004), тогда как для моря их до сих пор крайне мало. Из тех 14 морей, которые омывают берега нашей страны, с большей или меньшей полнотой оценен продукционный потенциал только Черного (Сорокин, 1982) и Охотского (Шунтов, 1986) морей. Отсутствие других попыток подоб-

ных исследований определяется в первую очередь недостаточной изученностью остальных морей. Дело обстоит таким образом, что для возведения всего здания подчас не хватает не только отдельных кирпичиков, но и самого фундамента. Если к отсутствующим кирпичикам можно причислить такие элементы биоты моря, как, например, микро- и мейобентос, которые до сих пор крайне плохо изучены, то к блокам фундамента следует отнести уровень первичной продукции фитопланктона и фитобентоса, которые подчас также нуждаются в гораздо более детальных исследованиях.

Белому морю повезло в этом отношении несколько больше, хотя и здесь ситуация весьма далека от идеальной, и нарисовать достаточно полную картину пока не представляется возможным.

Работа, предлагаемая вниманию читателей, представляет собой попытку определения и оценки продукционного потенциала Белого моря, основанную на анализе как материалов, заимствованных из научной литературы, так и оригинальных данных. При этом необходимо подчеркнуть, что автор не ставил перед собой задачи детально охарактеризовать биологические ресурсы Белого моря. Приведено лишь их краткое описание, охарактеризованы запасы, особенности жизненных циклов и распределение в водоеме тех или иных гидробионтов, проанализированы их пищевые взаимоотношения с другими видами животных и растений. Иными словами, мною приведены и обсуждаются лишь те данные, без которых было невозможно оценить потоки вещества и энергии в беломорских экосистемах.

Более полная информация о состоянии биоресурсов рассматриваемого водоема имеется в научной литературе, на которую по ходу изложения сделаны ссылки.

## **Глава 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Биологию принято, в отличие от математики и физики, относить к числу «неточных» наук. В известной степени такая точка зрения имеет основания, хотя и в так называемых «точных» науках положение далеко от идеального. Несмотря на то, что количественные методы анализа приобретают все больший вес, биологами по-прежнему неоднозначно трактуются многие базисные понятия. К ним можно причислить такие, например, как адаптация, популяция, экосистема и многие другие (Мейен, 1990). В научной литературе слишком часты ситуации, когда одними и теми же терминами обозначаются разные явления, в результате чего исследователи не могут понять друг друга.

В связи с этим, прежде чем начать изложение основного материала, необходимо уточнить применение различных понятий и терминов. При этом автор не стремился к их абсолютизации, хорошо понимая, что такая задача бессмысленна, а попытка ее решения обречена на провал. Мое желание было более скромным, конкретным и вполне осуществимым: придать таким понятиям операционный характер, т.е. указать, как они будут использоваться и каковы границы их применения. При этом будут обсуждаться не все используемые термины, а лишь те из них, трактовка которых неоднозначна. Кроме того, мне представляется излишним приводить ссылки на исследования, в которых те или иные термины использованы ошибочно: достаточно лишь высказать мнение о том, как, на мой взгляд, ими надежит пользоваться.

Во многих гидробиологических публикациях часто встречаются выражения типа «экосистема моря», «экосистема озера» и т.п., однако такое использование данного термина не соответствует смыслу, который изначально вкладывался в понятие **экосистемы**. Данный термин был предложен А. Тэнсли (Tensley, 1935) для обозначения системы, состоящей из сообщества организмов (биоценоза) и их биотопа, т.е. комплекса условий обитания и пространственного положения сообщества. Более позднее понятие «биогеоценоз» (Сукачев, 1944), особенно популярное в отечественной геоботанике, не имеет никаких отличий от понятия **экосистема**, предложенного значительно раньше. По сути дела, это – синонимы. Очевидно также, что в любом водоеме, будь то море, река, озеро или пруд, число биоценозов значительно больше единицы. Соответственно и экосистема не одна; следовательно, и говорить об экосистеме водоема неверно. В соответствии с этим в монографии будут обсуждаться закономерности организации и функционирования отдельных экосистем, а не некой единой экологической системы всего Белого моря.

Биота водоемов, как и биосфера Земли в целом, в организована в виде иерархически соподчиненных систем. Для уровней организации выше экосистемного предложены другие наименования: фации, формации и др., но их обсуждение не входило в нашу задачу. Эти вопросы детально проанализированы в ряде специальных работ (Shelford, 1970; Бабков, Голиков, 1984; Бурковский, 2002, 2006 и др.).

На более низких уровнях организации биосистем основное внимание гидробиологов уделяется изучению видов и популяций гидробионтов, и хотя **популяция** – одна их наиболее исследуемых биологами внутривидовых структур, но по поводу ее определения у специалистов разного научного профиля нет единого мнения. При всем разнообразии трактовок данного понятия наиболее рациональным представляется генетический принцип выделения популяций.

*«В генетическом смысле под популяцией понимают сообщество свободно скрещивающихся организмов, с характерным для составляющих ее особей генотипом и фенотипом...»* (Лобашев, 1963, с. 425).

Близкое определение приведено в «Большом энциклопедическом словаре. Биология» (2001, с. 499), где написано, что под популяцией принято понимать «...совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию».

Аналогично этому в монографии нескольких известных американских биологов (Bush et al., 2001, с. 312) находим следующее высказывание: «Популяция может быть определена как группа организмов одного вида, занимающих в данное время некое единое пространство и имеющих обособленный пул генов» (перевод мой – В.Б.).

Все эти определения едины в том, что популяция представляет собой внутривидовую самовоспроизводящуюся группировку особей, генетически отличающихся от соседних популяций. Строго говоря, до тех пор, пока не доказано, что между рассматриваемыми группами организмов одного вида из тех или иных водоемов (или из их частей) не происходит обмена генами, считать их разными популяциями нельзя. В тех случаях, когда таких специальных исследований не проведено, будет использоваться нейтральный и более адекватный термин **поселение** (Максимович, 2004).

Вертикальное распределение обитателей моря описывается с помощью ряда специальных терминов, использование которых бывает не всегда однозначным. Значительно различаются, в частности, понятийный аппарат и терминология, используемые гидробиологами, работающими на море или пресных водоемах. В связи с этим кратко охарактеризуем те из них, которые будут использоваться в книге.

Зона штормовых заплесков и выбросов получила название **супралиторали**. Ее нижняя граница соответствует уровню сизигийного прилива.

Ниже следует приливно-отливная зона или **литораль**, разделяемая на верхний, средний и нижний горизонты. Границы между верхним и средним и между средним и нижним горизонтами литорали определяются соответственно уровнями квадратурных прилива и отлива. Нижняя граница всей литорали и ее нижнего горизонта соответствует уровню сизигийного отлива.

За литоралью следует **сублитораль**, тянущаяся по вертикали от нуля до глубины 200 м, соответствующей нижней границе континентального шельфа. Ее, в свою очередь, принято делить на несколько зон: адлитораль, циркумлитораль, медиаль, элитораль (Бабков, Голиков, 1984; Луканин и др., 1995; Наумов, 2006 и др.).

Часто особо выделяется фитальная зона, т.е. та часть дна и толщи воды, куда проникает свет и где распространены водные растения. В Белом море нижняя граница **фитали** соответствует 20 м, хотя в разных частях моря она может смещаться на большие или меньшие глубины в соответствии с прозрачностью воды. Это не означает, однако, что глубже 20 м в толще воды Белого моря нет планктонных микроводорослей. В гораздо меньшем количестве, но они встречаются на этих глубинах (Ильяш и др., 2003), хотя там и нет света, а вот макрофиты, действительно, не проникают глубже 22 м (Денисов, Денисова, 1979).

Зона, простирающаяся по вертикали от 200 м (условная граница континентального шельфа) до 343 м (максимальная глубина Белого моря), получила название **псевдобатиали**. Беломорская псевдобатиаль представляет собой депрессию дна, не соединяющуюся с батиалью Мирового океана. Это ее отличие от обычной океанической батиали и послужило основанием для специального названия, предложенного А.П. Андрияшевым (1974).

Организмы, населяющие гидросферу Земли, обитают в толще воды, на поверхностной пленке, на грунте и других местах. Обитатели каждого из этих биотопов характеризуются рядом специфических адаптаций. Комплексы организмов, адаптированных к жизни в пелагиали, представлены планктоном и нектоном, на твердых субстратах – бентосом и перифитоном, а на пленке поверхностного натяжения – нейстоном (Зернов, 1934; Константинов, 1986).

Под **планктоном** понимается «...совокупность совместно обитающих организмов, населяющих водную толщу и недостаточно подвижных, чтобы противостоять перемещению водных масс» (Федоров, 1987; цит. по: Федоров, 2004, с. 347).

**Нектонные** организмы, также населяющие пелагиаль, отличаются от планктонных тем, что способны гораздо активнее плавать и преодолевать течения. Это не означает,

однако, что планктонные организмы не двигаются, а только парят в толще воды. Наоборот, многие из них (например, при вертикальных миграциях) преодолевают большие расстояния: сотни и даже тысячи метров. Величина этих перемещений становится особенно впечатляющей, если вспомнить, что многие планктонные организмы имеют небольшие размеры, обычно не превышающие несколько миллиметров.

В составе планктона имеются организмы разного размера – от микроскопических бактерий, водорослей, простейших и личинок многих животных до некоторых сцифоидных медуз, щупальца которых могут достигать десятков метров в длину. В связи с этим выделяется **нано-, пико-, микро-, мезо- и макропланктон**, хотя, насколько мне известно, четких размерных границ между этими группами планктонных организмов не проведено.

Кроме размеров, планктонные организмы принято разделять также по их принадлежности к бактериям, растениям или животным, выделяя соответственно **бактерио-, фито- и зоопланктон**.

Все организмы, обитающие на твердых или мягких грунтах, внутри осадков, на их поверхности или временно связанные с осадками, получили название **бентосных**. К их числу принадлежат и те, что используют в качестве субстрата как различные искусственные поверхности (сваи, буи, якорные цепи, корпуса судов и т. п.), так и части тела других гидробионтов (например, раковины моллюсков). Их часто выводят за пределы бентоса, выделяя самостоятельную группу **организмов-обрастателей**. Обсуждение целесообразности такого выделения, а также вопроса о том, относить ли их к бентосным организмам или нет, не входило в задачу автора и увело бы далеко в сторону от рассматриваемых проблем.

В состав бентоса входят бактерии, грибы, растения и животные всех типов. Их размеры различаются на несколько порядков. Для практических целей принято разделять бентос по размерам (Mare, 1942), хотя эта классификация условна, а выделяемые группировки не имеют биологического смысла (Парсонс и др., 1982).

К **макробентосу** обычно причисляют животных (**макрозообентос**) и растений (**макрофитобентос**), размеры которых таковы, что при промывке проб они остаются на сите с ячейей 1 мм<sup>2</sup>.

Более мелких обитателей дна (от 100 до 1000 мкм) относят к **мейобентосу** (мезобентосу – Численко, 1961), состоящему из **зумейобентоса** (фораминифер и мелких многоклеточных организмов – Nematoda, Turbellaria, Harpacticoida, Ostracoda и др.) и **псевдомейобентоса** (ранних стадий развития макрофауны). Микробентос (1–100 мкм) представлен одноклеточными водорослями (микрорфитобентос), протистами (микрорзообентос) и микробами (бактериобентос).

В количественных гидробиологических исследованиях принято характеризовать состояние биоты водоема такими показателями **обилия**, как биомасса и плотность.

**Биомасса** представляет собой отношение массы организмов к площади дна (если мы имеем дело с бентосными животными и растениями) или к объему воды (если оценивается обилие организмов, обитающих в водной толще). Общая масса организмов того или иного вида на всей акватории или ее части составляет **запас**.

Количество организмов (**численность**) всей акватории или ее части, отнесенное к площади дна (бентос) или к объему воды (планктон), именуется **плотностью поселения**. Этот биологический термин не следует отождествлять с одноименной физической величиной (плотностью).

Под биологической **продуктивностью** Мирового океана, отдельных морей и других водоемов, а также отдельных экосистем принято понимать способность обитателей того или иного водоема или его части продуцировать органическое вещество (Богоров, 1974). Различия уровня продуктивности оцениваются по величине **продукции**. Таким образом, продуктивность – способность биоты водоема (или его части) производить некое количество органического вещества, а продукция – количественный показатель продуктивности, характеризующий данное свойство.

Современное понимание термина **продукция** восходит к известному определению А. Тинемана (Thinemann, 1931): «Продукция видовой популяции за определенное время рассматривается как сумма приростов всех особей,

как бывших в наличии к началу изучаемого периода времени, так и вновь отрожденных, включая в величину продукции не только прирост особей, оставшихся к концу периода, но и прирост, который в силу потребления, отмирания и других причин, не входит в конечную биомассу популяции» (Винберг, 1968, с.15).

В этом определении, как подчеркивается далее (с. 16), «...прирост понимается прежде всего как увеличение количества живого или органического вещества данного вида и заключенной в нем энергии (Броцкая, Зенкевич, 1936; Ивлев, 1945 и др.)».

Если исследование показателей обилия (биомассы или плотности поселения/популяции) не предполагает никаких динамических характеристик, то в отличие от них термин **продукция**, как следует из приведенного определения и общепринятой точки зрения (Одум, 1986; Алимов, 1987, 1989, 1990 и др.), всегда подразумевает время, за которое произошло это накопление. Иными словами, исследуя продукцию, определяют прирост биомассы в единицу времени, т.е. скорость приращения биомассы. При этом исследователи, как правило, интересуются не приростом биомассы отдельного организма, а ее изменениями в поселениях, популяциях или сообществах в целом. Следовательно, изучение продукционных характеристик переводит интересы исследователей на более высокий уровень и позволяет выяснить взаимоотношения отдельных элементов водных экосистем и обосновать рациональное использование биологических ресурсов водоема. Очевидно, что базисным элементом такого подхода является анализ процессов продуцирования и потребления органического вещества на разных уровнях организации биологических систем.

Все организмы существуют за счет поступления энергии извне. Основной источник – солнечная энергия, используемая высшими растениями, водорослями, цианобактериями и пурпурными бактериями для создания органического вещества и построения своего тела путем фотосинтеза. Хемосинтезирующие микроорганизмы (серобактерии, железобактерии, нитрифицирующие бактерии и др.) используют для этих целей энергию химических связей различных неорганических и органических соединений. Свет им для этого не нужен. Фото- и хемосинтетики, относимые

к **автотрофным организмам**, используют для биосинтеза **биогенные элементы** (углерод, азот, фосфор, кремний и др.), получаемые из воды и (или) грунта.

Продукция автотрофов получила название **первичной**, а сами организмы относятся к **продуцентам**. Строго говоря, к продуцентам надо относить не только авто-, но и гетеротрофов, которые также продуцируют вещество и энергию, но делают это не путем фото- или хемосинтеза, а потребляя в пищу другие организмы и (или) растворенную органику. Так или иначе, но на практике название **продуценты** закрепилось лишь за первичными продуцентами, т.е. за фото- и хемосинтетиками.

Они в свою очередь служат источником энергии для **гетеротрофных организмов** (животных), не способных непосредственно утилизировать солнечную энергию и относимых к числу потребителей (**консументов**), разделяемых на **консументов первого, второго и более высоких порядков**. Их продукция именуется **вторичной**. Передача энергии происходит по **пищевым (трофическим) цепям** путем поглощения одних организмов другими. Каждая ступень синтеза и утилизации органического вещества называется **трофическим уровнем**.

Организмов, имеющих единственный источник питания (**монофагов**), практически не существует. Большинство из них обладает более или менее широким спектром пищи. Вследствие этого они соединены в водоеме не линейными, а разветвленными пищевыми связями, образующими **трофические сети**.

Роль и положение микроорганизмов (различные бактерии и грибы) в цепи утилизации и передачи энергии и вещества в водоеме невозможно оценить однозначно. Обычно их относят к числу **редуцентов**, т.е. таких организмов, которые обеспечивают деструкцию взвешенных и растворенных органических веществ, утилизируют отмершие организмы (**детрит**) и продукты жизнедеятельности живых гидробионтов (различные выделения, фекалии и псевдофекалии). Однако, помимо этого, микроорганизмы служат непосредственно источником пищи для микрозоопланктона. В виде агрегатов они утилизируются также многими другими (более крупными) планктонными и бентосными **сестонофагами** – организмами, питающимися сестоном.

**Сестоном** (от греческого *сестос* – просеянный) принято называть мелкие планктонные организмы и взвешенные в воде неорганические и органические частицы, в том числе и детрит, т.е. все то, что улавливается мелкочаеистой планктонной сетью («Большой энциклопедический словарь. Биология», 2001, с. 571). Кроме того, необходимо отметить, что отмирающие организмы потребляются детритофагами не в чистом виде, а вместе с перерабатывающими их микроорганизмами. Это обстоятельство характеризует детрит даже по определению. В только что упоминавшемся энциклопедическом словаре на с. 175 написано, что **«детрит** (от латинского *детритус* – истертый) – мелкие органические частицы (остатки растений, животных, грибов вместе с содержащимися в них бактериями), осевшие на дно водоема или взвешенные в толще воды».

Что касается детрита, то его однозначного определения до сих пор не существует. Не вдаваясь в обсуждение этого вопроса, будем в дальнейшем вслед за А.П. Остапечной (1979, с. 258) под термином **детрит** понимать «единый комплекс, состоящий из частиц мертвого органического вещества на разных стадиях трансформации и ассоциированных с ним микроорганизмов... Как правило, количество детрита определяется по разнице между общим содержанием взвешенного вещества (сестона) и биомассой живых организмов».

Коэффициент полезного действия продукционных процессов относительно невысокий. На разных уровнях их эффективность может отличаться, но в среднем принято считать, что при переходе с одного трофического уровня на другой около 10% идет на продуцирование органического вещества, а остальные 90% энергии рассеиваются. Показатели обилия и величина продукции при переходе с одного трофического уровня на другой снижаются приблизительно на порядок (Elton, 1947; Раймонт, 1983 и др.).

Для расчетов продукции тех или иных элементов экосистем используются различные методические приемы, описание которых в этой книге представляется излишним, поскольку они содержатся в ряде хорошо известных публикаций (Винберг, 1960, 1968, 1983; Алимов, 1987, 1989, 1990). Автор в большинстве случаев при расчете продукции тех или иных организмов Белого моря использовал показа-

тели скорости оборота органического вещества, представляющие собой отношение продукции ( $P$ ) к биомассе ( $B$ ). Это соотношение вошло в отечественную научную литературу под названием  **$P/B$ -коэффициента**, предложенного Л.А. Зенкевичем (1931). Определенные для организмов, принадлежащих к различным систематическим и (или) экологическим группам,  $P/B$ -коэффициенты дают возможность расчитать продукцию за некое время (час, сутки, год).

В.Е. Заика (1972, с.9) предложил отказаться от этого названия, заменив его термином **удельная продукция**, под которой понимается *«продукция за единицу времени в расчете на единицу массы»*.

Несмотря на то, что это предложение было сделано более 30 лет назад, но и по сей день большинство гидробиологов пользуется  $P/B$ -коэффициентами, а не величинами удельной продукции. Величины  $P/B$ -коэффициентов, использованные в книге, были заимствованы мною из литературных источников, указанных по ходу изложения материала.

Иные способы расчета продукции, использованные автором, будут охарактеризованы в соответствующих частях монографии. Расчет потребления вещества и энергии теми или иными организмами производился, исходя из соответствующих литературных данных о коэффициентах усвояемости пищи и эффективности продукции.

К сожалению, многие элементы продукционных процессов в Белом море трудно оценить из-за нехватки необходимых данных, поэтому предпринятую попытку анализа, о котором речь пойдет ниже, следует рассматривать лишь как весьма и весьма приблизительную. Ее результаты еще долго будут уточняться по мере поступления дополнительных материалов. В связи с этим следует, кстати, отметить, что за 12 лет, прошедших с того момента, как такая попытка была впервые осуществлена сотрудниками Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (Бергер и др., 1995а,б), расчеты многих количественных характеристик потоков вещества и энергии в Белом море дали результаты, отличающиеся от первоначальных. В данной книге также имеются отличия даже от результатов соответствующего анализа, приведенных в моих последних публикациях.

Ранее (Бергер и др., 1995а, б) в расчетах продукции беломорских организмов, о которых речь пойдет ниже, были использованы величины калорийности тех или иных животных и водорослей, приведенные в работе Е.А. Яблонской (1971), посвященной изучению обитателей южных морей СССР, в основном Азовского и Каспийского. Очевидно, однако, что они, во-первых, устарели, а во-вторых, не все могут быть напрямую использованы как показатели калорийности организмов, обитающих в северных морях. Их употребление могло служить источником ошибок в расчетах.

Чтобы свести к минимуму возможность ошибок, все доступные материалы о калорийности морских водорослей, беспозвоночных животных, рыб и млекопитающих, найденные в литературе (Винберг, 1986<sup>1</sup>; Виноградов, Шушкина, 1987<sup>2</sup>; Загубиженко, 1969<sup>3</sup>; Карамушко, Карамушко, 1995<sup>4</sup>; Коржев, 2004<sup>5</sup>; Махмудов, 1966<sup>6</sup>; Наумов, Чекунова, 1980<sup>7</sup>; Николаева, 1980<sup>8</sup>; Солдатова, 1980<sup>9</sup>; Яблонская, 1971<sup>10</sup>; Petersen, 1985<sup>11</sup>, Kleiber, 1975<sup>12</sup>), были собраны воедино (табл. 1).

При этом без внимания осталась литература, содержащая весьма многочисленные данные о калорийности таких «далеких» от Белого моря объектов, как, например, обитатели тропических районов Мирового океана или различные пресноводные организмы (Шерстюк, 1971; Алимов, 1989 и др.).

Подбор использованных данных производился таким образом, чтобы они касались, во-первых, гидробионтов одних и тех же или близких видов, что и обитающие в Белом море, и, во-вторых, чтобы они относились к водоемам, близким к рассматриваемому морю по биогеографической и гидрологической характеристикам.

Поскольку в ряде случаев авторы работ, сведения из которых использованы в табл. 1, измеряли полученные данные в джоулях, то пришлось перевести их в калории, исходя из соотношения: 1 кал. = 4.2 Дж.

В дальнейших расчетах будут использованы следующие усредненные показатели калорийности (ккал /г влажной массы), рассчитанные на основе данных, приведенных в табл. 1:

- фитопланктон – 0.25,
- макрофиты – 0.5,
- планктонные Copepoda – 0.5,
- бентосные ракообразные – 0.9,
- зообентос (без ракообразных) – 0.5,
- зообентос (среднее) – 0.7,
- сельдь – 1.9,
- прочие рыбы (без семги, мойвы и сельди) – 1.1,
- тюлени – 4.9.

В книге «Методы определения продукции водных животных» (1968), ставшей для гидробиологов одним из классических руководств, справедливо отмечается, что *«...громоздкие цифры общей биомассы или продукции во всем водоеме с трудом поддаются осмыслению и оценке и непригодны для сравнительных целей. Поэтому после расчета величин, относящихся ко всему водоему, эти итоговые данные должны быть отнесены к его площади и выражены в килограммах на 1 га, граммах и калориях на 1м<sup>2</sup> и т.д., т.е. в форме, допускающей сопоставление с аналогичными материалами по другим водоемам»* (Винберг, 1968, с. 11).

Считая это требование абсолютно справедливым, автор поступал следующим образом: получив данные, характеризующие биомассу или продукцию тех или иных элементов экосистем (планктона, бентоса и т.д.) во всем Белом море, относил их затем к площади и (или) объему моря. Для таких пересчетов были использованы следующие морфометрические характеристики исследуемого водоема (см. гл. 2):

- средняя глубина – 60 м,
- площадь – 90 тыс. км<sup>2</sup>,
- объем – 5400 км<sup>3</sup>.

## Калорийность гидробионтов\*

Объект	Калорийность, ккал/г влажн. массы	Источник данных
Фитопланктон (диатомовые)	0.25	10, 11
Макрофиты	0.50	10
Планктонные Copepoda	0.50	10
Планктонные ракообразные	0.5–0.7	1, 2
Зоопланктон (среднее)	0.5	11
Креветка <i>Pandalus borealis</i>	0.82	4
Креветка <i>Sabinea</i> sp.	0.82	4
Бокоплав <i>Pontogammarus maeoticus</i>	1.3–1.5	9
Бокоплав <i>Pontogammarus maeoticus</i>	1.4	3
Краб <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	1.5	6
Краб <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	0.8–1.0	8
Краб <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	1.6	4
Бентосные ракообразные (среднее)	0.9	4, 5
Бентосные моллюски (среднее)	0.5	4, 10
Зообентос** (среднее)	0.35–0.65	10
Зообентос (среднее)	0.7	4, 5
Атлантическая сельдь <i>Clupea harengus</i>	1.9	5, 12
Иваси <i>Sardinops sagax melanosticta</i>	1.2	4
Мойва <i>Mallotus villosus</i>	1.6	5, 12
Мойва <i>Mallotus villosus</i>	1.6	4
Треска <i>Gadus morhua</i>	1.1	5, 12
Треска <i>Gadus morhua</i>	0.95	4
Сайка <i>Boreogadus saida</i>	0.86	4
Морской окунь <i>Sebastes</i> sp.	0.92	4
Ставрида <i>Trachurus trachurus</i>	1.1	4
Камбала <i>Pleuronectes platessa</i>	1.2	4
Зубатка <i>Anarchichas lupus</i>	0.89	4
Рыбы*** (среднее)	1.1	4, 5, 10, 11, 12
Тюлень-крабобед <i>Lobodon carcinophagus</i>	4.89	7

\*Надстрочными индексами в тексте на с. 22 отмечены номера источников данных.

\*\* В основном моллюски Азовского моря.

\*\*\* Без сельди, мойвы и семги.

## **Глава 2. ОКЕАНОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ**

Географические описания, характеристики климата, гидрологического режима, а также фауны и флоры Белого моря достаточно многочисленны (Шокальский, 1917; Дерюгин, 1928; Книпович, 1938; Тимонов, 1947, 1950; Гурьянова, 1948; Кузнецов, 1960; Панкрушев, 1978; Бабков, Голиков, 1984; Федяков, 1986; Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР, 1991; Океанографические условия..., 1991; Бергер, Наумов, 1992, 1995; Наумов, Федяков, 1993; Сапожников, 1994; Белое море..., 1995; Бергер и др., 1995; Бабков, 1998; Berger, Naumov, 2000; Berger et al., 2001, 2003; Dahle et al., 2001; Алексеева, 2002; Ильяш и др., 2003; Naumov et al., 2003; Максимова, 2004; Филатов, 2004; Наумов, 2006; Филатов и др., 2006 и др.). Добавлять к этому еще один вариант не входило в мои планы, однако краткая характеристика рассматриваемого водоема представлялась необходимой. Без этого многие рассуждения и расчеты, имеющиеся в книге, будут в той или иной мере голословными.

### **1. Морфометрия**

Белое море – часть Северного Ледовитого океана. Оно не отделено от соседнего Баренцева моря ни грядой островов, ни резким поднятием дна. По этой причине его северная географическая граница весьма условна, что дает некоторым авторам право вообще считать Белое море не самостоятельным водоемом, а лишь баренцевоморским заливом. Спор о том, как проводить границу Белого моря, до сих пор не закончен и время от времени возникает вновь.

Выход из этой ситуации нашло правительство РСФСР, постановившее декретом 1923 г., что граница Белого моря проходит по линии, соединяющей мысы Канин Нос и Святой Нос (рис. 1).

Этой позиции придерживались как составители «Лощии Белого моря» (1983), так и автор. С ней, однако, не согласуются действия российских пограничников. В наши дни они несут службу не только к северу от указанной границы нашего государства, но и далеко на юг от нее. Во внутреннем полностью российском Белом море вас могут оштрафовать за нарушение пограничного режима. Так, например, случилось летом 1988 г. в южной части Горла, где с борта стоявшего на якоре научно-исследовательского судна «Картеш» сотрудники Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР брали пробы воды, собирали зоопланктон и исследовали скорость течений.

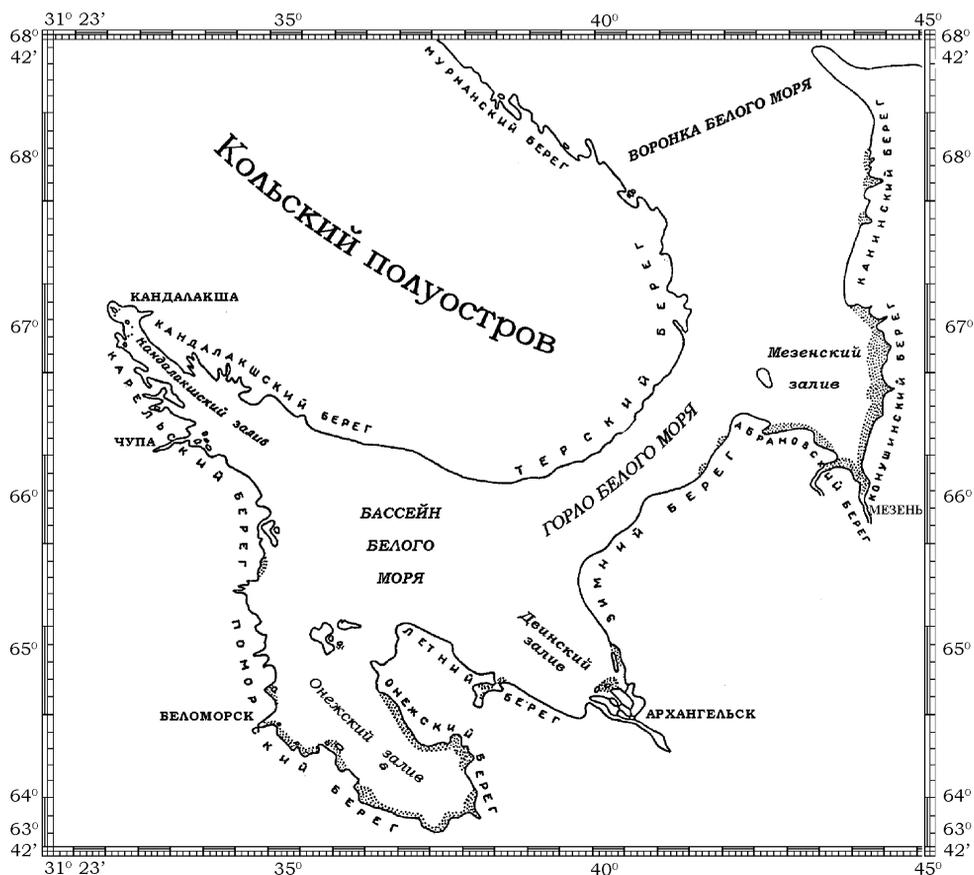


Рис. 1. Карта-схема Белого моря (по: Лощия Белого моря, 1983)

Если, несмотря на действия пограничников, о географической границе Белого моря можно все же не спорить, то вопрос о его океанографической и фаунистической границах решить не так просто. Для того, чтобы разобраться с этим, А.Д. Наумов и В.В. Федяков (1991) провели анализ течений, термогалинных характеристик и распределения бентосных организмов в Воронке, Горле и Мезенском заливе. Ими было показано, что океанографическая граница Белого моря имеет вид изогнутой S-образной линии (рис. 2).

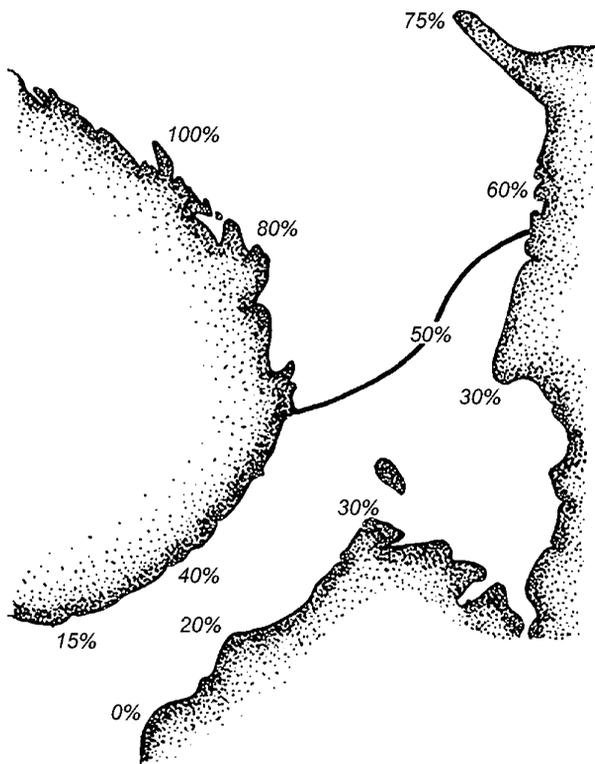


Рис. 2. Доля вод различного происхождения и океанографическая граница Белого моря (по: Наумов, 2006). Цифрами отмечена доля вод баренцевоморского происхождения.

Эта линия, тянущаяся от юго-западной оконечности Воронки к середине ее восточного берега, разделяет поровну воды баренцевоморского и беломорского генезиса, а также и соответствующие элементы фауны донных организмов. При этом оказалось, что указанная граница хорошо соответствует расположению соленостного фронта (Pantyuulin, 2003), что служит дополнительным основанием для принятия указанной выше линии в качестве океанографической границы Белого моря.

Акваторию Белого моря, отделенную от Баренцева моря по линии мыс Канин Нос – мыс Святой Нос, принято подразделять на Воронку, Горло, Бассейн, Мезенский, Кандалакшский, Двинский и Онежский заливы. Вопрос о границах этих частей моря неоднозначно решается разными авторами (см. подробнее Наумов, 2006). В этой книге деление акватории моря на отдельные части проведено (см. рис. 1) в соответствии с лоцией (1983).

Площадь Белого моря в указанных границах составляет около 90 тыс. км<sup>2</sup>, а его объем равен 5400 км<sup>3</sup> (Бабков, Голиков, 1984).

Белое море изобилует как довольно крупными островами, так и небольшими «лудами» и «коргами». Коргами (от карельского «*korgo*» – утес, отмель) называют скалистые островки или каменные косы, заливаемые водой в прилив. Лудами (от карельского «*luodo*» – островок, скалистая мель – Попов, 1990, с.16) именуется острова, не покрываемые водой в прилив и обычно поросшие наземной растительностью. Как луд, так и корг особенно много в Кандалакшском заливе (в его кутовой части, в губах Подволочье, Порья, Чупа, в районах Северного, Керетьского и Кемьлудского архипелагов), а также в Кемьских шхерах. Самые крупные острова (Соловецкие, Жижгин, Кузова, Великий и др.) расположены в основном в Онежском и Кандалакшском заливах.

Общее число беломорских островов превышает 2000 (Бианки и др., 1995). Их суммарная площадь составляет около 1% от площади моря (Kaitala et al., 2002; Ильяш и др., 2003), т.е. около одной 1 тыс. км<sup>2</sup>.

Белое море локализовано в районе окраинной материковой депрессии по периферии Балтийского кристаллического щита на его южной границе с Русской плитой и складчатыми структурами Тиманско-Канинской области на востоке. Рельеф моря, сформировавшийся окончательно в неогене (Кошечкин, 1976), сложный. Он характеризуется очень значительными перепадами глубин.

Самая глубокая часть моря – Бассейн, в центре которого преобладают глубины от 200 до 300 м (Лоция Белого моря, 1983).

Кандалакшский залив также достаточно глубокий в тех местах, где он стыкуется с Бассейном. В этом районе на траверзе полуострова Турий локализованы максимальные\* для всего моря глубины: 343 м.

Мезенский и Онежский заливы относительно мелководны. Их наибольшие глубины не превышают соответственно 20 и 60 м.

Максимальная глубина Двинского залива (немногим более 100 м) отмечена в его северной части.

Средняя глубина Горла – около 40 м, но в нем имеется желоба с глубинами до 100 м.

Средняя глубина всего моря близка к 60 м (Бабков, Голиков, 1984).

Донные отложения в Белом море весьма разнообразны по составу. Они представлены валунными, галечно-гравийными, песчаными, пелитовыми и алевритовыми компонентами. В местах с высокими скоростями течений доминируют песчаные фракции, а пелиты характерны для застойных и глубоких районов. В вершинах заливов и бухтах обычны песчаные пляжи, часто заиленные в большей или меньшей степени.

## **2. Климат**

Белое море относится к типичным средиземным морям. Оно глубоко вдается в материк и со всех сторон окружено сушей. Вследствие этого его климат имеет, скорее, континентальный, чем морской характер. Воздушные массы, поступающие со стороны Атлантического океана, преобладают в течение года. Они вызывают значительную облачность, высокую влажность воздуха, достаточное количество осадков и неустойчивые погодные условия. Летом весьма обычны дожди, а зимой часты дни с ясным небом и низкими температурами воздуха. В разных частях моря среднее за год количество пасмурных дней варьирует от 72 до 165 (Филатов, 2004).

---

\* Указанные в Лоции 1913 г. (цит. по: Дерюгин, 1928, с.3) глубины в 483 м, якобы находящиеся на расстоянии в 13.5 морских миль от устья р. Гридина, впоследствии не были обнаружены.

Уровень солнечной радиации, достигающей поверхности моря, также значительно изменяется в течение года. В среднем за год в водоем поступает около 25 ккал/см<sup>2</sup> (Федоров, Бобров, 1977; Бобров и др., 1995).

Зимой температура воздуха может опускаться до -30°C – -40°C, но обычно удерживается на уровне -10°C. Летом температура воздуха, как правило, не превышает 15°C – 20°C, но может подниматься до 30° С и выше. Весной и осенью средняя температура воздуха удерживается на уровне от -1°C до -3°C (Океанографические условия..., 1991).

Сведения о долговременных изменениях климата в рассматриваемом регионе весьма ограничены. На Белом море в наши дни сохранилось лишь 28 метеостанций с периодом наблюдений более 50 лет. Прежде их было значительно больше, но за последние 20 лет число таких наблюдательных пунктов резко сократилось. Максимальным по длительности рядом измерений температуры располагает гидрометеорологическая служба г. Архангельска, осуществляющая наблюдения, начиная с 1814 г. Эти данные дали возможность проанализировать изменения температуры воздуха почти за 200 лет. В других местах ряды наблюдений более короткие (табл. 2).

Сопоставление динамики среднегодовых температур воздуха в городах Архангельск и Кемь показывает их хорошее совпадение. Коэффициенты корреляции между средними за год температурами воздуха в дер. Гридино и г. Кемь составляли 0.98, а между температурой в г. Кемь и г. Кандалакша – 0.92 (Романенко, Шиловцева, 2006).

Также хорошо совпадают межгодовые аномалии среднегодовых температур на всех станциях. Это свидетельствует о том, что межгодовая изменчивость температуры определяется главным образом процессами общей атмосферной циркуляции, характерной для всего района Белого моря. Следовательно, *«...анализируя температуры в Архангельске, мы получаем представления о тенденции климата во всем регионе»* (Романенко, Шиловцева, 2006, с. 186).

Изменения среднегодовой температуры воздуха в г. Архангельске за период наблюдений были весьма значительны. Приблизительно до 1825 г. температура росла. За-

тем до 1880 г. наблюдалось падение температуры с линейным трендом порядка  $-1.3^{\circ}\text{C}/100$  лет. Вслед за этим примерно до середины 40-х годов XX столетия наблюдался рост температуры (линейный тренд составил  $2.5^{\circ}\text{C}/100$  лет). Следующие 35 лет сопровождалось новым снижением температуры с трендом  $-3.6^{\circ}\text{C}$  за 100 лет. С начала 80-х годов XX века по 2004 г. вновь наблюдался рост температуры с линейным трендом около  $2.8^{\circ}\text{C}/100$  лет.

Таблица 2

**Оценки линейного тренда температуры воздуха и их значимость** (по: Романенко, Шиловцева, 2006)

Станция	Время наблюдений, годы	Линейный тренд температуры, $^{\circ}\text{C}/100$ лет				
		средн. за год	зима	весна	лето	осень
Архангельск	1814–2004	+ 0.5	+ 0.7	+ 0.8	+ 0.1	- 0.01
Кемь	1866–2004	+ 0.6	+ 1.1	+ 1.2	+ 0.8	+ 0.7
Кандалакша	1913–2004	- 0.5	- 1.0	+ 0.3	- 0.2	- 0.7
Ковда	1913–2004	- 0.1	- 0.5	+ 1.2	+ 0.9	- 0.5
Гридино	1918–2004	+ 0.1	- 0.4	+ 0.6	+ 0.7	- 0.1
Умба	1933–2004	- 0.2	- 0.8	+ 1.2	- 0.1	- 0.1

Уровень значимости линейного тренда,  $P^*$

Архангельск	1814–2004	0.966	0.99	0.998	0.36	0.04
Кемь	1866–2004	0.99	0.99	0.999	0.999	0.98
Кандалакша	1913–2004	0.77	0.79	0.42	0.49	0.77
Ковда	1913–2004	0.25	0.45	0.96	0.95	0.63
Гридино	1918–2004	0.19	0.36	0.62	0.87	0.15
Умба	1933–2004	0.18	0.46	0.84	0.15	0.10

\* Тренд считался достоверным при  $P \geq 0.95$

Анализируя эти материалы, можно сделать, по крайней мере, два основных вывода. Во-первых, отслеженные изменения температуры носили циклический характер с периодичностью порядка 100 лет (рис. 3). Более точно указать продолжительность одного цикла по имеющимся данным невозможно, для этого нужен более длительный ряд наблюдений. Во-вторых: в целом за последние 190 лет температура воздуха в г. Архангельске повышалась со скоростью около  $0.5^{\circ}\text{C}$  за 100 лет, увеличившись за весь период почти на  $1^{\circ}\text{C}$ .

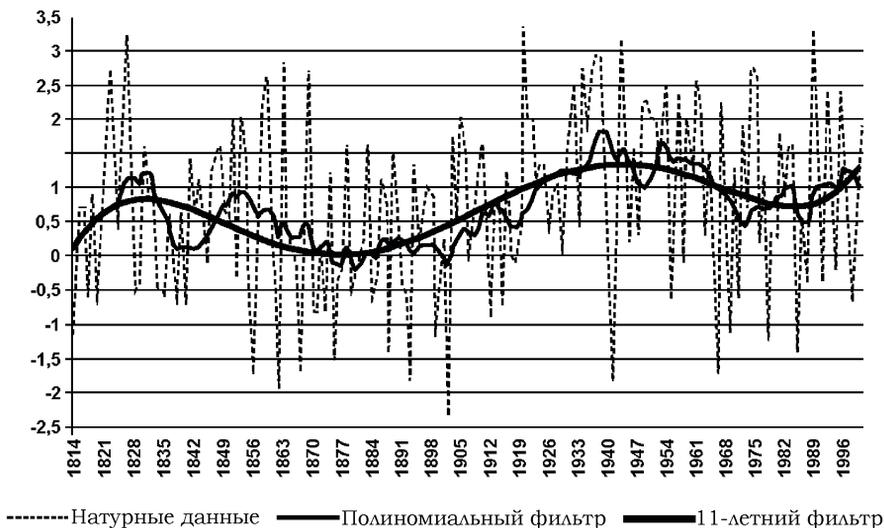


Рис. 3. Многолетняя динамика среднегодовой температуры приземного слоя воздуха по результатам наблюдений в г. Архангельске за период с 1814 по 2000 гг. с 11-летней фильтрацией и полиномиальным трендом 6-й степени (с изменениями по: Филатов, 2004).  
По оси ординат – температура, °С.

В недавно опубликованной монографии Л.Б. Кляшторина и А.А. Любушкина (2005) на множестве примеров не только показано наличие изменений климата подобной периодичности, но и убедительно доказана их роль в изменениях рыбопродуктивности различных частей Мирового океана. Аналогичное влияние долговременных циклических изменений климата на многолетнюю динамику обилия зоопланктона было выявлено и в Белом море (Кляшторин и др., 1997), однако этих данных пока явно недостаточно, чтобы в целом решить вопрос о том, как климатические изменения и общее потепление климата за последнее время влияют на продуктивность Белого моря и его промысловый потенциал.

На фоне долговременных колебаний температуры воздуха прослеживаются и более кратковременные циклы. Так, анализ спектра колебаний температуры воздуха, представленных выше (см. рис. 3), позволил выявить преобладание изменений с периодами порядка 4–5 и 11–13 лет (Филатов, 2004).

Циклические изменения различных климатических характеристик (температуры воздуха, мощности ледового покрова и длительности оледенения), имеющие сходные временные параметры, отмечались и ранее (Дементьев, Зубакин, 1985; Лукин, Снеговская, 1985). Из них наиболее выражены 5–6-летние колебания, отражающиеся на развитии биоты Белого моря (Кузнецов, 1960; Прыгункова, 1974, 1987 и др.).

### **3. Гидрологический режим**

#### **Температура**

Основная гидрологическая особенность Белого моря заключается в том, что его воды на поверхности хорошо прогреваются летом, а на глубине более 60–70 м они охлаждены круглый год до отрицательных температур. Концепция двухслойной структуры моря была сформулирована Н.М. Книповичем около 100 лет назад на основании результатов изучения гидрологических особенностей этого водоема (Книпович, 1891, 1894, 1906). Впоследствии она была подтверждена и развита рядом исследователей, среди которых в первую очередь следует назвать К.М. Дерюгина (1928) и В.В. Тимонова (1925, 1929, 1947, 1950). В настоящее время ее придерживается большая часть исследователей Белого моря (Кузнецов, 1960; Бабков, Голиков, 1984; Бабков, 1998; Белое море, 1995; Наумов, 2006 и др.)\*. Согласно этой точке зрения Белое море в целом можно схематически представить как двухслойный водоем: сверху – бо-реальная зона, а внизу – арктическая. Исключение составляют лишь районы с повышенной гидродинамикой, которм свойственна вертикальная гомотермия.

Среднемноголетняя температура воды для всей толщи моря изменяется от  $-1.2^{\circ}\text{C}$  зимой до  $4.2^{\circ}\text{C}$  летом (Филатов и др., 2006). Среднегодовые температуры поверхностных вод в различных частях Белого моря равны  $3-4^{\circ}\text{C}$  при вариациях от  $2.8^{\circ}\text{C}$  (в районе о. Жижгин) до  $5.2^{\circ}\text{C}$  (у о. Мудьюг).

---

\* Некоторые авторы (Пантюлин, 1974; Беклемишев и др., 1975, 1980 а,б) выделяют в Белом море не две, а три водные массы.

Летний прогрев вызывает повышение температуры воды, которая на поверхности прогревается в тех же местах от 15.7 до 24.5°C. В губе Чупа Кандалакшского залива была зарегистрирована температура воды на поверхности, равная 26°C (Бабков, 1982). В среднем по морю в летний период температура воды на поверхности поднимается до 18–19°C. В Более северных частях моря (в Воронке) она обычно не превышает 6–8°C. Зимой поверхностные воды охлаждаются до -1.6°C – -2.0°C (табл. 3).

Таблица 3

**Температурные характеристики поверхностного слоя воды по среднесуточным данным за 1977–1999 гг.**

(с сокращениями по: Филатов, 2004)

Станция	Температура воды, °С		
	минимальная	максимальная	средняя
Соловки	- 1.95	18.28	3.73
Гридино	- 2.00	17.90	3.32
Жужмуй	- 1.90	16.40	3.34
Инцы	- 1.60	16.55	3.08
Кандалакша	- 1.78	18.68	3.87
Чаваньга	- 1.95	19.10	3.53
Мудьюг	- 1.70	24.50	5.24
Жижгин	- 2.00	15.70	2.84
Унский маяк	- 1.90	21.60	4.19

В районах с интенсивной турбулентностью (Горло и Онежский залив) между температурой воды на глубине и на поверхности обычно нет большой разницы. В Бассейне и заливах моря, где воды стратифицированы вертикально по температуре, летний прогрев под действием ветрового перемешивания проникает обычно на глубину, не превышающую 15–20 м. Ниже температура воды резко падает и на глубинах более 60 м имеет отрицательные значения. Самые низкие температуры придонных слоев воды (около -1.7°C) регистрируются в глубоководных впадинах (Белое море..., 1995).

Примерно полгода Белое море покрыто льдом, хотя в его центральной части сплошной ледяной покров чаще всего отсутствует. Средняя за многие годы толщина ледяного покрова варьирует в разных районах от 45 до 80 см (Фила-

тов и др., 2006). Лед вскрывается обычно в середине мая, а образуется в конце ноября–декабре (Бабков, Голиков, 1984). Весеннее прогревание начинается в апреле–мае и охватывает верхние слои воды еще подо льдом. Максимальный прогрев водной толщи приходится на июль. Распространение «волн тепла» на глубину запаздывает по времени. Начиная с августа, прослеживается обратный процесс: на поверхности вода медленно охлаждается, что приводит к постепенному выравниванию температуры по глубине. К середине зимы распределение температуры очень близко к гомотермии.

Что касается многолетней динамики температуры воды, то соответствующих данных немного. Результаты 50-летнего мониторинга в устьевой части губы Чупа (Кандалакшский залив) свидетельствуют о том, что с 1957 г. по середину 90-х годов прошлого столетия достоверных изменений среднегодовой температуры воды не произошло, несмотря на ее существенные межгодовые колебания (Berger et al., 2003). Вслед за этим было зарегистрировано небольшое повышение температуры воды (рис. 4), однако делать на основании этого вывод об устойчивом и длительном росте температуры воды в Белом море преждевременно: имеющийся ряд наблюдений слишком короток для подобного заключения.

Заметные изменения климатических и гидрологических характеристик (в том числе – температуры поверхностных вод) зарегистрированы в последние годы по данным сети различных гидрометеостанций и постов: Кестенга, Энгозеро, Лоухи, Архангельск, Онега, Кемь-порт, Зашеек, Колежма, Гридино, Нюхча, Шуерецкая и Муозерка (Смирнова и др., 2001; Филатов, 2004). Наиболее низкие температуры воды по всем этим станциям наблюдались в конце 70-х, середине 80-х и начале 90-х годов прошлого века, а высокие – в 1989 г. В результате анализа выделены составляющие с временным масштабом порядка 4–5 лет. Близкие по длительности периода циклические изменения выявляются также и во временных рядах температуры воды в морях северной Атлантики. Общее увеличение температуры воды в течение 90-х годов согласуется с тенденциями ее изменений как в океане, так и в Баренцевом море (Смирнов и др. 1998; Филатов, 2004). При этом изменения температуры

воды в Баренцевом море хорошо совпадают с изменениями температуры воды на северных беломорских гидрометеостанциях (Чаваньга и Кандалакша) при сдвиге фаз на один год (Филатов, 2004).

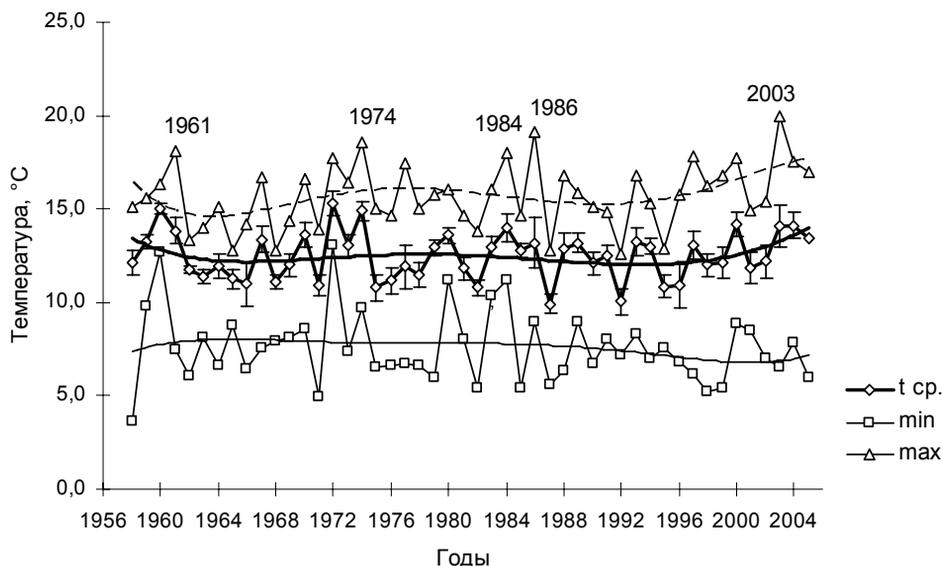


Рис. 4. Динамика летних поверхностных температур воды на станции Д-І (по: Примаков, 2004а)

## Соленость

Беломорские воды сильно опреснены из-за стока многочисленных рек. На большей части акватории моря соленость воды на поверхности не превышает 24–26‰, а на больших глубинах она повышается до 29.5–30‰. Еще больший градиент обнаруживается в горизонтальной плоскости: соленость поверхностных вод увеличивается от кутовых частей заливов (13–17‰) в направлении границы с Баренцевым морем (32‰).

Сезонные изменения солености также весьма значительны. В период таяний льда и снега вода на поверхности (до глубины 1–2 м) может быть почти пресной (Луканин, Бабков, 1985). После схода льда слои воды быстро перемешиваются под действием волн, что приводит к частичному опреснению воды на большей глубине. Ближе к осени соленость начинает постепенно повышаться и достигает максимума в зимний период.

Данные, собранные в устьевой части губы Чупа (рис. 5), свидетельствуют о том, что в течение всего почти 50-летнего периода наблюдений среднегодовая соленость воды оставалась примерно на одном уровне при наличии весьма значительных межгодовых изменений. Некоторое (весьма небольшое) повышение солености воды наблюдалось лишь в конце 60-х – начале 70-х годов прошлого столетия, а затем она вновь понизилась до прежнего уровня (примерно 25.5‰).

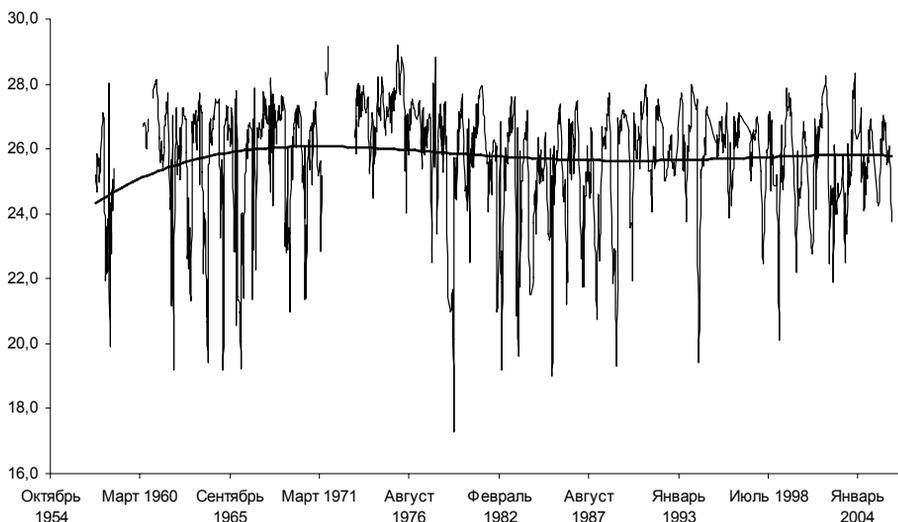


Рис. 5. Многолетняя динамика среднегодовой солености воды на станции Д-1 в устьевой части губы Чупа (Рисунок И.М. Примакова. Оригинал).  
По вертикали – соленость воды, ‰.

## Водный обмен и гидродинамика

Скорость постоянного течения, движущегося против часовой стрелки, невелика: она не превышает 10–15 см/с. Гораздо более значимы приливно-отливные течения, имеющие полусуточный цикл. Их скорости значительно выше: до 2.6 м/с в Горле и до 1.0 м/с – в Онежском заливе. Приливная волна входит из Баренцева моря в Воронку и Горло, вызывая в этих местах весьма значительный подъем воды, достигающий максимума (до 9 м) в вершине Мезенского залива. В Бассейне и заливах высота приливов уменьшается и в основном не превышает 2–2.5 м (Бабков, 1998).

Важная особенность гидрологического режима Белого моря – обильный сток множества рек (Варзуга, Выг, Кемь, Кереть, Колвица, Кулой, Мезень, Нива, Онега, Поной, Северная Двина, Умба и др.), в котором на долю Северной Двины приходится около 65%. Примерно 50% речных вод поступает в море в весенний паводковый период (май–июнь). Суммарный береговой сток составляет в среднем за год около 230–240 км<sup>3</sup>. В маловодные годы он сокращается до 138 км<sup>3</sup>/год, а в многоводные возрастает до 294–360 км<sup>3</sup>/год (Бабков, Голиков, 1984; Филатов и др., 2006).

Анализ долговременной динамики поступления пресных вод в Белое море (Иванов, 1998; Филатов и др., 2006) показывает, что за период с 1882 по 1988 гг. пресноводный сток уменьшился на 29 км<sup>3</sup> (рис. 6). Величина выявленного тренда не выходила, однако, за пределы среднеквадратического отклонения (40.2 км<sup>3</sup>) от нормы (Филатов и др., 2006).

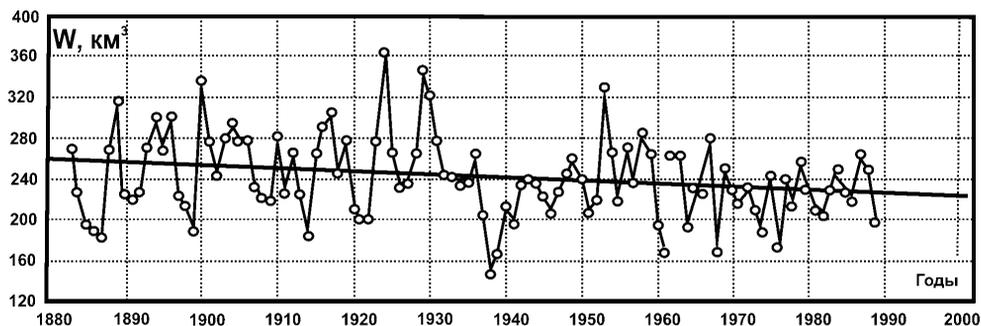


Рис. 6. Хронологический ряд и линейный тренд суммарного стока речных вод в Белое море за период с 1882 по 1988 гг. (по: Филатов и др., 2006)

Годовой слой сточных речных вод при равномерном распределении по поверхности моря составляет около 2.5 м, а слой осадков – около 37 см. Испарение и осадки практически компенсируют друг друга (Белое море..., 1995).

Важную роль в водном балансе моря играет водообмен с Баренцевым морем через Горло, в котором развивается весьма сложная система течений (Наумов, Федяков, 1991). Водообмен между морями и интенсивность течений претерпевают существенные сезонные изменения.

В период летнего прогрева в Белом море существуют две системы циркуляции вод: обособленный циклонический круговорот, захватывающий Бассейн и три внутренних залива, и система течений в Воронке. Между ними находится область относительно малоподвижных вод центральной части Горла. Эта «пробка» препятствует обмену организмами между морями (Виркетис, 1928; Дерюгин, 1928).

Осенью по мере охлаждения воды, уменьшения стока рек и усиления ветровой циркуляции начинается и постепенно нарастает проникновение вод Баренцева моря в Бассейн. В зимнее время, когда береговой сток становится минимальным, а поверхностные воды Белого моря остывают до температуры, близкой к точке замерзания, баренцевоморские воды, благодаря своей высокой плотности, стекают на глубину, заполняя котловину Бассейна. В остальные сезоны большая часть баренцевоморских вод не проникает в Горло, а возвращается обратно, смешиваясь с водами стокового течения.

Важную роль в гидрологическом режиме Белого моря, кроме водообмена, играет и теплообмен с атмосферой и Баренцевым морем. Годовой адвективный приток тепла в Белое море составляет около  $47 \cdot 10^{18}$  дж (Елисов, Балыкова, 1995). В холодный период тепло поступает из соседнего Баренцева моря, но большая его часть теряется на теплообмен с атмосферой в свободных ото льда северных частях моря (в Воронке и Мезенском заливе). В теплое время года воды Белого моря прогреваются сильнее баренцевоморских. Избыток тепла выносится в Баренцево море со стоковым течением. При этом наибольшая потеря тепла приходится на Бассейн, Онежский залив и Воронку.

В целом, как уже отмечалось, для Белого моря характерен значительный летний прогрев поверхностной водной массы. Зимой ледяной покров препятствует ее сильному охлаждению. Эта особенность гидрологического режима наиболее значима для животных и растений, обитающих в верхних участках бентали и пелагиали (Кузнецов, 1960).

## 4. Гидрохимическая характеристика

### Кислород и биогенные элементы

Воды Белого моря хорошо аэрированы и богаты кислородом, содержание которого варьирует обычно от 6 до 9 мг/л. Лишь в сильно изолированных и плохо промываемых губах может наблюдаться пониженное содержание кислорода в воде и даже наличие сероводорода в грунте. Максимально аэрированы воды Онежского залива и Горла, для которых характерна повышенная гидродинамика (Белое море..., 1995).

Поверхностные воды моря наиболее насыщены кислородом весной и в начале лета. Позже его количество падает из-за снижения фотосинтетической активности фитопланктона и усиления окислительных процессов. К октябрю охлаждение воды сопровождается ростом концентрации кислорода (Несветова, 1988).

Характер вертикального распределения кислорода свидетельствует о том, что зона активного фотосинтеза в Белом море ограничена поверхностным слоем толщиной 10–15 м (Федоров и др., 1995). В местах пониженной и повышенной прозрачности воды слой фотосинтеза может быть соответственно более или менее мощным. В открытых частях моря, особенно весной, он простирается до глубин 25–30 м. В местах пониженного содержания кислорода, приуроченных обычно к предустьевым пространствам с пониженной прозрачностью воды, его толщина значительно меньше (Максимова, 1991).

Концентрация так называемых **биогенных элементов** (азота, фосфора и кремния), входящих в состав молекул различных минеральных соединений, является одним из факторов, определяющих уровень первичной продукции в водоеме.

Основу минеральных форм азотсодержащих соединений, потребляемых беломорскими растениями (фитопланктоном и фитобентосом), составляют нитраты. Их средняя концентрация в беломорской воде близка к 60 мг/м<sup>3</sup>. Весной в период массового развития планктонных водорослей содержание нитратов в слое воды, соответствующем по толщине фотической зоне, снижается практически до нуля. К осени концентрация нитратов

вновь повышается как за счет регенерационных процессов, так и в результате поступления из более глубоких слоев воды. Продолжительность регенерации нитратов в Белом море составляет около 3 месяцев (Максимова, 1982; Агатова и др., 1994).

На долю нитритного и аммонийного азота приходится в общей сложности не более 20% от всего минерального азота. Их суммарное содержание в воде в фотическом слое варьирует в зависимости от сезона и района от 5–6 до 20–23 мг/м<sup>3</sup>.

Основу минеральных форм фосфорсодержащих соединений в водах Белого моря составляют фосфаты, средняя концентрация которых равна приблизительно 15–20 мг/м<sup>3</sup>, хотя в отдельных случаях может достигать гораздо больших величин (Чудинова, 1995). Летом после вспышки фитопланктона содержание фосфатов в морской воде снижается в несколько раз, а затем начинает вновь увеличиваться. Регенерация фосфатов происходит за 1.5–2 месяца, т.е. примерно вдвое быстрее, чем в случае с нитратами (Максимова, 1982; Агатова и др., 1994).

Концентрация кремния в воде у дна приблизительно одинакова по всей акватории и составляет около 450 мг/м<sup>3</sup>. В поверхностных слоях воды в разных районах моря его среднегодовое содержание варьирует от 300 до 2000 мг/м<sup>3</sup>. В период вспышки планктонных микроводорослей концентрация кремния уменьшается в несколько раз, не достигая при этом нулевых величин (Максимова, 1991, 2004).

Основным фактором, лимитирующим развитие фитопланктона в Белом море, является резкое снижение концентрации нитратного азота (Белая, Федоров, 1972; Максимова, 1977, 1991; Федоров и др., 1995; Ильяш и др., 2003), однако в отдельных ситуациях эту роль могут играть и фосфаты, несмотря на их более быструю регенерацию (Несветова, 1988; Аржанова и др., 1994; Сапожников, 1994).

## **Органические вещества**

Органические вещества (ОВ), содержащиеся в воде, крайне важны для жизнедеятельности гидробионтов. Они играют значимую роль не только в процессах питания водных организмов, но и в их коммуникации (Хайлов, 1971;

Кулаковский, 2000 и др.). Кроме того, по их концентрации можно судить об интенсивности и соотношении продукционно-деструкционных процессов в водоеме. Концентрация и состав *ОВ* зависят также и от их поступления и выноса при водообмене. В связи с тем, каков источник происхождения органики, принято выделять **автохтонный** (местный) и **аллохтонный** (приносной) компоненты. Они обычно различаются по составу.

*ОВ*, содержащиеся в морской воде, представляют собой сложную смесь соединений, состоящую не только из продуктов жизнедеятельности гидробионтов, но и из преобразованных нефтяных и других соединений. Последние чаще поступают в водоем из антропогенных источников, а также при эрозии донных осадков.

Химический состав органических веществ, обнаруживаемых в воде, весьма разнообразен. Основная доля приходится на углеводы, аминокислоты и липиды. В зонах воздействия стока речных вод возрастает количество взвешенной органики и повышается содержание гуминовых кислот и фульвокислот.

Исходя из размеров, все органические вещества разделяют условно на две группы: взвешенные (*ВОВ*) – более 0.5 мкм и растворенные (*РОВ*) – менее 0.5 мкм. Их соотношение в морской воде, равное обычно 1:10, может существенно изменяться как в одну, так и в другую сторону (Виноградов, 1967). Оба эти компонента органики не только по-разному представлены в море, но и имеют разное значение для обитающих в нем организмов.

Длительное время считалось, что органические вещества, содержащиеся в воде, являются лишь объектом бактериальной переработки, в результате которой происходит пополнение запаса биогенных элементов, а прямого вклада в баланс энергии в водных экосистемах они не дают. В течение нескольких последних десятилетий показано, что такой подход не соответствует действительности. Оказалось, что *РОВ* поглощают и утилизируют не только микроорганизмы, служащие, в свою очередь, источником пищи для микрозоопланктона и некоторых других организмов. Из пула растворенных органических веществ напрямую черпают энергию погонофоры, кишечнополостные, полихеты, моллюски, иглокожие и многие другие морские беспозво-

ночные. Особенно важен этот источник пищи для сидячих (седентарных) животных и представителей интерстициальной фауны. Многие микроводоросли также могут переходить с автотрофного на гетеротрофный тип питания, сорбируя *РОВ* (подробнее этот вопрос будет обсужден ниже, в главе о планктоне).

Новое видение морскими биологами места *РОВ* в балансе вещества и энергии в водоемах четко сформулировал В.Д.Федоров (1987), сделавший вывод о том, что органика «...играет роль резервуара субстратов и источников энергии, доступных всем осмотрофным организмам».

Полностью разделяя эту точку зрения на место растворенной органики в балансе вещества и энергии в водных экосистемах, не могу не отметить, однако, что термин «**осмотрофные организмы**» нельзя использовать для обозначения рассматриваемого явления, хотя это делается многими исследователями (см., например, Pandian, 1975), и ситуацию, по-видимому, уже не исправить.

Почему я на этом настаиваю?

Дело в том, что об осмотическом питании можно говорить лишь в том случае, когда имеет место пассивный перенос через клеточную мембрану по градиенту концентрации. В рассматриваемом случае растворенные органические вещества перемещаются внутрь организма против огромного концентрационного градиента, что возможно лишь путем активного мембранного транспорта либо с помощью пиноцитоза (т.е. транспорта веществ в мембранной упаковке). Кроме того, в случае осмоса перемещается растворитель, т.е. вода, а не растворенные в ней вещества, которые должны задерживаться клеточной мембраной.

Большинство морских организмов – осмоконформеры. Осмотическое давление их внутренней среды равно таковому во внешней среде (морской воде). У этих животных нет эндосмоса воды, и, следовательно, говорить об их «осмотическом питании» нельзя.

В связи с обсуждением роли растворенной органики в водоемах будет нелишним вспомнить о старом споре между А. Пюттером и А. Крогом по поводу «осмотического питания» и его роли в энергетике организмов. Затронутая ими проблема широко обсуждалась и вошла во многие руководства и учебники (см., например, Зернов, 1934).

А. Пюттер (Putter, 1909) был первым исследователем, почти 100 лет назад утверждавшим, что *РОВ* могут абсорбироваться поверхностью тела водных организмов и служить для них источником энергии. А. Крог (Krogh, 1931) подверг эту идею жесткой критике, в основном из-за методических ошибок А. Пюттера. Известность и авторитет А. Крога сыграли негативную роль в развитии дальнейших исследований этого направления. В результате идея поступления растворенной органики в организм гидробионтов не через пищеварительную систему, а через поверхность тела, верная по своей сути, была надолго похоронена.

Однако время показало, что А. Пюттер был прав. Основную роль в реанимации его представлений сыграли результаты многочисленных исследований, начавшихся в 60–70-х годах прошлого столетия. Среди них на первом месте стоят работы Г. Стефенса с соавторами (Stephens, Schinske, 1961; Stephens, Vircar, 1966; Stephens, 1968, 1975 и др.). Объектами этих исследований были представители 35 родов различных морских беспозвоночных: кишечнополостных, губок, моллюсков, ракообразных, полихет и иглокожих. Не детализируя полученные данные, выделим (Pandian, 1975) основные результаты работ этого направления:

1. Поступление *РОВ* в организм морских беспозвоночных происходит через поверхность тела и ряда органов, например ктенидиев моллюсков. Поступление растворенной органики через желудочно-кишечный тракт сравнительно невелико. У различных ракообразных интенсивность поглощения растворенных веществ поверхностью тела и жабрами значительно ниже таковой у остальных исследованных беспозвоночных животных.
2. Основу абсорбции свободных аминокислот, полисахаридов и других растворенных органических веществ составляет их активный транспорт, который представляет собой энергетически зависимый процесс, блокируемый 2,4-динитрофенолом. Транспорт *РОВ* осуществляется против градиента концентраций, разница которых во внутренней и наружной средах достигает нескольких порядков. На него расходуется от 3 до 15% энергии, получаемой морскими беспозвоночными от утилизации абсорбированных органических соединений.

3. Сорбированные органические вещества используются на синтетические процессы и покрытие энергетических трат организма. На примере некоторых актиний (*Fungia scutaria* и *Anemonia sulcata*) показано, что поглощение глюкозы из внешней среды покрывало расходы энергии на стандартный обмен, а сорбция глицина давала около 40% от общей метаболической энергии организма. В первом приближении рассчитано, что гетеротрофная утилизация *РОВ* обеспечивает морским беспозвоночным количество энергии, эквивалентное 50% того, что продуцируется фитопланктоном.
4. Снижение солености внешней среды приводит к угнетению абсорции *РОВ*.

На этом последнем пункте стоит остановиться и обсудить его подробнее. Сам по себе феномен угнетения абсорбции растворенной органики различными морскими организмами при снижении солености среды был зарегистрирован многими исследователями (Stephens, Vircar, 1966; Shick, 1973; Anderson, 1975 и др.). Получены такие данные и в экспериментах на беломорских моллюсках *Mytilus edulis* (Хлебович и др., 1982).

Механизмы активного транспорта растворенных органических веществ были наиболее детально исследованы на примере поступления свободных аминокислот в клетки морских моллюсков *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria*, *Modiolus demissus* и *Mytilus californianus*. Показано, что абсорбция аминокислот клетками жабр этих беспозвоночных подавляется по мере снижения как солености морской воды, так и содержания ионов натрия во внешней среде (рис. 7).

Кроме того, поступлению *РОВ* из воды в клетки противостоит их отток обратно во внешнюю среду, который в норме значительно меньше абсорбции органических веществ (Ferguson, 1971). По мере снижения солености (осмотического давления) выход свободных аминокислот из клеток моллюсков резко усиливается. Показано (Pierce, Greenberg, 1973; Bartberger, Pierce, 1976 и др.), что регуляция выхода аминокислот из клеток моллюсков осуществляется

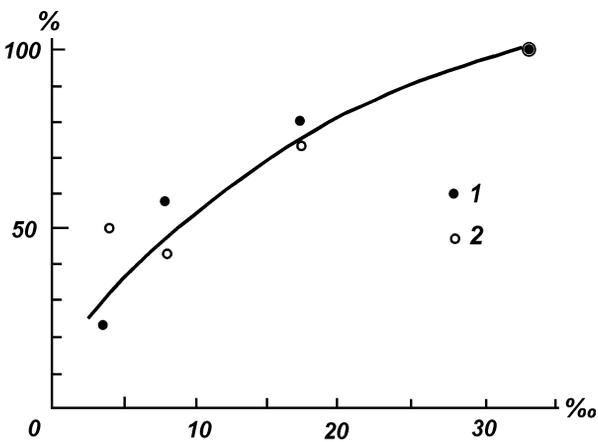


Рис. 7. Влияние солености на абсорбцию L-аланина (1) и α-аминоизобутировой кислоты (2) жабрами *Mya arenaria* (по: Stewart, Vamfort, 1976). По оси ординат – поглощение аминокислот, % от контроля; по оси абсцисс – соленость, ‰

специфическими мембранными сайтами, находящимися в двух конформационных состояниях: открытом и закрытом. При снижении солености возрастает доля открытых сайтов, что приводит к усиленной потере аминокислот. Таким образом, при низкой солености исследованные организмы, во-первых, не могут абсорбировать растворенные органические соединения с достаточно большой скоростью и, во-вторых, усиленно теряют их из-за соответствующих изменений проницаемости клеточных мембран.

Отсюда следует также вывод о том, что абсорбция *РОВ* как источник вещества и энергии оказывается невозможной в пресных водах. Этим обстоятельством, в частности, можно объяснить и тот факт, что поступление растворенных органических веществ через покровы тела гидробионтов не учитывается гидробиологами при анализе процессов обмена вещества и энергии, происходящих в пресноводных экосистемах.

Взвешенные частицы делятся на две составляющие: неорганические и органические вещества (Хорн, 1972). Состав органической компоненты весьма сложен. Анализировать его также сложно, поскольку нет ясности, а что, собственно, считать взвешенной органикой. Теоретически сюда попадают не только кусочки водорослей или иных отмирающих и разрушающихся организмов, но и фекалии и псевдофекалии различных беспозвоночных, образующие вместе детрит, а также и многие другие компоненты взвеси, прежде всего мельчайшие планктонные организмы. Вместе с детритом они образуют сестон, состав которого, строго говоря, не определен. Трудно ответить на вопрос о

том, где та минимальная размерная граница, выше которой организмы не считаются частью сестона. Так или иначе, принято считать (Rilley et al., 1964), что на долю живых планктонных организмов приходится около 10%, а остальная часть взвеси состоит в основном из детрита, значительную долю которого составляют коллоидные органические материалы. Взвешенная органика является существенным компонентом питания различных морских беспозвоночных, как ведущих сидячий образ жизни, так и подвижных. В процессе питания различные сестонофаги тем или иным способом улавливают взвешенные в воде либо недавно осевшие на дно частицы органики, а затем перемещают их к специальным органам, где пища отделяется от воды, концентрируется и поступает в пищеварительную систему (Pandian, 1975).

Пути поступления органических веществ в водоем, как отмечалось выше, различны. В процессе жизнедеятельности различных водорослей и животных в воду выделяется огромное количество разнообразных метаболитов, создающих пул автохтонных *ОВ*.

К.М. Хайлов (1964а,б) высказал предположение о том, что основное количество растворенного в прибрежной морской воде органического вещества образуется за счет прижизненного экскретирования макрофитами. Эту точку зрения, по крайней мере, частично подтверждают данные о том, что *Laminaria digitata* и *Fucus vesiculosus* выделяют в морскую воду 30–35% от количества синтезированных в процессе фотосинтеза органических веществ (Sieburth, 1969). Конечно, эти факты нельзя считать доказательством того, что макрофиты выделяют большую часть растворенной органики, содержащейся в морской воде, но то, что они участвуют в этом процессе и при том достаточно значимо, можно считать установленным.

Десятью годами позже аналогичные факты были получены в экспериментах на большом числе тихоокеанских видов сублиторальных и литоральных макрофитов (Пешеходько, Титянов, 1979). Исследовалось выделение растворенной органики такими водорослями, как *Ulva fenestrata* и *Codium fragile* (Chlorophyta), *Rhodymenia stenogona*, *Rhodomela larix*, *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Grateloupia turuturu* (Rhodophyta), *Punctaria plantaginea*, *Laminaria japonica* и

*Sargassum pallidum* (Phaeophyta). Было показано, что изученные водоросли выделяют во внешнюю среду от 2 до 20% от количества углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза. При этом оказалось, что на свету экскреция органических соединений происходит в 2.5–3 раза интенсивнее, чем в темноте.

Сходной экскреторной активностью обладают также планктонные морские одноклеточные водоросли. В процессе роста они выделяют во внешнюю среду от 3 до 25% ассимилированного углерода (Hellebust, 1965; Samnel et al., 1969).

Этот источник поступления органики за счет жизнедеятельности водорослей Белого моря не исследован, но очевидно, что описанное явление универсально. Вопрос может заключаться лишь в том, больше или меньше метаболитов выделяют беломорские макрофиты по сравнению с теми же видами из Баренцева моря и других морей Мирового океана, в отношении которых такие данные получены (Хайлов, 1964 а,б; Sieburth, 1969).

В противоположность водорослям беломорские беспозвоночные, пусть недостаточно, но были исследованы с этой точки зрения. Рассмотрим в качестве примера результаты работ, выполненных Э.Е. Кулаковским, В.Н. Галкиной, Ю.И. Ляхиным и другими исследователями для того, чтобы выяснить, как поселения беломорских мидий воздействуют на окружающую среду. При этом они собирали материалы в местах как естественных, так и искусственных поселений этих двустворчатых моллюсков, культивируемых в Кандалакшском заливе (Кулаковский, 2000).

Полученные данные (табл. 4) показывают, что мидии выделяют во внешнюю среду количество растворенных органических веществ, пропорциональное скорости метаболизма, о которой судили по потреблению кислорода. При этом скорость выделения *РОВ*, отнесенная к весу моллюсков, была максимальной у мелких мидий (возраст 1+) из искусственных поселений.

В результате жизнедеятельности моллюсков в таких поселениях концентрация растворенных органических веществ увеличивается в несколько раз по сравнению с таковой на участках акватории, где не было мидиевых плантаций (табл. 5).

**Сравнение показателей жизнедеятельности мидий из  
искусственных и естественных поселений**

(с сокращениями по: Кулаковский, 2000)

Показатель жизнедеятельности мидий	Естественные поселения мидий			Искусственные поселения мидий		
	возраст, годы					
	1	4	5	1	4	5
Средняя длина, мм	2.6	18.0	22.0	3.0	49.3	58.1
Потребление кислорода, мг · г <sup>-1</sup> · ч <sup>-1</sup>	1.4	0.98	2.8	2.8	1.26	0.84
Экскреция <i>POB*</i> , мг · г <sup>-1</sup> · ч <sup>-1</sup>	4.26	2.6	1.6	6.16	3.95	2.17
Экскреция <i>РУ**</i> , мг · г <sup>-1</sup> · ч <sup>-1</sup>	3.2	1.4	0.9	4.2	2.4	1.9

\**POB* – растворенные органические вещества,

\*\**РУ* – растворенные углеводы.

**Содержание растворенной органики в воде в разных  
участках губы Чупа**

(с сокращениями по: Кулаковский, 2000)

Место исследований (горизонт 0 – 5 м)	Содержание <i>POB</i> , ккал/м <sup>3</sup>	Содержание <i>РУ</i> , ккал/м <sup>3</sup>
Открытая часть губы Чупа	15.0	1.23
Мидиевая банка	50.0	12.3
Акватория мидиевого хозяйства	90.0	20.5

Пересчитанные (исходя из содержания углерода) в соответствующие величины калорийности эти данные дают возможность оценить энергетический вклад, который осуществляют мидиевые поселения, продуцируя *POB*. Естественно, что для того, чтобы судить, сколько растворенной органики поступает в воды всего моря и каков ее энергетический вклад, этих данных недостаточно, однако они позволяют хотя бы приблизительно представить масштаб рассматриваемого явления.

Кроме того, проведенные наблюдения показали, что в районе мидиевых плантаций как на Баренцевом, так и на Белом море значительно возрастает обилие фитопланктона, а его продукция увеличивается в несколько (до 7) раз (Го-

ловкин и др., 1979). Причиной этого служат различные органические соединения и биогенные элементы, выделяемые мидиями во внешнюю среду. Подсчитано, что за час в пересчете на 1г сухой массы мидий в воду выделяется в среднем до 222 мкг органического и 13.7 мкг аммиачного азота, 40 мкг органического и 27 мкг минерального фосфора. Авторы этой статьи считают, что зоны моря вблизи мидиевых поселений (как естественных, так и искусственных) могут рассматриваться *«...как триггерный механизм биогидрохимической системы прибрежья, способствующий возникновению новых всплесков развития фитопланктона в условиях низкого содержания биогенных элементов»* (Головкин и др., 1979, с. 76).

Мидиевые поселения производят также и большое количество взвешенной органики. Приведем некоторые конкретные данные. Специальными исследованиями, выполненными в Кандалакшском заливе в местах культивирования мидий (мыс Картеш, Сон-остров, Иванов-наволоок), показали (Кучаева и др., 1988), что взвесь состояла из фито-, зоопланктона и детрита. Фитопланктон был представлен диатомовыми водорослями. В зоопланктоне преобладали веслоногие рачки, личинки различных животных, а также простейшие. Детрит был представлен бесформенными органическими остатками и фекалиями мидий. Содержание белков в исследованной взвеси варьировало от 13 до 46% от сухой массы. Концентрации углеводов и жирорастворимых веществ составляли соответственно 2–30 и 6–28%.

Данные, полученные М.В. Ивановым (2006) в районе нескольких мидийных плантации, находящихся в Кандалакшском заливе, показали, что в среднем культивируемые моллюски выделяют около 60 кг сухих органических веществ с 1га плантации в сутки. За год такое хозяйство с максимальными биомассами мидий на субстратах создает нагрузку на окружающие экосистемы в 6–7 т сухих органических веществ. Следует при этом отметить, что хотя эти показатели достаточно велики, но они значительно меньше аналогичных данных, полученных в других морях. Об этом свидетельствуют результаты измерения скорости оседания взвешенных органических веществ, продуцируемых мидийными хозяйствами (табл. 6).

**Осадконакопление под плантациями по культивированию моллюсков** (с сокращениями по: Иванов, 2006)

Район культивирования	Осадконакопление, г сухого в-ва/ м <sup>2</sup> в сутки	Источник данных
Белое море	3	Иванов (2006)
Шведское побережье	7–8	Dahlback, Gunnarson (1981)
Черноморское побережье		Абаев (2001)
Тасмания	11–12	Crawford et al. (2003)
Средиземное море	30	Sorokin et al. (1999)

В составе *ВОВ*, производимых мидиями, как уже отмечалось выше, содержится большое количество фекалий и псевдофекалий. Эти продукты жизнедеятельности (не только мидий, но и других гидробионтов) служат не менее важным источником органических веществ.

Лучше всего эта составляющая баланса органических веществ в море исследована на примере планктонных ракообразных. Показано, что их фекальные pellets играют существенную роль в вертикальном переносе органического и неорганического вещества в водных экосистемах. Так, в некоторых районах Мирового океана до 92% органического углерода во взвешенном веществе приходится на pellets (Graf, 1989). Они формируют часть донного биогенного осадочного материала (Корнеева и др., 1992; Романкевич, Ветров, 2001). Pellets могут служить важным источником пищи для бентосных и бенто-пелагических животных, так как содержат значительное количество органических веществ, защищенных от размывания перитрофической мембраной (Atkinson, Wacasey, 1987; Urban-Rich, 1997; Mayzaud et al., 1998).

В Белом море в сестоне (размерная фракция от 1 до 76 мкм) с конца мая по середину сентября в среднем содержалось  $206 \pm 82$  мкг органического углерода в 1 л воды, а сухой вес сестона варьировал от 0.64 до 3.65 мг/л (Мартынова, 2004). В энергетическом выражении это количество сестона соответствует приблизительно 2 кал/л. Исходя из этих данных, можно подсчитать, что сестон всего моря в этот период содержал около  $1.1 \cdot 10^6$  т органического углерода, что эквивалентно  $1.1 \cdot 10^{13}$  ккал.

Та часть использованного в пищу сестоны, которая не утилизирована планктонными ракообразными и удалена из их организма в воду в виде фекальных пеллет, имеет весьма значительную биомассу. Данные о содержании пеллет в водной толще, а также скорости их оседания были получены с помощью седиментационных ловушек, которые устанавливались в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах (Мартынова, 2004). В разные сезоны безледного периода в Белом море сухой вес фекальных пеллет, образованных под единицей площади морской поверхности, колеблется от 283 мг/м<sup>2</sup> в сутки (май, глубоководные районы Кандалакшского залива) до 0.63 мг/м<sup>2</sup> в сутки (октябрь), постепенно уменьшаясь в течение этого времени. Максимум пеллетного потока приходится на конец мая–начало июня, когда крупные копеподы *Calanus glacialis* активно выедают фитопланктон в период его массового весеннего цветения. В течение всего поздневесеннего и летнего периода (июль–август) пеллетный поток во всех заливах примерно одинаков: сухой вес – 37.75 мг/м<sup>2</sup> в сутки. При этом большая часть пеллет не достигает дна и некоторое время, вплоть до своего полного разрушения, удерживается в слое скачка плотности (пикноклина). Из того количества пеллет, которые произведены планктонными копеподами в поверхностном 10-метровом слое, в неразрушенном виде дна достигает не более 1%.

Значительная часть органических веществ поступает в море с речным стоком. Это – так называемая **аллохтонная органика**. Основная часть аллохтонных органических веществ (порядка 60%) поступает в Белое море в период весеннего паводка, около 30% – в летне-осенний период, а оставшиеся 10% приходятся на зиму (Максимова, Владимирский, 1982). В целом за год в бассейн Белого моря поступает около 9.4 млн. т аллохтонных *ОВ*. С водами Баренцева моря приносится около 4 млн. т и примерно столько же выносится обратно. С речным стоком поступает около 5.4 млн. т (Максимова, 1991).

Воды Баренцева моря, поступающие, как отмечалось ранее, в основном в зимний период, опускаются на глубину и заполняют котловину моря, снабжая обитателей арктической водной массы органикой, биогенными элементами и кислородом. Поскольку обмен между морями сбалансиро-

ван, а поступление органики скомпенсировано оттоком, то ее общая концентрация в водах Белого моря меняется не очень значительно.

В эстуариях при смешивании речной и морской воды за счет деятельности так называемых **маргинальных фильтров** (Лисицин, 1994) из оборота выводится основное количество взвешенных форм различных веществ, в том числе и органических, поступающих в море с речным стоком. Лавинное осаждение речной взвеси в эстуариях рек происходит в три основных этапа.

### **1 этап**

Подпруживание устья морскими водами и снижение скорости речного потока приводит к механическому осаждению взвеси. Этот механизм начинает действовать уже в нижнем течении рек до их впадения в море. Здесь обычно осаждаются песчаные и крупноалевритовые фракции взвеси, образуя в дельте реки отмели и острова.

### **2 этап**

В осаждении оставшихся пелитовых и мелкоалевритовых фракций (в значительной степени – коллоидных) и растворенных органических веществ основную роль играет электролитическое воздействие морской воды. В пределах солености от 5 до 15‰ происходит перезарядка коллоидов, при которой частицы проходят изоэлектрическую точку и теряют заряд. Это приводит к флокуляции коллоидов – образованию хлопьев, получивших название «эстуарного снега». Его выпадение обусловлено не гравитационными, как на первом этапе, а коллоидными, физико-химическими законами. Именно в этой части маргинального фильтра, на этом этапе его деятельности выпадает значительная часть растворенной органики и железа.

Образующиеся хлопья содержат также частицы минеральных коллоидов – глинистых минералов, склеенные массой из новообразованных оксигидратов железа и органики. Эти флокулы сорбируют из воды биогенные элементы, тяжелые металлы и многие загрязняющие вещества. Главными сорбентами при этом служат глинистые минералы, органические вещества (гуминовые кислоты и фульвокислоты) и оксигидраты железа.

Флоккулы становятся объектом бактериальной переработки (Мицкевич, Намсараев, 1994) и источником пищи для зоопланктонных фильтраторов. В желудках планктонных копепод, пойманных осенью в эстуариях рек Оби и Енисея, содержался только «эстуарный снег» (Виноградов и др., 1994).

В зонах эстуарных фронтов, где при солености выше «критической» (Хлебович, 1971), т.е. между 5–8 и 15‰, происходит наиболее интенсивное осаждение органических веществ, скапливается также и множество детритофагов, как бентосных, так и планктонных (Виноградов и др., 2000).

### **3 этап**

После прохождения первых двух этапов содержание взвеси в воде резко снижается, а прозрачность повышается. Как следствие этого значительно увеличиваются обилие и фотосинтетическая активность фитопланктона, а затем и обилие зоопланктона (Ведерников и др., 1994). Эта часть маргинального фильтра – биологическая. В ней образуется новая «взвесь» из той части растворенной органики, которая преодолела предыдущую сорбционную часть фильтра. Зоопланктонные фильтраторы располагаются в основном в его внешней части и захватывают как биогенную взвесь (фитопланктон и органо-минеральные флоккулы), так и терригенную (минеральную) составляющую. При этом они отфильтровывают частицы (в том числе бактерий) разной величины вплоть до минимальных (с размерами менее 1 мкм).

По имеющимся данным мощность этого биофильтра огромна: весь объем воды из эстуариев крупнейших рек Сибири профильтровывается планктонными рачками за 1–1.5 суток, а весь объем вод Мирового океана – за полгода (Богоров, 1969; Виноградов и др., 1994). В этой же зоне маргинального фильтра обитает большое количество бентосных фильтраторов, также вносящих существенный вклад в процесс потребления вещества, приносимого в море реками. Колония мидий, располагающихся на дне площадью 1 м<sup>2</sup>, за сутки отфильтровывает взвесь из 100–1000 т морской воды (Кудинова–Пастернак, 1951 и др.).

В общей сложности в эстуариях суммарно за счет физико-химических процессов и активности организмов удаляется около 90% приносимых реками взвешенных веществ и 30% растворенной органики (Лисицин, 2001).

В Белое море впадает множество рек, в том числе и достаточно крупных. В связи с этим роль маргинальных фильтров в эстуариях рек\* Кандалакшского, Двинского, Онежского и Мезенского заливов нельзя не учитывать, рассматривая баланс органических веществ.

Специальные исследования показали (Лисицин и др., 2003; Немировская, 2004), что закономерности функционирования маргинальных фильтров, установленные первоначально на основании изучения эстуариев крупных сибирских рек (Лисицин, 1994, 2001), применимы и в данном случае, т.е. при анализе процессов, протекающих в Белом море. Подтверждением этому служат материалы (рис. 8), характеризующие осаждение взвеси в эстуариях двух беломорских рек.

На этом основании можно, исходя из указанных выше соотношений, приблизительно рассчитать, сколько *ОВ* осаждается в эстуариях и какое количество органики преодолевает маргинальные фильтры беломорских рек и поступает в экосистемы открытого моря.

---

\* В одной из недавних работ А.Н. Пантюлина (Pantjuulin, 2001) было предложено считать все Белое море единым эстуарием, состоящим из четырех (включая само море) эстуарных систем разного масштаба. Обильный речной сток, поступающий в акваторию моря через множество эстуариев, действительно оказывает существенное воздействие на гидрологический режим поверхностных вод Белого моря, но практически не сказывается на характеристиках глубинных вод, имеющих баренцевоморский генезис, высокую соленость и крайне низкие температуры. В этой ситуации едва ли правомочно рассматривать все море в целом как единый эстуарий. Сказанное не означает преуменьшения роли беломорских эстуариев, но, отдавая им должное, рассмотрим участие эстуарных экосистем в общем балансе вещества и энергии позже (гл. 7).

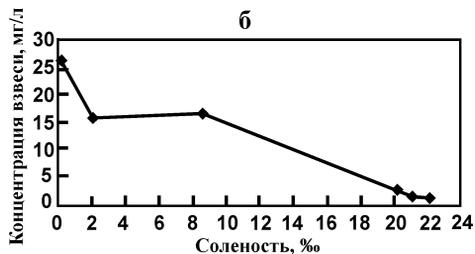
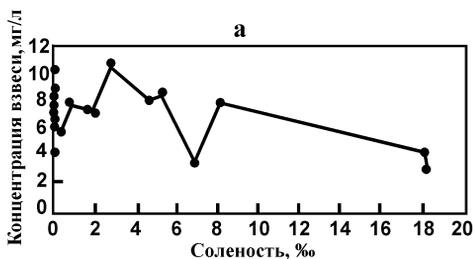
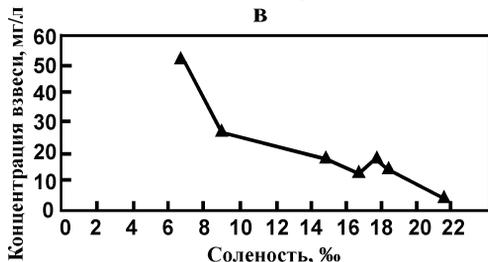


Рис. 8. Зависимость содержания взвеси от солености среды в эстуариях Белого моря (по: Лисицин и др., 2003): а – р. Северная Двина (27 июня 2002 г.); б – р. Онега (28 июня 2002 г.); в – р. Онега (8 сентября 2002 г.).



Реки, как уже отмечалось, несут в основном взвешенные *ОВ* (Максимова, 1991). Растворенной органикой, содержащейся в речном стоке, можно без существенной ошибки пренебречь. Взяв за основу уровень осаждения органики (90%) в зоне маргинальных фильтров (Лисицин, 1994, 2003), нетрудно подсчитать, что в эстуариях из 5.5 млн. т *ОВ*, приносимых беломорскими реками за год, осаждается около 5 млн. т или 2.5 млн. т органического углерода. Значительная часть этих веществ утилизируется обитающими здесь планктонными и бентосными организмами. Остальные захораниваются в осадках и, минерализуясь микроорганизмами, служат в дальнейшем источником биогенных элементов. Та часть принесенных реками взвешенных органических веществ (около 0.5 млн. т или 0.25 млн. т углерода), которая преодолела маргинальные фильтры, разносится течениями по всей акватории Белого моря и включается в баланс вещества и энергии уже в собственно морских экосистемах.

Органические вещества разного происхождения и состава играют неодинаковую роль в энергетических процессах, протекающих в море. Продуцируемые обитателями моря более лабильные *ОВ* (автохтонная органика), наиболее значимы для различных организмов, поскольку они в гораздо большей степени вовлекаются в трофические процессы. Alloхтонная органика, приносимая реками, утилизируется значительно хуже. О степени утилизации *ОВ* можно судить, в частности, по отношению биохимического

потребления кислорода к перманганатной окисляемости. Для лабильного и хорошо усваиваемого *ОВ* фитопланктонного генезиса это отношение близко к единице. Более низкие значения свидетельствуют о большей стойкости и худшей усваиваемости органики.

По имеющимся данным (Максимова, 1991) в открытых водах Белого моря этот показатель варьирует обычно от 0.5 до 0.75 при средней величине порядка 0.6. В предустьевых пространствах, куда поступает большое количество аллохтонной органики, данное отношение гораздо ниже: около 0.2 (0.15–0.25).

Таким образом, аллохтонная органика, приносимая беломорскими реками, усваивается приблизительно в 3 раза хуже автохтонной. Следовательно, чтобы привести усваиваемость *ОВ* различного генезиса к единому знаменателю (усваиваемости автохтонного *ОВ*), необходимо общее количество органики речного происхождения (5.5 млн. т) уменьшить в 3 раза, т.е. примерно до 1.8 млн. т (0.9 млн. т органического углерода).

Что касается той части органики (0.5 млн. т), которая, преодолев маргинальные фильтры в эстуариях беломорских рек, проникает в открытое море и разносится течениями по его акватории, то с помощью аналогичной методики можно подсчитать, что она эквивалентна по усваиваемости примерно 0.2 млн. т автохтонных *ОВ*.

Таким образом, в эстуариях осаждается и в той или иной степени утилизируется их обитателями или отлагается в грунт количество аллохтонной органики, эквивалентное по усваиваемости примерно 1.6 млн. т автохтонного *ОВ*. В пересчете на органический углерод это составляет 0.8 млн. т в год, что эквивалентно  $0.8 \cdot 10^{13}$  ккал. Та часть взвешенной аллохтонной органики, которая, преодолев маргинальные фильтры эстуариев, проникла в море, содержит около 0.1 млн. т органического углерода, что эквивалентно энергетически  $0.1 \cdot 10^{13}$  ккал.

**Таким образом, за год в Белое море поступает такое количество аллохтонных органических веществ, которое соответствует по усваиваемости 1.8 млн. т (0.9 млн. т углерода) автохтонных *ОВ* и эквивалентно энергетически  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал.**

Содержание органических веществ, сезонные и пространственные изменения их концентрации и биохимического состава в Белом море более или менее полно начали изучать во второй половине прошлого столетия (Максимова, 1960, 1991; Максимова, Дацко, 1961; Агатова и др., 1994, 2002; Белое море, 1995; Агатова, Торгунова, 1998; Кулаковский, 2000; Agatova et al., 2003).

Общее содержание органических веществ в беломорской воде, согласно имеющимся источникам информации, варьирует на поверхности моря в довольно широких пределах: от 3 до 45 мг/л. Если рассматривать, как концентрация органики в поверхностных слоях воды меняется по сезонам, то оказывается, что ее максимум приходится на июль–август. По мере продвижения на глубину эти сезонные изменения становятся все менее выраженными, а содержание *ОВ* в воде снижается (Агатова и др., 1994). На глубине 200–300 м содержание органического углерода обычно не превышает 3 мг/л (Максимова, 1960), но в придонном слое воды оно примерно в 1.5 раза выше (4.0–6.3 мг/л), чем в глубинных водах, находящихся над дном в пределах 2–5 м (Агатова и др., 2002).

Самые высокие концентрации органических веществ зарегистрированы вблизи устьев рек, впадающих в Белое море (Максимова, 1991). Прибрежная зона вообще наиболее богата органическими веществами. Одна из самых крупных составляющих баланса органики – органические вещества речного стока и макрофитного происхождения (Максимова, Дацко, 1961; Возжинская, 1986; Невеский и др., 1977; Бек, 1990 а,б).

Среднее содержание органических веществ в воде Белого моря варьирует по данным разных авторов (Максимова, 1960, 1991, 2004; Агатова и др., 1994; Белое море, 1995) от 7 до 19 мг/л. На долю углерода приходится обычно около половины общей концентрации органических веществ (Скопинцев, 1950; Виноградов, 1967). Следовательно, среднее содержание органического углерода во всей толще беломорских вод варьирует от 3.5 до 9.5 мг/л при средней величине около 6.0 мг/л. Это подтверждается и данными, приведенными ниже (табл. 7).

Приняв эту величину (6 мг/л) в качестве исходной, можно рассчитать, каково общее содержание органического углерода в воде Белого моря.

**Оно составляет приблизительно  $3.2 \cdot 10^{16}$  мг, что энергетически эквивалентно  $3.2 \cdot 10^{14}$  ккал. При пересчете на столб воды под  $1\text{ м}^2$  это составит около  $3.5 \cdot 10^3$  ккал.**

Результаты этого расчета показывают, насколько велик источник энергии, используемый различными компонентами экосистем Белого моря напрямую или через ряд трансформаций органического вещества.

Основу растворенной органики в водах Белого моря составляют белки, углеводы и липиды (Агатова и др., 1994, 2002). Концентрации аминокислот, регистрируемые в воде Белого моря, примерно в 2 раза превышают аналогичные показатели, обычно приводимые в справочниках при характеристике морской воды (Попов и др., 1979) и специальных работах, посвященных анализу процессов абсорбции аминокислот морскими организмами (Jorgensen, 1979).

Данных, позволяющих сравнить Белое и Баренцево моря по содержанию органических веществ, к сожалению, не очень много. Дело в том, что в большинстве случаев исследователи Баренцева моря обращали внимание не на общее содержание органики, а на концентрации отдельных составляющих: липидов, аминокислот, углеводов и др. Тем не менее хотя бы в первом приближении провести такое сравнение возможно.

В августе–сентябре 1976 г. на разрезе от Мурманска к Земле Франца-Иосифа было зарегистрировано содержание растворенного в воде углерода, варьировавшее от 1.0 до 4.8 мг/л, при средней концентрации 2.2 мг/л. Оно уменьшалось с глубиной и по мере продвижения по разрезу с юга на север. Углерод взвешенного вещества в среднем имел концентрацию около 0.08 мг/л (Романкевич и др., 1982). Следовательно, среднее суммарное содержание растворенной и взвешенной органики составляло по углероду около 2.3 мг/л. Если удвоить эту величину, исходя из того, что на долю углерода, как уже отмечалось, приходится обычно около половины массы молекул органических веществ, то получится, что среднее содержание органики в водах исследованной части Баренцева моря составляло приблизительно 4.6 мг/л.

**Содержание (мг/л) органического углерода в воде  
в разных районах Белого моря**

(с изменениями по: Agatova et al., 2003)

Район	Растворенное органическое вещество		Взвешенное органическое вещество	
	макс.	мин.	макс.	мин.
<i>Фотическая зона</i>				
Бассейн	10.0	3.41	0.47	0.12
Кандалакшский залив	11.3	7.08	0.17	0.01
Онежский залив	9.22	6.01	0.52	0.06
Двинский залив	22.7	4.30	1.18	0.03
Горло	4.14	3.06	0.34	0.16
Среднее	11.5	4.77	0.54	0.08
<i>От фотической зоны до дна</i>				
Бассейн	5.78	2.68	0.34	0.10
Кандалакшский залив	9.83	7.15	0.29	0.02
Онежский залив	5.71	5.67	0.39	0.08
Двинский залив	8.21	4.59	0.32	0.02
Горло	4.23	2.97	0.29	0.19
Среднее	6.75	4.61	0.33	0.08

Близкие показатели концентрации органического вещества в воде были получены и в октябре 1998 г. в высокоширотной части Баренцева моря (Агатова и др., 2001). По результатам этих наблюдений установлено, что содержание углерода в растворенных органических веществах варьировало от 1.2 до 5.4 мг/л (табл. 8).

**Содержание органических веществ в водах  
Баренцева и Белого морей**

Море	Содержание <i>ОВ</i> , мг С/л	Источник данных
Белое	3.5	Максимова (1991)
	8.8	Агатова и др. (1994)
	7.2	Максимова (2004)
Баренцево	2.2	Романкевич и др. (1982)
	1.2–5.4	Агатова и др.(2001)
	4.6	Максимова (2004)

Следовательно, средняя концентрация органики была порядка 6.6 мг/л. При этом, по свидетельству авторов статьи, количество растворенной органики превосходило содержание взвешенной не в 10 раз, как обычно бывает в море (см. выше), а в 30–100 раз.

В связи с этим следует заметить, что соотношение этих форм органических веществ в водах Баренцева моря, рассчитанное по вышеприведенным данным (Романкевич и др., 1982), также было около 30 : 1. Если вспомнить, что растворенные органические вещества имеют в основном автохтонное происхождение, а большая часть взвеси приносится реками, то указанные выше соотношения обеих форм органики становятся легко объяснимыми. В Баренцевом море на долю речного стока приходится лишь очень незначительная часть от общего количества вод, участвующих ежегодно в его водообмене (Максимова, 2004).

**Таким образом, сравнение показывает, что средняя концентрация органических веществ в водах Белого моря выше таковой в Баренцевом море.**

### **Хлорофилл**

Одним из важнейших компонентов органических веществ, содержащихся в воде различных водоемов, являются растительные пигменты, среди которых особенно значимы хлорофиллы. По их содержанию принято судить об интенсивности фотосинтетических процессов, проте-

кающих в водоеме, и оценивать уровень его первичной продукции. Наиболее часто исследуется концентрация хлорофилла «а», о которой и пойдет речь в этом разделе.

Хлорофилл распределен по акватории Белого моря неравномерно (Бобров, Савинов, 1985; Бобров и др., 1995). Наибольшие концентрации этого пигмента зарегистрированы в вершинах заливов вблизи мест впадения рек, а также в антициклоническом круговороте воды, расположенном в Бассейне. В этих местах содержание хлорофилла в водах фотического слоя достигает  $1.5 \text{ мг/м}^3$ . Более высокие концентрации хлорофилла, равные  $3\text{--}4 \text{ мг/м}^3$ , обнаружены в поверхностных водах в районе Соловецкого архипелага (Мордасова, Вентцель, 1994; Бобров и др., 1995). В Двинском заливе этот показатель был еще больше. Средняя концентрация хлорофилла составляла  $5.6 \text{ мг/м}^3$ , а пределы варьирования тестируемого показателя в разных точках залива укладывались в диапазон от  $1.6$  до  $15.5 \text{ мг/м}^3$  (Мордасова, Вентцель, 1994).

Самые низкие концентрации данного пигмента в фотическом слое воды отмечены в северных частях Бассейна и Горла, где содержание хлорофилла не превышало  $0.5 \text{ мг/м}^3$ . Чуть более высокие концентрации (не более  $1.0 \text{ мг/м}^3$ ) приурочены к фронтальным зонам и апвеллингам на входе во внутренние заливы моря (Бобров и др., 1995).

Анализ вертикального изменения концентрации хлорофилла в воде Белого моря показывает, что наиболее высокие показатели наблюдаются в поверхностных водах на глубинах от  $0$  до  $10\text{--}15 \text{ м}$ , что соответствует толщине фотического слоя. Максимум содержания пигмента в воде совпадает в большинстве случаев с наибольшей плотностью планктонных микроводорослей и обычно приурочен к слою скачка плотности. Глубже концентрация резко падает, снижаясь на уровне  $40 \text{ м}$  до  $0.1 \text{ мг/м}^3$  (Федоров и др., 1995).

Эти закономерности вертикального распределения хлорофилла и первичной продукции в Белом море соответствуют таковым, обнаруженным в других частях Мирового океана. Они определяются, с одной стороны, условиями освещенности, а с другой – физической структурой водной толщи (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977). Под влиянием гидрофизических факторов формируются максимумы концентрации пигментов вблизи пикноклина. На первых

стадиях сукцессии сообществ пелагиали (весна – в умеренных широтах или начало лета – в полярных зонах) фитопланктон населяет относительно тонкий поверхностный слой воды над пикноклином. Кривые вертикального распределения фитопланктона, пигментов и первичной продукции совпадают и имеют максимум, приходящийся на поверхностные воды. По мере развития сообществ кривые начинают расходиться, пики на кривых концентрации хлорофилла и продукции фитопланктона бывают разобщены. Фитопланктон и растительные пигменты концентрируются в основном вблизи пикноклина, куда проникает мало света, а максимум первичной продукции располагается значительно выше.

Подобная картина наблюдается в летний период и на Белом море. Максимумы содержания хлорофилла и величины продукции фитопланктона оказываются разобщенными, причем наибольшая величина первичной продукции регистрируется нередко выше максимума концентрации хлорофилла (Федоров и др., 1995). Несмотря на это, однако, в общих чертах сезонная динамика концентрации хлорофилла соответствует изменениям фотосинтетической активности фитопланктона.

Данные, полученные в 1985 и 1986 гг. в юго-восточной части Кандалакшского залива в районе Сон-острова (Галкина и др., 1988), показывают (рис. 9), что в течение вегетационного периода (с апреля по октябрь) минимальные (не более  $0.1 \text{ мг/м}^3$ ) концентрации хлорофилла в воде во внутренней акватории и открытом море были обнаружены в апреле и октябре, т.е. в начале и конце вегетации фитопланктона.

Летом содержание хлорофилла увеличивалось и после небольшого снижения достигало максимума (около  $3.4$  и  $1.9 \text{ мг/м}^3$  во внутренней акватории и в открытом море соответственно) во второй половине лета. Потом оно начало снижаться и достигло минимальных значений в октябре.

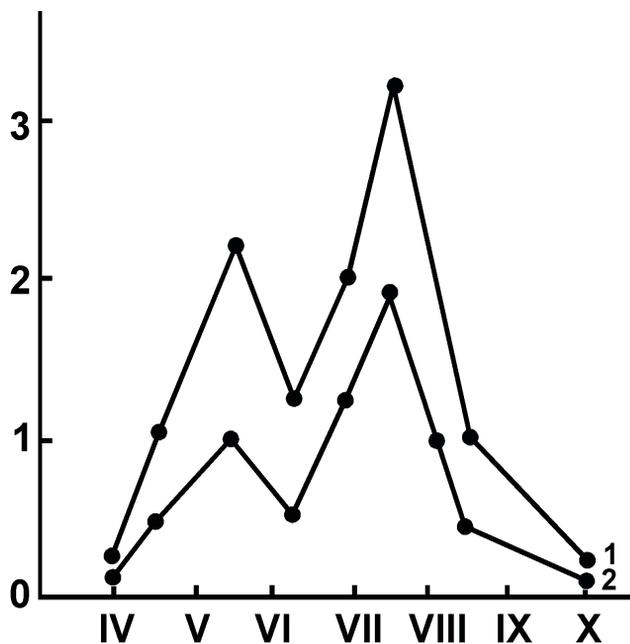


Рис. 9. Соотношение концентраций хлорофилла «а» во внутренней акватории у Сон-острова (1) и в открытом (2) море (по: Галкина и др., 1988).

По оси абсцисс – время, месяцы; по оси ординат – концентрация хлорофилла, мг/м<sup>3</sup>.

Таблица 9

**Среднее содержание хлорофилла в воде различных морей**

Море	Содержание хлорофилла «а», мг/м <sup>3</sup>	Источник данных
Белое	1–3	Бобров и др. (1995)
Баренцево	0.01–2.5	Бобров, Шмелева (1985)
Балтийское	1.1–2.0	Охоцкий и др. (1980)
Балтийское	2–5	Lozan et al. (1996)
Черное	0.21–1.91	Сорокин (1982)

Сравнение имеющихся данных о содержании хлорофилла в воде различных морей свидетельствует о том, что Белое море не относится к числу «бедных» водоемов. Так, например, в разных районах Черного моря концентрация хлорофилла в поверхностных водах варьирует от 0.2 до 1.9 мг/ м<sup>3</sup> (табл. 9). На глубинах содержание этого растительного пигмента, как правило, значительно ниже (Жоров, Берсеньева, 1982; Сорокин, 1982). В разных частях Балтийского моря концентрация хлорофилла в поверхностных водах изменяется от 1 до 5 мг/ м<sup>3</sup>, значительно (до 8–15 мг/м<sup>3</sup>) повышаясь в устьях больших рек (Охоцкий и др., 1980; Lozan et al., 1996).

В водах Баренцева моря среднее многолетнее содержание хлорофилла составляет 0.55 мг/м<sup>3</sup> при варьировании от 0.01 до 2.5 мг/м<sup>3</sup> (Бобров, Шмелева, 1985). Если сопоставить эти данные с приведенными выше, то оказывается, что в основном концентрации хлорофилла в воде двух сравниваемых морей весьма близки. При этом во многих случаях в Белом море регистрируется даже более высокое содержание в воде этого растительного пигмента.

**Таким образом, на основании результатов сравнения можно заключить, что по содержанию хлорофилла Белое море в современный период превосходит Баренцево море и приближается к эвтрофному Балтийскому морю.**

Заканчивая на этом обсуждение данных о содержании хлорофилла в водах Белого моря, необходимо отметить, что его концентрация несколько повышена относительно предшествующих фоновых значений, что, по-видимому, связано с процессом эвтрофирования, который характерен в современный период не только для Белого, но и для ряда других морей (Бобров и др., 1995).

К сожалению, из-за отсутствия данных о содержании хлорофилла в беломорской воде за предшествующий период прямое сопоставление невозможно, однако отмеченное (Максимова, 1960, 1984 б, 2004) значительное (в 1.5 раза) увеличение концентрации органических веществ в водах Белого моря за 27-летний период (с 1956 по 1982 гг.) делает это предположение (Бобров и др., 1995) достаточно обоснованным.

## **Глава 3. ПЛАНКТОН**

Гидробиологами принято выделять несколько основных комплексов обитателей гидросферы: планктон, нейстон, нектон, перифитон и бентос (Зернов, 1934; Парсонс и др., 1982; Константинов, 1986 и др.). В составе планктона, определение которого приведено выше (см. гл.1), имеются организмы разного размера. В него входят как микроскопические (бактерии, водоросли, простейшие и личинки многих животных), так и более крупные обитатели пелагиали, включая некоторых сцифоидных медуз, щупальца которых могут достигать десятков метров в длину. Кроме размеров, планктонные организмы принято разделять также по их принадлежности к бактериям, растениям или животным, выделяя соответственно бактерио-, фито- и зоопланктон, которые и будут рассмотрены отдельно в данной главе.

### **1. Бактериопланктон**

Микроорганизмы, обитающие на дне водоемов (бактериобентос) и в толще воды (бактериопланктон) – важный структурно-функциональный элемент экосистем моря. Они играют одну из основных ролей в балансе вещества и энергии, с одной стороны, как трансформаторы органики, а с другой стороны, как ее продуценты и источники пищи для различных обитателей водоема.

Несмотря на то, что роль микроорганизмов в трофике морских экосистем трудно переоценить, до сих пор она изучена далеко недостаточно. Кроме того, к сожалению, подавляющая часть соответствующих исследований выполнена в морях тропической и умеренной зон Миро-

вого океана. Из отечественных морей больше всего повезло в этом отношении Черному морю (Сорокин, 1982; Гутбейн, 1990).

Арктические моря исследованы гораздо хуже. Плохая изученность арктических микроорганизмов связана не только с трудностями работ в высоких широтах. Она обусловлена и иной причиной: долгое время существовавшей ошибочностью наших представлений об этой составляющей биоты океанов и морей. Как и у других **пойкилотермных** организмов (**термокомформеров**), функциональная активность бактерий напрямую связана с воздействием ряда внешних факторов, в первую очередь температуры. Поскольку арктические водоемы характеризуются крайне низкими температурами воды, то в соответствии с законом Вант-Гоффа длительное время *a priori* предполагалось, что роль микроорганизмов в трансформации вещества в них ничтожна по сравнению с таковой в морях умеренных широт, однако, как оказалось, это не соответствует действительности.

Было установлено, что в водах арктических морей содержится множество бактерий, названных **психрофильными**, которые способны размножаться при низких температурах, близких к точке замерзания воды (ZoBell, 1946; Крисс, 1959, 1976; Теплинская, Москвина, 1987 и др.). Накоплено уже довольно много сведений об этих микроорганизмах, обитающих в Мировом океане при температурах 5°C и ниже (Morita, 1975), но специфика их жизни при низких температурах только начинает проясняться (Теплинская, Москвина, 1987).

Очень мало известно, в частности, о распределении и активности микроорганизмов в отдельных морях, включая арктические. Не составляет исключения и Белое море. Имеющиеся сведения (Галкина, 1985; Теплинская, Москвина, 1987; Галкина и др., 1988; Теплинская, 1995) позволяют лишь в самых общих чертах охарактеризовать роль микроорганизмов в функционировании беломорских экосистем

Первые сведения о беломорском бактериопланктоне получены при исследовании протеолитической активности бактерий, обеспечивающих самоочищение воды (Пилипас, 1977). Данные о плотности, биомассе и продукции бакте-

риопланктона начали накапливаться лишь с 1982–1983 гг., когда было предпринято исследование потоков органических веществ, как в местах культивирования мидий в прибрежных водах, так и в свободных от марикультуры открытых частях Кандалакшского залива (Галкина, 1985). Чуть позже развитие летне-осеннего бактериопланктона было изучено в проливе Великая Салма (Теплинская, Москвина, 1987). В дальнейшем бактериопланктон исследовали и в других районах Кандалакшского залива в разные сезоны, включая зиму и раннюю весну, когда пробы отбирали подо льдом (Галкина и др., 1982, 1988; Галкина, Кулаковский, 1993).

Методы исследования, использованные в этих работах, были одинаковы, несмотря на различные задачи, что позволяет сопоставлять результаты разных авторов. Во всех случаях численность бактериопланктона подсчитывали на мембранных фильтрах после фильтрации 1–15 мл воды (Разумов, 1962). Биомассу бактерий рассчитывали по стандартной методике, исходя из общего числа клеток и их среднего объема (Романенко, Кузнецов, 1974). Бактериальную продукцию определяли прямым скляночным методом в радиоуглеродной модификации либо рассчитывали по результатам биологического потребления кислорода (Руководство..., 1980). В дальнейшем биомасса и продукция планктонных бактерий выражались как в единицах сырой массы, так и в мг углерода, исходя из того, что на долю органического углерода приходится 10% от сырой массы бактерий (Сорокин, 1973 б).

Результаты выполненных исследований показали, что в Белом море (Кандалакшский залив) размеры бактериальных клеток варьируют в довольно значительных пределах. В губе Чупа их объем равен 0.18–0.26 мкм<sup>3</sup> (Галкина, 1985). В проливе Великая Салма были обнаружены бактериальные клетки гораздо большего объема, достигавшего 0.62 мкм<sup>3</sup> (Теплинская, Москвина, 1987).

Что касается данных о сезонных изменениях обилия бактериального планктона, то работами, выполненными в Кандалакшском заливе, было показано (Теплинская, 1995), что в летний период плотность бактерий в толще воды составляла в среднем около 0.9–1.2 млн. клеток в 1 мл. При этом наибольшие концентрации бактерий были зарегист-

рированы в приповерхностном (150 мкм) и придонном слоях воды. Максимальное количество бактерий наблюдалось в прибрежных районах моря, а по мере продвижения в открытую часть залива их численность уменьшалась.

Осенью общая плотность бактериопланктона в Кандалакшском заливе варьирует от сотен тысяч до миллионов клеток в 1 мл воды. Она достигает максимума в приповерхностном слое воды и уменьшается по направлению от прибрежных участков к открытым районам залива. Основным фактором, влияющим на обилие бактериопланктона в осенний период, является смена водных масс во время приливов и отливов. Корреляция с изменениями солености и температуры отсутствует (Теплинская, 1995). Изменения численности и биомассы с глубиной показывают, что максимальное развитие бактериопланктона приходится на 2-метровый поверхностный горизонт, характеризующийся максимальным развитием фитопланктона (Ильяш и др., 2003), что свидетельствует о связях развития этих компонентов планктонного сообщества. По-видимому, отмершие клетки фитопланктона, образующие детрит, служат субстратом для массового развития бактерий.

Прибрежные районы отличаются от открытых частей моря не только большей плотностью планктонных бактерий, но и более высокими показателями их биомассы и продукции. Данные, подтверждающие этот вывод, были получены в различных частях Кандалакшского залива Белого моря (табл. 10).

Наиболее полно сезонные изменения продукции бактериопланктона были исследованы с апреля по октябрь 1985–1986 гг. в районе Сон-острова (Кандалакшский залив). Показано (Галкина и др., 1988), что биомасса, продуцируемая планктонными бактериями, была максимальной (340–400 мг/м<sup>3</sup> в сутки) в июле–сентябре, однако и в другие сезоны она не опускалась ниже 58–70 мг/м<sup>3</sup> в сутки. После пересчетов, произведенных на основании указанного выше соотношения (Сорокин, 1973), оказалось, что суточная продукция планктонных бактерий варьировала в течение исследованного периода от 5.8 до 40.0 мг С /м<sup>3</sup> (табл. 11).

**Характеристики летнего бактериопланктона  
Кандалакшского залива в слое 0–15м**

(по: Галкина, 1985; Галкина и др., 1988; Галкина, Кулаковский 1993)

Район исследования	Плотность, 10 <sup>6</sup> кл./мл	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Суточная продукция, мг/м <sup>3</sup>
<i>Открытые участки моря:</i> на выходе из губы Чупа вблизи Сон-острова	1.1	190	220
	0.30	26	30
<i>Прибрежные участки:</i> мыс Каргеш Сон-остров Оборина Салма	0.34–1.97	128	140
	0.22–0.47	260	380
	0.50–0.80	126	325

Таблица 11

**Изменения продукции бактериопланктона  
в районе Сон-острова (по: Галкина и др., 1988)**

Месяц	Суточная продукция, мг С/м <sup>3</sup>
Апрель	5.8 ± 2.4
Июнь	8.3 ± 3.5
Июль	40.0 ± 10.7
Август	34.0 ± 9.0
Сентябрь	40 ± 6.0
Октябрь	7.0 ± 5.0

Исходя из данных, полученных радиоуглеродным методом, была рассчитана средняя величина годовой продукции бактерий в прибрежных и открытых участках трех районов Кандалакшского залива Белого моря (губа Чупа, пролив Оборина Салма и акватория у Сон-острова). Она оказалась равной 4.5 г С/м<sup>3</sup>, что эквивалентно\* 45 ккал/м<sup>3</sup>.

\* При переводе величин продукции в энергетический эквивалент используются результаты расчетов балансового уравнения фотосинтеза, из которых следует, что 1 мг углерода, содержащегося в синтезированных органических веществах, соответствует примерно 10 ккал (Винберг, 1960).

Величина продукции бактерий, определенная с помощью кислородного метода, оказалась значительно выше (Галкина и др., 1993). Исходя из этих данных, была рассчитана величина годовой продукции бактериопланктона (Бергер и др., 2007). При этом следует оговорить, что имеющиеся материалы касаются только верхнего 15-метрового слоя воды, годовая продукция бактериопланктона в котором энергетически эквивалентна  $0.6 \cdot 10^{14}$  ккал.

Исходя из того, что средняя глубина Белого моря равна 60 м (Бабков, Голиков, 1983), нетрудно подсчитать, что **годовая продукция бактериопланктона всей толщи воды составляет  $2.4 \cdot 10^{14}$  ккал.**

Однако до тех пор, пока не будет получено достаточно данных об обилии и продукции планктонных бактерий во всей толще вод Белого моря, такой расчет может считаться лишь весьма приблизительным. Скорее всего, указанная выше величина продукции бактериопланктона значительно завышена по сравнению с реальным уровнем.

Высокие темпы размножения и значительная продукция бактериопланктона свидетельствуют о том, что бактериальное сообщество активно функционирует в Белом море в течение всего года. Сравнение с аналогичными данными для Баренцева моря (Теплинская, Dudarenko, 1984; Байтаз, 1990) показывает, что суточная продукция бактериальной биомассы в Кандалакшском заливе в 2–3 раза выше таковой в Баренцевом море. Показатели плотности бактериопланктона в Белом море сопоставимы с таковыми и в других морях, например в северо-западной части Черного моря (Нижегородова и др., 1981). При этом биомассы бактерий Кандалакшского залива в несколько раз превышают таковые в Черном море. При близких численностях это обусловлено различиями размеров бактериальных клеток, объем которых в Кандалакшском заливе в среднем выше, чем в Черном море (Теплинская, 1995). Что касается скорости роста биомассы, то показатели беломорских планктонных бактерий близки бактериопланктону в морях умеренных широт, в частности в прибрежных районах Черного моря (Сорокин, 1982; Гутбейн, 1990).

Приведенные выше данные о продуктивности планктонных бактерий позволяют перейти к обсуждению их места в балансе вещества и энергии в экосистемах пелагиали

Белого моря, однако перед этим необходимо сделать ряд замечаний общего характера. Дело в том, что, как уже отмечалось, водные бактерии длительное время считались лишь деструкторами органического вещества. Эта сторона их жизнедеятельности была достаточно полно исследована уже к середине XX столетия (Харвей, 1948). Многочисленными наблюдениями было показано, что за счет деструкции органики микрофлорой происходит трансформация большей части энергии, поступающей в водные экосистемы с автохтонными и аллохтонными органическими веществами.

Несмотря на успехи этих исследований, морские бактерии еще долгое время оставались плохо изученными, а их продукция в Мировом океане продолжала считаться гораздо менее значимой, чем продукция планктонных микроводорослей. Примером этого могут служить устаревшие данные, представляющие в настоящее время лишь историческую ценность (табл. 12).

Таблица 12

**Биомасса и продукция в океане**  
(с изменениями по: Виноградов, 1967)

Организмы	Биомасса, г С	Продукция за год, г С
Бактерии	$1.4 \cdot 10^{13}$	$1.4 \cdot 10^{17}$
Фитопланктон	$1 \cdot 10^{15}$	$7 \cdot 10^{17}$
Зоопланктон	$1.5 \cdot 10^{15}$	$5 \cdot 10^{16}$

Постепенно, однако, накапливалось все больше данных, согласно которым около трети органического вещества, подвергающегося в водоеме бактериальной деструкции, идет на биосинтез микробной массы (Seki, ZoBell, 1967; Riley, 1970; Сорокин, 1973б и др.). Кроме того, различными методами (в первую очередь с помощью меток по  $^{14}\text{C}$ ) была показана важная роль микроорганизмов в формировании основных пищевых ресурсов в различных водоемах (Seki, 1966; Winberg, 1972; Сорокин, 1973 б; Парсонс и др., 1982; Гутбейн, 1990; Теплинская, 1995 и др.). Оказалось (Сорокин, 1977), что бактериальная продукция особенно важна для питания зоопланктона, поскольку бактериопланктон – основной источник питания гетеротрофного жгутикового

пикопланктона ( $< 1$  мкм). Часть бактериальной продукции, выедаемая зоофлагеллятами и в дальнейшем включающаяся в пищевую цепь, весьма значительна.

Бактериопланктон служит также важной составляющей пищи не только планктонных, но и многих бентосных животных: губок, гидромедуз, гидроидов, аппендикулярий, полихет, двустворчатых моллюсков, в том числе мидий, асцидий и даже личинок рыб (Михеев, Сорокин, 1966; Zelikman et al., 1969; Пономарева и др., 1971; Monakov, Sorokin, 1972; Сорокин, 1973б, 1982; Bernard, 1983; Сорокин, Мамаева, 1984 и др.). Концентрации бактериопланктона, оптимальные для питания этих животных, колеблются в пределах от 0.5–2 г сырой биомассы на  $1\text{ м}^3$  у тонких фильтраторов (ветвистоусых рачков, губок, сабеллид, аппендикулярий) до 3–4 г/ $\text{м}^3$  у грубых фильтраторов, способных отфильтровывать бактерии преимущественно в скоплениях (агрегатах). К ним относятся асцидии, копеподы, зуфаузииды, гидроиды и моллюски. Такие концентрации бактериопланктона обычны для мезотрофных и эвтрофных водоемов, а в олиготрофных районах океана встречаются в зонах максимума плотности бактериопланктона (Сорокин, 1973 б).

В целом в различных морях на долю бактериопланктона в экосистемах пелагиали приходится от 60 до 90% от общего потока энергии в гетеротрофной части планктонного сообщества (Сорокин, 1973б, 1982; Копылов и др., 1981; Теплинская, 1995). Что касается общей продукции планктонных бактерий, ранее считавшейся незначительной (см. табл. 12), то в последнее время (в основном благодаря совершенствованию методов исследования) было показано, что она гораздо больше предполагавшейся раньше. Во многих морских водоемах продукция планктонных бактерий сопоставима с продукцией фитопланктона или даже превосходит ее (Парсонс и др., 1982; Сорокин, 1982; Галкина и др., 1988; Pomeroy, Wiebe, 1988; Fuhram, 1992; Теплинская, 1995 и др.). При этом, однако, нельзя не учитывать, что часть бактериальной продукции, близкая по величине к потреблению энергии простейшими, изымается из оборота вирусами (Fuhram, Noble, 1995).

Вклад бактериопланктона в продуцирование и переработку органического вещества может быть особенно значимым в периоды понижения активности фитопланктона, а также на глубинах (в афотической зоне), куда не проникает свет и где нет массового развития планктонных микроводорослей. Не менее важна роль бактерий, в том числе и планктонных, в процессах гетеротрофной переработки детрита, образующегося при разрушении слоевищ макрофитов, отмирании клеток планктона и других организмов. Детритные образования, покрытые и перерабатываемые бактериями, вовлекаются в общую пищевую цепь и становятся источником энергии для различных детритофагов, весьма многочисленных в Белом море как среди планктонных, так и среди бентосных животных. Бактерии, как отмечалось выше, играют существенную роль в эстуариях в зоне действия маргинальных фильтров, где хлопья «эстуарного снега», образующиеся в результате флокуляции, подвергаются бактериальной переработке (Мицкевич, Намсараев, 1994) и становятся источником пищи для зоопланктонных фильтраторов (Виноградов и др., 1994).

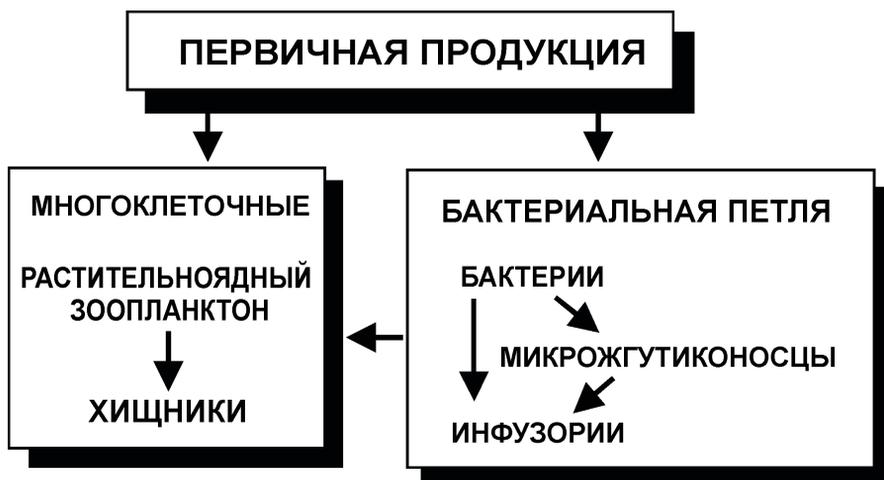


Рис. 10. Концептуальная модель потоков углерода между первичными продуцентами, многоклеточными и микроорганизмами (по: Pomeroy, Wiebe, 1988)

Таким образом, резюмируя, следует подчеркнуть, что бактериопланктон занимает важное место в трофической сети водоемов. Взаимоотношения бактериопланктона с

другими элементами пелагиали моря и так называемая «бактериальная петля» изображены на рис. 10. Приведенная схема отражает связи в экосистемах пелагиали лишь частично. К ней следовало бы добавить органические вещества и тех многочисленных консументов, кроме жгутиконосцев и инфузорий, которые, как отмечалось выше, потребляют планктонных бактерий в виде пищи.

Переходя от общего к частному, т.е. к обсуждению роли бактериопланктона в функционировании пелагических экосистем Белого моря, необходимо признать, что мы до сих пор не располагаем для этого достаточными данными. Приходится опираться лишь на весьма приблизительные расчеты (Теплинская, 1995), согласно которым в Кандакшском заливе зоопланктонными организмами за сутки в среднем выедается 20–30% от биомассы планктонных бактерий. Конечно, распространять эти данные на все море в целом и на различные сезоны и годы преждевременно, однако они все же дают некоторое представление о том, какую роль планктонные бактерии играют как элемент питания беломорских организмов. При этом, не сомневаясь в указанных (Теплинская, 1995) величинах выедания бактериопланктона, не могу согласиться с мнением автора процитированной работы о том, что бактерии потребляются лишь зоопланктоном. Как отмечено выше, они служат источником пищи для самых разных организмов, а не только для зоопланктона.

**Таким образом, можно в первом приближении подсчитать, что от общей годовой продукции бактериопланктона в Белом море, эквивалентной (см. выше)  $2.4 \cdot 10^{14}$  ккал, около 25% (т.е.  $0.6 \cdot 10^{14}$  ккал) поступает в трофические цепи в качестве питания различных консументов.**

Заканчивая обсуждение роли планктонных бактерий в функционировании водных экосистем, следует отметить их участие в трансформации нефти и нефтяных углеводородов в море. По этой причине биоиндикация нефтяного загрязнения и качества воды с помощью микробиологических методов широко применяется при гидробиологическом и санитарно-техническом анализе состояния различных водоемов (Цыбань и др., 1981).

В Белом море наибольшая плотность нефтеокисляющих бактерий была зарегистрирована в вершине Кандалакшского залива, где она составляет в среднем несколько десятков (реже – сотен) клеток в 1мл воды с максимумом в верхнем 0.5-метровом слое. Плотность нефтеокисляющих бактерий быстро уменьшается по мере удаления от г. Кандалакша в открытое море, где содержание в воде нефтеокисляющих бактерий, как правило, не бывает больше нескольких кл./мл (Теплинская, 1995). В Онежском заливе они вообще не были обнаружены. Относительно высокая численность этих микроорганизмов и их заметная доля в бактериальном сообществе районов, обогащенных нефтеуглеводородами, свидетельствуют о достаточно активном самоочищении вод Белого моря от нефтяного загрязнения.

## 2. Фитопланктон и криофлора

### Фитопланктон

Видовой состав планктонных микроводорослей начали исследовать более 100 лет назад (Мережковский , 1878; Reinhard, 1882). К настоящему времени состав беломорского фитопланктона изучен достаточно полно. Показано, что по видовому разнообразию фитопланктон Белого моря практически не уступает таковому в Баренцевом море, хотя до результатов недавних исследований (Макаревич, Ларионов, 1992; Ильяш и др., 2003) считалось, что он значительно беднее баренцевоморского (Levander, 1916; Киселев, 1925; Кокин и др., 1970; Хлебович, 1974; Вейко, 1990; Сарухан-Бек, 1991 и др.).

Таблица 13

### Сравнение состава планктонной флоры Баренцева и Белого морей (с изменениями по: Ильяш и др., 2003)

Показатель	Весь состав фитопланктона	Диатомовые
<i>Количество видов:</i>		
общих	184	104
только баренцевоморских	49	16
только беломорских	107	61
<i>Индекс сходства:</i>		
Жаккара	0.54	0.58
Сьеренсена	0.70	0.73

При примерно одинаковом числе видов микрофлора Баренцева и Белого морей заметно различается по составу (табл. 13). Наиболее значимый компонент беломорской микрофлоры – диатомовые водоросли.

Сезонные явления, характерные для самых разных водоемов, имеют огромное значение в жизни гидробионтов. В.Г. Богоров (1938) предложил использовать в качестве сезонного показателя отношение величин обилия фито- и зоопланктона.

Биологической весной, когда фитопланктон значительно превосходит зоопланктон по численности и биомассе, этот показатель достигает максимальных величин, значительно (на 1-2 порядка) больших единицы.

В период биологического лета данный сезонный показатель приближается к единице и остается на этом уровне в течение биологической осени.

Во время биологической зимы показатели обилия, общие для планктона в целом, минимальны, но у зоопланктона они гораздо выше, чем у фитопланктона. Вследствие этого сезонный показатель оказывается меньше единицы.

В высоких широтах у Северного полюса и во всех арктических морях (от Карского до Чукотского) наблюдается по одному пику развития планктона (Усачов, 1961; Бродский, Павштикс, 1976), приуроченному к биологической весне (фитопланктон) и лету (зоопланктон). В Баренцевом и Белом морях таких пиков, как правило, два, поэтому эти моря относят к категории бициклических водоемов. В отдельные годы в Белом море были отмечены даже три пика обилия фитопланктона (Федоров и др., 1995; Ильяш и др., 2003).

Развитие беломорского фитопланктона сопровождается сменой нескольких сезонных комплексов (Федоров и др., 1982; 1995), различающихся по составу, обилию и продуктивности образующих их видов.

Начало вегетации приходится на период таяния льда и снега, когда освещенность возрастает, а содержание биогенных элементов достигает максимальных величин. Основную массу фитопланктона в это время составляют диатомовые и жгутиковые. Доминирующий вид – *Fragillaria oceanica*.

В июне на фоне истощения запасов биогенов и повышения температуры воды обилие фитопланктона уменьшается. Из его состава исчезают многие диатомовые микроводоросли и развивается новый комплекс с доминирующим видом золотистых водорослей *Dinobryon pellucidum*. Деградация этого комплекса, происходящая в начале биологического лета, обусловлена недостатком минеральных соединений азота.

Обычно в июле–начале августа набирает силу третий по счету комплекс видов фитопланктона, в котором доминируют диатомовые *Skeletonema costatum* и виды рода *Chaetoceras*, численность которых достигает 1–2 млн. кл./л. Массовое развитие и прирост биомассы водорослей при пониженной концентрации биогенных элементов обусловлены их переходом на гетеротрофный тип питания (Смирнов и др., 1989; Федоров и др., 1995).

Деградация летнего комплекса фитопланктона происходит к началу биологической осени (середина августа), когда в Белом море развивается новый комплекс планктонных водорослей с доминированием сначала крупных динофлагеллят *Ceratium fusus*, а затем – диатомовых *Skeletonema costatum*.

Период вегетации фитопланктона завершается в конце октября, когда в воде присутствуют только массовые виды динофлагеллят, а диатомовые водоросли практически полностью исчезают. Общая биомасса фитопланктона значительно снижается, а его суммарная фотосинтетическая активность постепенно понижается почти до нуля. В этих условиях резко возрастает роль гетеротрофной составляющей. В течение зимних месяцев при низкой температуре и высоких концентрациях биогенных элементов в планктоне преобладают быстроразмножающиеся мелкие водоросли *Fragillaria oceanica* и *Nitzshia frigida*, а также представители родов *Navicula* и *Thalassiosira*.

В целом сезонные изменения показателей обилия фитопланктона имеют обычно характер двухвершинной кривой, хотя в отдельные годы пиков развития микроводорослей может быть как один, так и три. Аналогичным образом меняется по сезонам и продукция фитопланктона, варьирующая в течение года в весьма значительных пределах: весной она достигает 800–850 мг С/м<sup>2</sup>, а в конце осени–

начале зимы падает почти до нуля. При этом в разные годы и в различных местах акватории максимумы продукции фитопланктона варьируют по количеству, амплитуде отклонений от среднего уровня и их срокам (рис. 11).

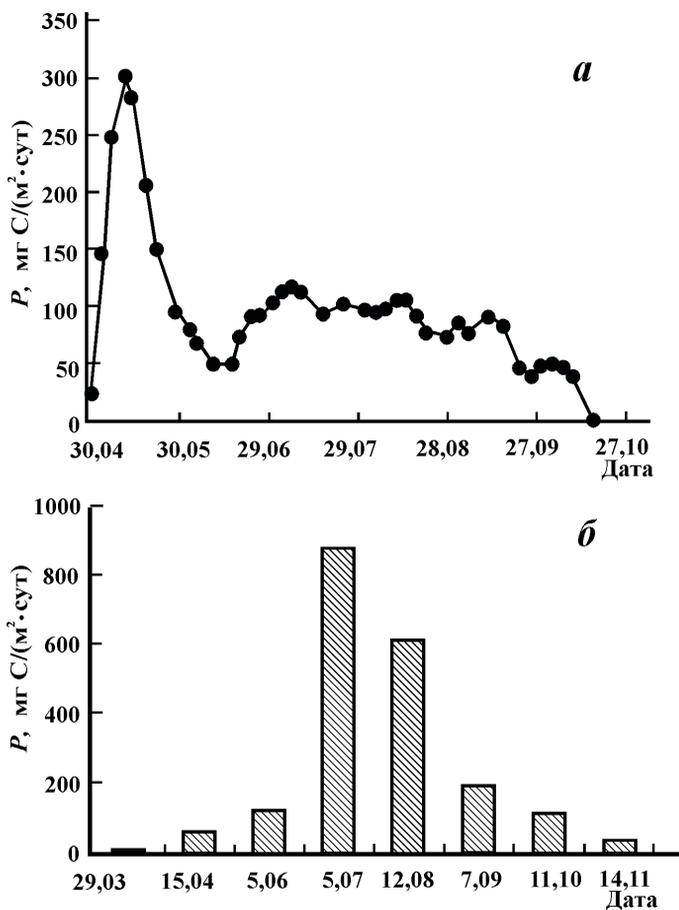


Рис. 11. Сезонная динамика первичной продукции планктона (по: Ильяхш и др., 2003):  
 а – пролив Великая Салма, 1970 г.; б – Губа Чупа, 1987 г.

Количество работ, посвященных исследованию первичной продукции планктона Белого моря, постепенно увеличивается, но до сих пор их явно недостаточно. Кроме того, накопленный материал получен разными методами с применением тех или иных способов расчета, которые дают сильно различающиеся результаты. Чаще других используются радиоуглеродный и кислородный скляночные методы, а также расчеты, основанные на данных о концентрации

хлорофилла в морской воде и сведений о зимнем запасе биогенных элементов с учетом их рециклинга за вегетационный период (Воронков, 1941; Федоров и др., 1995).

История изучения первичной продукции планктона в Белом море берет начало с ее расчета, выполненного на основе баланса биогенных элементов (Воронков, 1941). Полученная величина годовой продукции фитопланктона, представляющая собой усредненные за 3 года данные для 3 точек наблюдений, оказалась равной 2000 т сырой массы планктонных водорослей на 1 км<sup>2</sup> площади моря. Исходя из этих данных и зная калорийность фитопланктона (0.25 ккал/г сырой массы – см. гл. 1), можно рассчитать величину годовой первичной продукции для всего моря (площадь 90 тыс. км<sup>2</sup>), которая эквивалентна  $4.5 \cdot 10^{13}$  ккал.

Первое исследование продукции фитопланктона с помощью радиоуглеродного метода, проведенное в августе-сентябре 1966 г. в Кандалакшском заливе (Кабанова, 1980), показало, что суточная продукция фитопланктона колебалась от 0.1 до 218 мг С/м<sup>2</sup> при среднем значении 112 мг С/м<sup>2</sup>. В дальнейшем, начиная с 1967 г., исследования с применением метода склянок в радиоуглеродной и кислородной модификациях были выполнены различными авторами (Федоров и др., 1974; Бобров и др., 1995; Примаков, 2004 а, б; Primakov, 2005 и др.). В результате показано (Rat'kova, Savinov, 2001; Бергер, Примаков, 2007), что суточная продукция фитопланктона по данным, полученным радиоуглеродным методом, варьировала в разные годы и в разных местах Кандалакшского залива от 35 до 301 мг С/м<sup>2</sup>. Средний уровень соответствовал 250 мг С/м<sup>2</sup> в сутки. В Бассейне, Горле, Воронке, Онежском и Мезенском заливах показатели, полученные тем же методом, дали близкие, хотя и чуть более низкие величины. Только в Двинском заливе первичная продукция была более высокой – 410 мг С/м<sup>2</sup> в сутки (см. табл. 12). Величины первичной продукции, измеренной кислородным методом, во всех случаях были гораздо выше полученных с помощью изотопного метода, что связано в основном с потерей <sup>14</sup>С в растворенных ассимилятах и разрушением части растительных клеток в процессе фильтрации (Бульон, 1983).

Уровень продукции фитопланктона в Белом море изменяется не только по сезонам (см. рис. 11), но и по годам. Так, определенный радиоуглеродным методом, он составлял в 60-х годах прошлого столетия в наиболее хорошо изученном Кандалакшском заливе в среднем за весь вегетационный период около 200 мг С/м<sup>2</sup> в сутки. В 1970–1973 гг.

Таблица 14

**Первичная продукция планктона в Белом море**

Район	Год	Метод	Суточная продукция, мг С/м <sup>2</sup>	Источник данных
Кандалакшский залив	1966	<sup>14</sup> С	201	Кабанова (1980)
	1967-1968	<sup>14</sup> С	200	Федоров и др. (1974)
	1970-1971	<sup>14</sup> С	83	
	1972	<sup>14</sup> С	35	Корсак (1977)
	1983	<sup>14</sup> С	270	Максимова (1984а)
	1983	<sup>14</sup> С	301	Бобров, Савинов (1985)
	1991	O <sub>2</sub>	1300	Налетова, Сапожников (1993)
	2002	O <sub>2</sub>	179	Примаков(2004 а,б); Primakov (2005)
	2003	O <sub>2</sub>	604	
	2004	<sup>14</sup> С	104	
		O <sub>2</sub>	173	
2005	<sup>14</sup> С	91		
	O <sub>2</sub>	114		
Двинский залив	1983	<sup>14</sup> С	410	Максимова (1984 а)
	1981-1987	O <sub>2</sub>	320	Трошков, Фролов (2005)
	1991	O <sub>2</sub>	300 – 2700	Налетова, Сапожников (1993)
Онежский залив	1983	<sup>14</sup> С	110	Максимова (1984а)
	1983	<sup>14</sup> С	164	Бобров, Савинов (1985)
	1991	O <sub>2</sub>	600 – 1400	Налетова, Сапожников (1993)
Бассейн	1972	<sup>14</sup> С	128	Корсак (1977)
	1983	<sup>14</sup> С	270	Максимова (1984а)
Воронка и Мезенский залив	1983	<sup>14</sup> С	189	Бобров, Савинов (1985)
Горло	1983	<sup>14</sup> С	154	Бобров, Савинов (1985)

его величина понизилась примерно до 60 мг С/м<sup>2</sup> в сутки, а в 1983 г. вновь повысилась до 300–400 мг С/м<sup>2</sup> в сутки (Бобров и др., 1995). В летний период 1982 г. суточная продукция фитопланктона по всей акватории моря варьировала от 33 до 900 мг С/м<sup>2</sup> при средней величине 280 мг С/м<sup>2</sup> (Максимова, 1984 б). Если усреднить эти данные (табл. 14) и тем самым нивелировать межгодовую изменчивость, то получим уровень первичной продукции фитопланктона порядка 250 мг С/м<sup>2</sup> в сутки.

Разобраться в причинах обнаруженной межгодовой изменчивости – задача крайне сложная. Дело в том, что уровень первичной продукции в том или ином водоеме зависит прежде всего от величины (толщины) фотического слоя, определяемой прозрачностью воды, температуры, обеспеченности фитопланктона биогенными элементами и продолжительности продуцирования, т.е. длительности вегетационного периода. Поскольку упомянутые исследования проводились в одном районе, то длительность вегетационного периода, обеспеченность биогенами, а также толщину фотического слоя можно не рассматривать в качестве факторов, определяющих межгодовые различия уровня продукции фитопланктона. При этом логично предположить, что обнаруженные отклонения величины продукции фитопланктона от среднего межгодового уровня были обусловлены главным образом изменениями температуры воды. Для такого предположения есть ряд оснований.

Как показал анализ результатов долговременных мониторинговых наблюдений, температура воды в Белом море, в частности в Кандалакшском заливе, менялась циклически (Кляшторин и др., 1997; Berger et al., 2003; Примаков, 2004 а,б) в соответствии с глобальными климатическими изменениями (Кляшторин, Любушкин, 2005). За интересующий нас период максимумы температуры воды на станции Д-1 в Кандалакшском заливе приходились на 1960–1962, 1974 и 1982–1986 гг. С середины 60-х до начала 70-х годов прошлого столетия наблюдались минимальные температуры воды.

Таким образом, низкий уровень первичной продукции соответствовал по времени низким температурам воды, а повышенная продуктивность фитопланктона – периодам увеличения температуры.

Конечно, для надежности данного вывода необходимо было бы определить уровень корреляции сравниваемых величин. Отчасти этот пробел восполняют результаты наблюдений, выполненных в той же точке акватории Белого моря (рис. 12). Они свидетельствуют о том, что изменения уровня продукции фитопланктона и температуры воды хорошо скоррелированы: при солнечной погоде коэффициент корреляции  $r = 0.94$ , а в случае пасмурной погоды  $r = 0.75$  (Primakov, 2005).

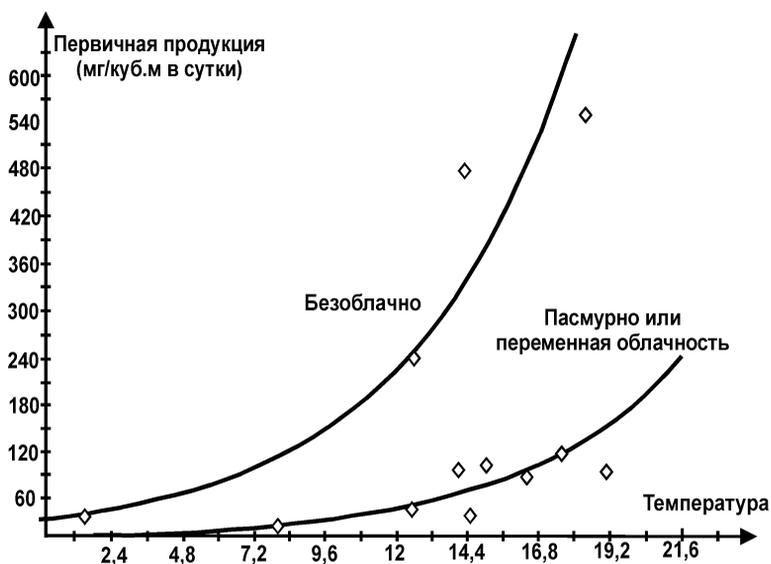


Рис. 12. Зависимость первичной продукции планктона от температуры (по: Primakov, 2005)

Межрегиональная изменчивость уровня продукции планктонных микроводорослей в Белом море также весьма значительна. Специальных исследований, направленных на ее анализ, к сожалению, крайне мало. В большинстве случаев приходится оперировать при сравнении результатами отрывочных наблюдений, выполненных в разное время. Исключение составляют специальные исследования, выполненные в 1983 г. в различных районах моря. На основании их результатов (табл. 15) можно сделать вывод о том, что уровень продукции фитопланктона варьирует весьма значительно в отдельных районах моря.

Различия величин первичной продукции в отдельных районах моря обусловлены в первую очередь спецификой их гидрологического режима. Для районов с «бассейновым» гидрологическим режимом (Бассейн, Кандалакшский и Двинский заливы) характерна резкая температурная стратификация. В этих местах при относительно постоянном расположении пикноклина глубину перемешивания и толщину фотического слоя определяют сезонные изменения расположения скачка температуры воды (термоклина). Равномерное распределение в фотическом слое биомассы фитопланктона, тестированной по концентрации хлорофилла, показывает (Бобров и др., 1995), что слой перемешивания в этих местах равен мощности фотического слоя (до 15 м).

Таблица 15

**Первичная продукция планктона  
в различных районах Белого моря в 1983 г.**  
(с изменениями по: Бобров и др., 1995)

Район исследования	Первичная продукция, мг С /м <sup>2</sup> · ч
Кандалакшский залив	12.5
Онежский залив	6.9
Горло	6.5
Воронка	7.8
Двинский залив	9.9
Бассейн	3.3

В Онежском заливе, Горле и Воронке при хорошо выраженной тенденции к гомотермии в продукционном слое наибольшее влияние на распределение биомассы и продукцию фитопланктона оказывают наличие и глубина залегания пикноклина. Снижение первичной продукции в столбе воды Онежского залива и Горла при сохранении биомассы фитопланктона, примерно равной таковой в Кандалакшском заливе, обусловлено увеличением толщины перемешиваемого слоя в связи с отсутствием скачка плотности и неустойчивостью водных масс. В Воронке некоторое повышение первичной продукции вызвано резким увеличением прозрачности и наличием пикноклина (между 10 и 20 м), ограничивающего слой перемешивания.

Межрегиональные различия уровня продуктивности фитопланктона в значительной степени обусловлены также и продолжительностью вегетационного периода, как рассчитанной (Бобров и др., 1995) по гидролого-метеорологическим характеристикам (Щеголева, 1958), так и определенной экспериментально (Галкина и др., 1988). По этим данным вегетационный период наиболее продолжителен в Кандалакшском заливе (183–210 суток в год). В Онежском и Двинском заливах, а также в Бассейне он имеет среднюю продолжительность: 162, 169 и 153 дня соответственно. В Горле и Воронке вегетационный период длится еще меньше: соответственно 138 и 123 суток в год. В среднем для всего моря длительность периода вегетации фитопланктона составляет около 180 суток. Исходя из различий продолжительности вегетационных периодов в разных районах Белого моря, была предпринята попытка оценить по материалам съемки 1983 г. годовую продукцию фитопланктона в каждой части акватории моря (табл. 16).

Таблица 16

**Годовая первичная продукция планктона  
в Белом море** (по: Бобров и др., 1995)

Район исследования	Первичная продукция, тыс. т. С
Кандалакшский залив	410
Онежский залив	276
Двинский залив	284
Бассейн	198
Горло	170
Воронка	600
Море в целом	1938

Суммарная для всего моря величина годовой первичной продукции оказалась практически равной 2 млн. т органического углерода. Аналогичная съемка, выполненная по всей акватории моря на год раньше (в 1982 г.), осуществлялась с помощью кислородного скляночного метода (Бобров и др., 1995). Как отмечалось выше, этот метод определения величины первичной продукции дает гораздо более высокие величины, чем радиоуглеродный (Сорокин, 1973 а; Федоров и др., 1974; Раймонт, 1983). Действительно, в 1982 г. были получены величины первичной продукции, приблизительно

в 2 раза превосходящие данные 1983 г., полученные с помощью радиоуглеродного скляночного метода. Учитывая, что уровень первичной продукции мог отличаться в разные годы, он был приблизительно оценен величиной порядка 3 млн. т. органического углерода в год.

**Подводя итог изложенным материалам, можно заключить, что средний за ряд лет уровень суточной продукции фитопланктона в течение вегетационного периода равен 250 мг С/м<sup>2</sup>, а средняя для всего моря продолжительность периода вегетации фитопланктона составляет 180 суток.**

Эти данные, вместе взятые, позволяют рассчитать величину первичной продукции в пелагиали всего моря. В результате получается, что в целом за год беломорским фитопланктоном производится 4 млн. т органического углерода, что энергетически эквивалентно  $4.0 \cdot 10^{13}$  ккал. Эта величина вполне сопоставима с приведенными выше результатами анализа (Бобров и др., 1995), согласно которым годовая первичная продукция равна  $3.0 \cdot 10^{13}$  ккал. Близкую величину продукции ( $4.5 \cdot 10^{13}$  ккал) дал также ее расчет, произведенный ранее на основании данных о балансе биогенных элементов (Воронков, 1941). Заметим еще раз, что данные об уровне первичной продукции, полученные последним методом, всегда значительно превышают результаты радиоуглеродного анализа. Аналогично этому величина годовой первичной продукции, рассчитанная по сезонной динамике биомассы фитопланктона, примерно в 1.5–2 раза превышала результаты радиоуглеродного анализа (Федоров, 1970).

Таким образом, в первом приближении можно для дальнейших расчетов сохранить величину годовой продукции фитопланктона в Белом море, рассчитанную на основании данных радиоуглеродного анализа, как равную  $3.0 \cdot 10^{13}$  ккал. При этом оставим для дальнейшего обсуждения высказанные выше соображения о том, что эта величина значительно занижена по сравнению с реальным уровнем продукции.

Если сравнить величины первичной продукции планктона в различных морях российского сектора Арктики, то оказывается, что Белое море уступает Баренцевому, но не по всей акватории последнего, а лишь в его наиболее продуктивных районах. Так, по имеющимся данным (Боб-

ров, 1980) в Баренцевом море только южные прибрежные районы имеют более высокую продукцию фитопланктона: 500–600 мг С/м<sup>2</sup> в сутки. Западные районы с морскими атлантическими водами имеют сходные с беломорскими величины суточной первичной продукции: 250–330 мг С/м<sup>2</sup>. Что касается той части Баренцева моря, где преобладают арктические воды, то в этих районах суточная первичная продукция не превышает 50–140 мг С/м<sup>2</sup>. Следовательно, она в несколько раз меньше таковой в Белом море. Близкие величины привел и В.М. Савинов (1987). Согласно его данным суточная первичная продукция фитопланктона в разных частях Баренцева моря варьировала от 257 до 525 мг С/м<sup>2</sup>.

Остальные российские моря арктического бассейна (Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское) значительно (в 2–3 раза) уступают Белому морю по уровню первичной продукции, и лишь Чукотское море превосходит его (200–500 мг С/м<sup>2</sup> в сутки) по этому показателю продуктивности экосистем пелагиали (Виноградов и др., 2000).

М.Е. Виноградов с соавторами (2000) разделили все арктические моря России на две группы. К первой группе (наиболее продуктивных водоемов) они отнесли Баренцево и Чукотское моря, а ко второй (бедной в отношении первичной продукции) – Карское, Лаптевых и Восточно-Сибирское. Белое море они с этих позиций не рассматривали вовсе, однако, судя по логике их рассуждения, оно должно относиться ко второй группе «бедных» арктических морей, уровень первичной продукции которых поддерживается главным образом за счет аллохтонных биогенных элементов и органических веществ, имеющих речной генезис.

Сравнение всех этих морей, включая Белое, по уровню общей для каждого водоема годовой продукции фитопланктона (табл. 17) на первый взгляд свидетельствует о ее крайне низком уровне в Белом море по сравнению с другими морями, однако такой вывод ошибочен.

Следует учитывать, что Белое море и по объему и по площади гораздо меньше всех остальных морей. Сравнение может быть правомочным только в том случае, если величина валовой первичной продукции фитопланктона будет соотнесена с размерами морей. Поскольку фотосинтез про-

**Годовая первичная продукция планктона  
в арктических морях России**

Море	Годовая продукция фитопланктона, 10 <sup>6</sup> т С	Источник данных
Баренцево	55	Виноградов и др. (2000)
Карское	13.5	"-
Лаптевых	12.5	"-
Восточно- Сибирское	12.5	"-
Чукотское	42	"-
Белое	3.0	Бобров и др. (1995) Бергер (2005)

**Сравнение относительных показателей  
продукции фитопланктона российских арктических морей**  
(по: Бергер, 2005; Бергер, Примаков, 2007)

Море	Площадь моря		Годовая продукция	
	тыс. км <sup>2</sup>	кратность площади Бе- лого моря	т С/км <sup>2</sup>	% от беломор- ской
Баренцево	1424	15.8	38.6	116
Карское	883	9.8	15.3	46
Лаптевых	662	7.4	18.9	57
Восточно- Сибирское	913	10.1	13.7	41
Чукотское	595	6.6	70.6	212
Белое	90	1.0	33.3	100

исходит в пределах относительно небольшого по вертикали фотического слоя, то логичнее сравнить уровни продукции по отношению не к объему, а к площади морей.

Площадь Баренцева моря больше таковой Белого моря приблизительно в 16 раз (Зенкевич, 1963; Добровольский, Залогин, 1965; Бабков, Голиков, 1984 и др.), а его общая годовая продукция фитопланктона больше беломорской примерно в 18 раз (табл. 18).

Если таким же образом сравнить Белое море с остальными арктическими морями России, то окажется, что оно превосходит по годовой продукции фитопланктона все остальные моря (кроме Чукотского): Карское и Лаптевых – примерно в 2 раза, а Восточно-Сибирское – почти в 3 раза. Значительно (в 2 раза) Белое море уступает лишь Чукотскому морю, которое, кстати, по продуктивности фитопланктона почти в 2 раза превосходит и Баренцево море.

Проведенное сравнение (Бергер, 2005; Бергер, Примаков, 2007), во-первых, подтверждает правильность разделения всех арктических морей России на две группы по характеру протекающих в них процессов продуцирования органического вещества и уровню первичной продукции (Виноградов и др., 2000). Во-вторых, оно позволяет либо причислить Белое море к морям первой группы, либо считать его водоемом, занимающим промежуточное положение между выделяемыми группами.

Если оценивать продуктивность Белого моря по приведенным выше усредненным показателям продукции фитопланктона (250 мг С/м<sup>2</sup>), то, согласно принятой классификации (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977), оно занимает промежуточное положение между олиготрофными и мезотрофными водоемами. Для подтверждения корректности этого вывода ниже приведены величины первичной продукции в различных трофических зонах Мирового океана (табл. 19).

Таблица 19

**Зональность вод океана по продукции фитопланктона**  
(с сокращениями по: Лисицин, 2003)

Трофические зоны	Суточная продукция фитопланктона, мг С/ м <sup>2</sup>
Эвтрофные	1500
Мезотрофные	450
Олиготрофные	100
Ультраолиготрофные	20 – 50

Отметим при этом, что такая оценка не является чем-то из ряда вон выходящим, хотя может показаться завышенной для тех, кто привык относить Белое море к числу водоемов с низкой продуктивностью. Кроме того, она и не нова. В связи с этим следует привести вывод, который был сделан специалистами по исследованию первичной продукции отечественных северных морей (Бобров и др., 1995, с. 96): «Белое море по продуктивности фитопланктона (более 100–500 мг С/м<sup>2</sup> в сутки) в современный период можно отнести к мезотрофным водоемам».

Таблица 20

**Доля солнечной энергии, пошедшая на первичную продукцию планктона**  
(с изменениями по: Моисеев, 1989)

Тип вод	Доля солнечной энергии, пошедшая на первичную продукцию планктона, %
Дистрофный	0.03
Олиготрофный	0.07
Мезотрофный	0.24
Эвтрофный	0.38
Гиперэвтрофный	0.99
Мировой океан	0.14

Оценить уровень трофности водоема можно и по доле солнечной энергии, пошедшей на первичную продукцию планктона. На Белом море поступление солнечной энергии варьирует в довольно значительных пределах: от 20 до 230 кал/см<sup>2</sup> в день. Поздней осенью и в начале весны перед таянием льда проникающая солнечная радиация составляет всего около 2.2 кал/см<sup>2</sup> в день. В зимние месяцы сквозь лед и снег проникает ничтожно малое количество света, и этой солнечной энергией можно пренебречь в расчетах. Суммарно за год в водоем проникает около 25 ккал/см<sup>2</sup> (Бобров и др., 1995). Если, исходя из этих данных, рассчитать общее количество солнечной энергии, поступающей в водоем, то получится, что оно равно  $2.25 \cdot 10^{16}$  ккал. Следовательно, доля солнечной энергии, пошедшая на первичную продукцию беломорского планктона, составляет около 0.13%. Таким об-

разом, и по этому показателю Белое море следует отнести к водоемам, занимающим среднее положение между олиго- и мезотрофными морями (табл. 20).

В оценке уровня трофности Белого моря и причислении его к той или иной категории нет единого мнения. В.Д. Федоров с соавторами (1995) относили Белое море к числу олиготрофных водоемов. М.П. Максимова (1984 а) считала его мезотрофным морем. Согласно уже упоминавшейся выше точке зрения Ю.А. Боброва и соавторов (1995) Белое море относится к числу мезотрофных водоемов, а отдельные части беломорской акватории следует причислять к эвтрофным.

Таким образом, сделанный нами вывод о том, что Белое море занимает промежуточное положение между олиготрофными и мезотрофными водоемами, соответствует некой средней позиции, нивелирующей различия приведенных точек зрения перечисленных выше авторов.

Прежде чем закончить оценку продукции фитопланктона в Белом море, необходимо, на наш взгляд, обсудить еще один достаточно важный вопрос, уже частично затронутый выше. Суть его заключается в том, чтобы решить, насколько полученные данные о продукции фитопланктона соответствуют реальным величинам. Как уже неоднократно отмечалось, основной метод, используемый при определении интенсивности фотосинтеза планктонных микроводорослей, – скляночный радиоуглеродный метод. Общеизвестно, что он дает заниженные результаты не только по сравнению с кислородным скляночным методом, но и по сравнению с расчетами первичной продукции на основе данных о биомассе фитопланктона, динамике биогенных элементов и концентрации хлорофилла.

Занижение уровня первичной продукции при использовании радиоуглеродного метода связано в основном как с потерей  $^{14}\text{C}$  в растворенных ассимилятах, так и с разрушением части растительных клеток в процессе фильтрации (Бульон, 1983). Еще одна возможность ошибок связана с потерей наиболее мелких клеток (ультрафитопланктона), проходящих через поры фильтров. Считается, что недоучет фитопланктона в олиготрофных водоемах весьма значителен, так как около 60% его продукции может создаваться микроводорослями с размером клеток меньше 1 мкм (Platt et al., 1995).

Очевидно, что все эти односторонние ошибки, наложенные одна на другую, приводят к существенному занижению продукции фитопланктона по сравнению с ее реальным уровнем. Аналогичного мнения о занижении величины, получаемой прямыми измерениями первичной продукции скляночным методом с использованием  $^{14}\text{C}$ , придерживаются, кроме названных выше, и многие другие специалисты (Peterson, 1980; Jenkins, 1982; Boynton et al., 1983; Виноградов, Шушкина, 1987 и др.). В их работах было показано, что ошибка этого метода определения продукции фитопланктона особенно значительна в олиготрофных морях или частях Мирового океана.

По мнению В.В. Сапожникова – одного из наиболее авторитетных морских гидрохимиков, работающего в настоящее время и на Белом море, реальная величина продукции фитопланктона превышает указанную выше (т.е.  $3 \cdot 10^{13}$  ккал) в 2–3 и даже 5 раз (Сапожников, 2004, 2005).

**Таким образом, учитывая все вышеизложенное, необходимо увеличить приведенный выше показатель первичной продукции по меньшей мере в 2 раза и в дальнейших расчетах исходить из того, что годовая продукция фитопланктона Белого моря эквивалентна энергетически  $6.0 \cdot 10^{13}$  ккал или 670 ккал/м<sup>2</sup>.**

Сразу же следует оговорить, что эта поправка введена только для, так сказать, внутреннего употребления, т.е. для расчетов баланса вещества и энергии в Белом море, и не касается сравнения продукции беломорского фитопланктона с таковым в других морях или Мировом океане в целом. Поскольку там аналогичной коррекции до сих пор не было произведено, то одностороннее двукратное увеличение показателей первичного продуцирования, определенных радиоуглеродным методом, привело бы к искусственному завышению позиции Белого моря по сравнению с другими водоемами.

## **Криофлора**

Сообщества обитателей льда до сих пор остаются одними из наименее изученных элементов в экосистемах морей вообще и Белого моря, в частности (Dunbar, 1986, Мельников, 1989; Житина, Михайловский, 1990).

По имеющимся данным криофлора Белого моря весьма разнообразна: в ее составе насчитываются 205 таксонов (Ильяш и др., 2003). По этому показателю она значительно (почти в 4 раза) богаче баренцевоморской (табл. 21), исследованной А.А. Кузнецовым (2002).

Таблица 21

**Сравнение состава криофлоры  
Баренцева и Белого морей**  
(с изменениями по: Ильяш и др., 2003)

Показатель	Полный список водорослей
<i>Число видов:</i>	
общих	39
только баренцевоморских	16
только беломорских	166
<i>Индекс сходства:</i>	
Жаккара	0.18
Сьеренсена	0.30

Сходство криофлоры сравниваемых морей весьма низкое, по крайней мере при нынешней изученности.

Основу криофлоры на начальных этапах формирования ледового покрова составляют водоросли, вегетирующие в это время в планктоне, – *Ceratium arcticum*, *Proto-peridinium depressum* и *Dinophysis norvegica* (Ильяш и др., 2003). В марте–апреле начинают преобладать типичные ледово-неретические формы *Nitzschia frigida* и *Navicula pelagica*, а также *Entomoneis paludosa* и *Fragilariopsis oceanica*.

После образования льда, происходящего в Белом море обычно в конце ноября–декабре, его заселение осуществляется за счет проникновения водорослей из подледной воды и их поднятия по межкристаллическим каналам (Syvertsen, 1991). В дальнейшем микроводоросли проникают практически во всю толщу льда.

Обилие криофлоры сохраняется на довольно низком уровне с начала зимы вплоть до февраля (рис. 13).

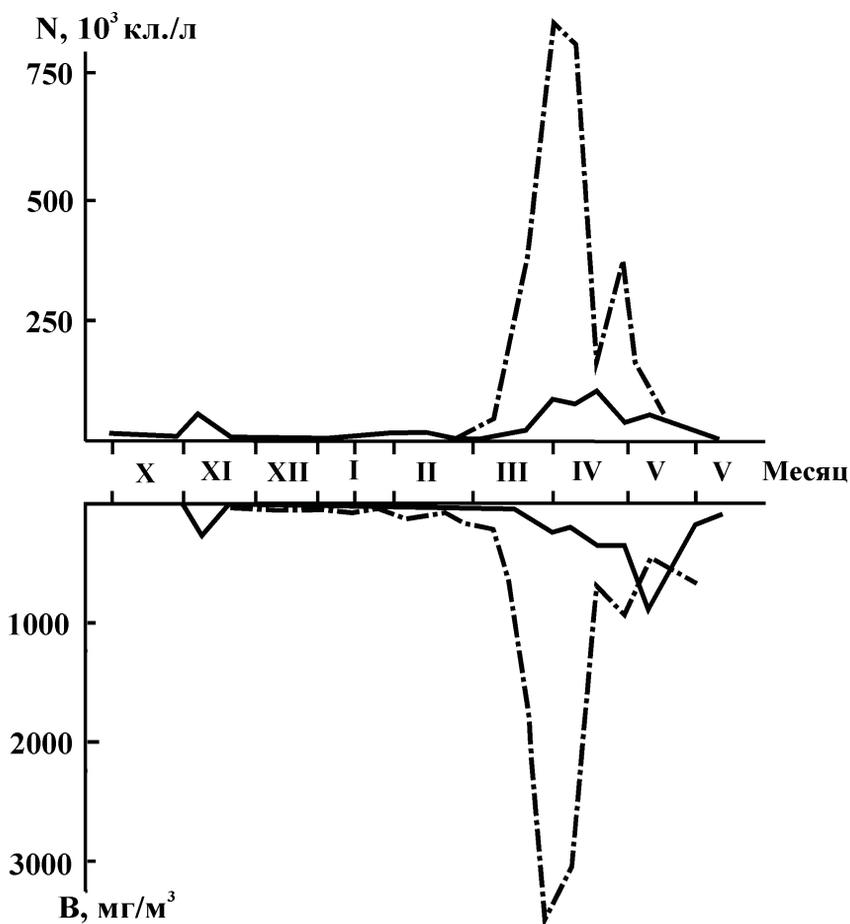


Рис. 13. Сезонная динамика обилия ( $N$  – плотность,  $B$  – биомасса) криофлоры в толще льда (пунктирная линия) и фитопланктона (сплошная линия) в подледной воде в проливе Великая Салма (по: Михайловский, Житина, 1989)

В этот период на фоне крайне низких биомасс фитопланктона в прибрежных районах с глубиной до 10 м доля криофлоры в суммарной биомассе микроводорослей в столбе воды под  $1 \text{ м}^2$  составляет от 80 до 99%.

В дальнейшем по мере нарастания продолжительности светового периода происходит изменение видового состава (рис. 14) и увеличение обилия криофлоры, на долю которой в апреле приходится около 20% суммарной биомассы микроводорослей (Ильяш и др., 2003).

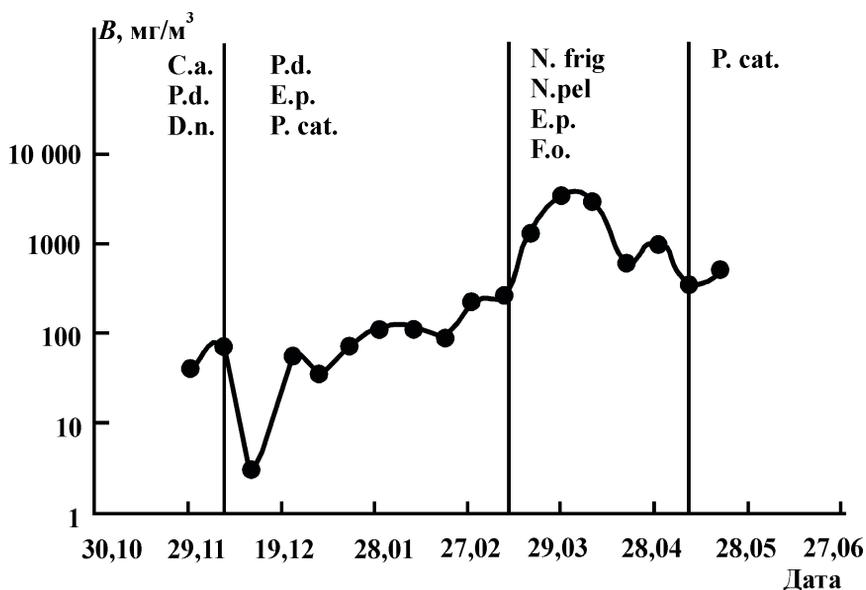


Рис. 14. Доминирующие виды и динамика биомассы криофлоры в нижней части льда в проливе Великая Салма, сезон 1973–1974 гг. (по: Ильяш и др., 2003): **С.а.** – *Ceratium arcticum*; **Р.д.** – *Proto-peridinium depressum*; **Е.п.** – *Entomoneis paludosa*; **Н.пел.** – *Navicula pelagica*; **Н.фриг.** – *Nitzschia frigida*; **Р.кат.** – *Peridinella catenata*; **Д.а.** – *Dinophysis norvegica*; **Ф.о.** – *Fragilariopsis oceanica*.

Распределение криофлоры в толще льда также меняется по сезонам. В начале зимы она распределена равномерно по всей толще льда, а в феврале–марте водоросли становятся более обильными в верхней части льда.

В апреле распределение криофлоры меняется на противоположное (рис. 15). Существенные изменения претерпевает при этом и общее обилие ледовых микроводорослей. С начала образования льда по середину зимы, т.е. с конца ноября–начала декабря по февраль, как следует из приведенных данных (см. рис.15), показатели обилия криофлоры минимальны. Затем биомасса ледовых микроводорослей резко возрастает, достигая максимума в марте–апреле, вплоть до таяния льда (обычно в середине мая). Весной на ее долю приходится около 20% от суммарной биомассы микроводорослей, в том числе и фитопланктонных (Ильяш и др., 2003).

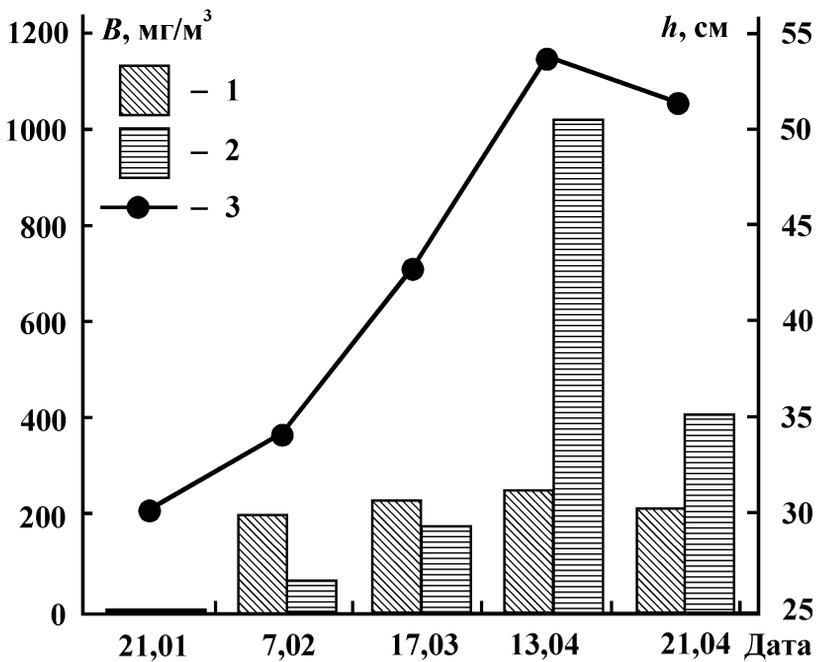


Рис. 15. Биомасса криофлоры в верхней (1) и нижней (2) части льда и его толщина (3) в проливе Великая Салма в 1977г. (по: Ильяш и др., 2003)

Рост обилия криофлоры с увеличением длительности светового периода и интенсивности инсоляции сопровождается увеличением концентрации хлорофилла (Кузнецов, 1989), содержание которого во льду меняется от 10 мг/м<sup>2</sup> (губа Чупа – декабрь) до 190 мг/м<sup>2</sup> (пролив Великая Салма – март). По данным этого же автора максимальная часовая продукция криофлоры в апреле составляет 10 мг С /м<sup>2</sup>.

Очевидно, что имеющихся данных крайне мало, и необходимы дальнейшие исследования криофлоры. Однако даже те очень скудные сведения, которые имеются в литературе на данный момент, позволяют в самом первом приближении оценить величину продукции криофлоры, приняв следующие допущения:

1. Если судить по динамике обилия криофлоры в зимне-весенний период, то ее средняя продукция, составляет примерно половину от максимальной, т.е. около 5 мг С /м<sup>2</sup> в час (Кузнецов, 1989).

2. Вегетационный период, как и в случае с фитопланктоном, длится около полугода. Средняя длительность светового периода в течение суток с ноября по май составляет около 10 ч.
3. Лед имеет толщину около 1 м и покрывает практически все море.

Исходя из этого, можно рассчитать суммарную продукцию криофлоры за весь вегетационный период, внося при этом такую же поправку на ошибку радиоуглеродного метода определения продукции, которая была сделана выше в отношении фитопланктона. В результате расчетов получим, что **продукция криофлоры в Белом море эквивалентна приблизительно  $1.6 \cdot 10^{13}$  ккал или 180 ккал/м<sup>2</sup>, что составляет около четверти (27%) от продукции фитопланктона.**

### 3. Зоопланктон

Исследования зоопланктона Белого моря, начавшиеся в конце XIX столетия, первое время носили лишь качественный характер (Вагнер, 1885; Педашенко, 1897; Линко, 1900). Они продолжались и в дальнейшем (Виркетис, 1928; Хмызникова, 1947 и др.), но, начиная с 30–40-х годов прошлого столетия (Богоров, 1932; Яшнов, 1940; Хмызникова, 1947 и др.), к ним стали добавляться количественные данные о показателях обилия, распределении и жизненных циклах зоопланктонных организмов (Камшилов, 1951, 1952, 1957). Эта составляющая планктонологических работ стала особенно ощутимой после начала исследований на биологических станциях Московского университета и Зоологического института РАН (Перцова, 1962, 1970; Прыгункова, 1967, 1974, 1987а; Перцова, Прыгункова, 1995).

В результате этих работ было установлено, что видовой состав беломорского зоопланктона значительно беднее такого в Баренцевом море. Основу планктонной фауны составляют Copepoda, которых по разным источникам насчитывается около 35 видов. Образуя большую часть биомассы зоопланктона, эти ракообразные служат главным

источником пищи для многих обитателей пелагиали Белого моря (рыб, медуз и гребневиков).

Наиболее разнообразен по видовому составу зоопланктон Кандалакшского залива. Минимальное число видов зоопланктонных организмов было зарегистрировано в Мезенском заливе и Воронке.

С зоогеографической точки зрения основу планктона составляют арктическо-бореальные и бореальные элементы. Последние в массе развиваются в летнее время в поверхностном, хорошо прогреваемом горизонте. При этом скорость их развития близка или даже превосходит такую в бореальных районах Мирового океана, где эти рачки дают за год до 6 поколений (Marshall, 1949). Некоторые виды данного комплекса, например, *Oithona similis*, в отдельные годы могут иметь в Белом море 3 поколения (Прыгункова, 1974). Арктические виды большую часть года проводят на глубинах более 25 м, поднимаясь к поверхности лишь весной и в начале лета, когда происходит их активное развитие. Затем они вновь опускаются на глубину, а их развитие останавливается. Арктическо-бореальные формы, отличающиеся наибольшей эвритермностью, развиваются в течение длительного периода.

Динамика развития зоопланктона меняется от года к году в зависимости от температуры воды. Обычно изменения обилия носят моноциклический характер и приходятся на июль – август. В наиболее теплые годы наблюдаются два пика численности: первый приходится на начало июня, а второй – на август (рис. 16).

В холодные годы обилие зоопланктона нарастает крайне медленно и достигает своего единственного максимума лишь в конце августа. При этом пик обилия менее выражен, чем в более теплые годы. Чередование теплых и холодных лет и соответствующих им изменений обилия зоопланктона происходит с интервалом в 5–6 лет (Бабков, Прыгункова, 1974; Прыгункова, 1987; Перцова, 1970, 1980, 1984; Перцова, Прыгункова, 1995).

Несмотря на наличие значительных межгодовых колебаний, среднемноголетние показатели обилия сохраняются практически без изменений на одном уровне на протяжении, по крайней мере, 40 лет (рис. 17).

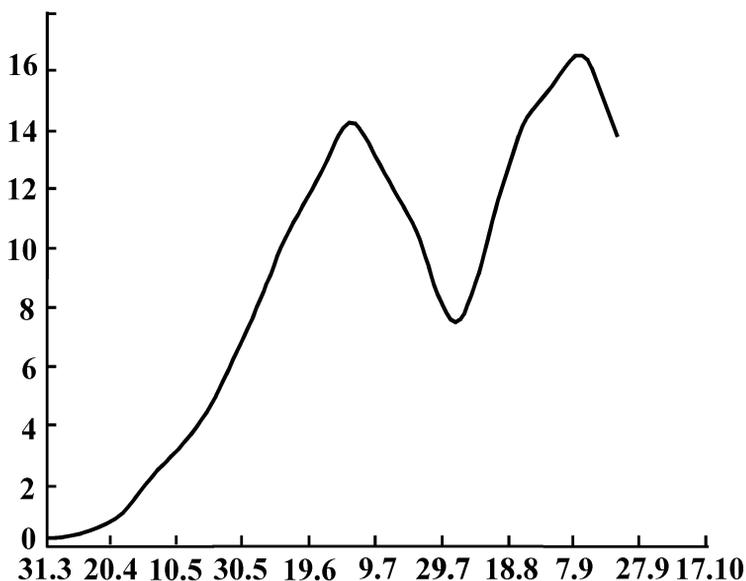


Рис. 16. Сезонная динамика обилия зоопланктона (с сокращениями по: Naumov et al., 2003).  
По оси абсцисс – время; по оси ординат – плотность, тыс. экз./м<sup>3</sup>.

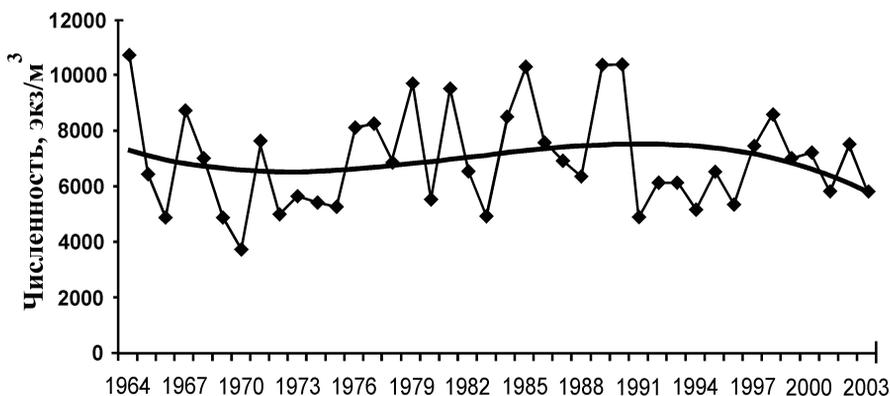


Рис. 17. Многолетние изменения средних значений плотности зоопланктона за летние месяцы (с июля по сентябрь) в устьевой части губы Чупа (по: Бергер и др., 2004).  
*Жирной линией обозначен полиномиальный тренд третьей степени.*

Пространственные изменения обилия беломорского зоопланктона весьма значительны. Если говорить о вертикальных изменениях, то с глубиной биомасса зоопланктона

значительно уменьшается. Так, например, по данным мониторинга в устьевой части губы Чупа в период с 1963 по 1981 гг. средняя биомасса зоопланктона в летнее время в поверхностных водах (слой 0–10 м) была равна 356 мг/м<sup>3</sup> (Berger et al., 2003). В те же годы в центральной части Кандалакшского залива на глубинах от 100 до 300 м она была меньше в 3 с лишним раза: 114 мг/м<sup>3</sup> (Прыгункова, 1987).

Наряду с вертикальными градиентами, весьма существенны изменения обилия зоопланктона, регистрируемые в разных районах моря. Как правило, в прибрежных районах, особенно в кутах заливов и губ, зоопланктон значительно обильнее, чем в открытых участках, вдали от берегов. Что касается разных частей акватории моря, то приходится признать, что не все они изучены достаточно подробно. Наиболее исследован зоопланктон Кандалакшского залива. По многолетним данным (с 1963 по 1981 гг.) средняя для всей водной толщи залива биомасса зоопланктона колебалась на глубинах от 0 до 300 м в относительно небольших пределах: от 140 до 232 мг/м<sup>3</sup> при среднем значении около 200 мг/м<sup>3</sup> (Прыгункова, 1987).

Длительное время (примерно до конца 80-х годов прошлого столетия) количественные сборы зоопланктона в других частях Белого моря (кроме Кандалакшского залива) были единичны (Яшнов, 1940; Эпштейн, 1963; Перцова, 1980; Прыгункова, 1987). Кроме того, полученные данные было трудно сравнивать из-за того, что сборы зоопланктона осуществлялись не по единой программе. Ситуация значительно улучшилась после того, как сотрудники СевПИПРО с 1970 по 1988 гг. осуществили несколько рейсов и исследовали распределение зоопланктона во всей акватории Онежского и Двинского заливов, включая и плохо исследованные до этого кутыевые участки этих заливов (Трошков, 1998; Трошков, Слонова, 2000; Трошков, Фролов, 2005). По полученным данным среднегодовая биомасса зоопланктона Онежского залива в изученные годы составляла 150 мг/м<sup>3</sup> при колебаниях по сезонам от 190 г/м<sup>3</sup> (весна–лето) до 66 мг/м<sup>3</sup> (осень). За этот же период наблюдений среднегодовая биомасса зоопланктона Двинского залива составила 295 мг/м<sup>3</sup>. Весенняя биомасса в среднем была – 278, летняя – 378, а осенняя – 91 мг/м<sup>3</sup> (Трошков, Слонова, 2000).

В результате анализа всех имеющихся материалов можно подвести некоторые итоги и охарактеризовать среднее обилие зоопланктона в Белом море. При общей обедненности видового состава беломорского зоопланктона по сравнению с баренцевоморским, о чем уже говорилось в начале этого раздела, количественные показатели его развития не уступают таковым в Баренцевом море. В конце 80-х годов прошлого столетия было определено, что средняя биомасса зоопланктона в Белом море составляет по разным подсчетам от 160 до 200 мг/м<sup>3</sup> (Перцова, Прыгункова, 1995). Если учесть результаты исследований последних лет, значительно пополнивших наши представления об обилии зоопланктона Белого моря в целом, то можно подсчитать, что средняя биомасса зоопланктона ближе не к 160, а к 200 мг/м<sup>3</sup>. Эту величину мы и будем использовать в дальнейших расчетах баланса вещества и энергии в беломорских экосистемах. При этом следует отметить, что как в более богатых районах моря с «бассейновой» структурой вод, так и в более бедных участках акватории, характеризующихся повышенной гидродинамикой и вертикальной гомотермией, были неоднократно зарегистрированы случаи гораздо более высокого обилия зоопланктона. Так, максимальные биомассы зоопланктона, обнаруженные в Кандалакшском заливе, достигали 2.5 г/м<sup>3</sup> (Перцова, Прыгункова, 1995), а в Двинском заливе – 0.8 г/м<sup>3</sup> (Бондаренко, 1994) и 7.6 г/м<sup>3</sup> (Трошков, Слонова, 2000). Наибольшая биомасса зоопланктона, отмеченная в Горле, была равна 1.8 г/м<sup>3</sup> (Трошков, 1998).

Что касается зоопланктона Баренцева моря, то согласно современным данным (Дружинина, Марасаева, 2004), его обилие (средняя биомасса) оценивается величинами от 50 до 200 мг/м<sup>3</sup>. Сравнение этих данных по двум соседним морям в очередной раз убеждает в ошибочности причисления Белого моря к разряду водоемов с низкой биологической продуктивностью. Беломорский зоопланктон не только не беднее баренцевоморского, но даже превосходит последний по показателям обилия.

Таким образом, в давнем споре о том, беднее ли количественно беломорский зоопланктон, чем баренцевоморский (Зенкевич, 1947, 1963; Эпштейн, 1963) или нет (Яшнов, 1940; Камшилов, 1951, 1957), можно, наконец, поста-

вить точку. Очевидно, что полярность взглядов этих исследователей была обусловлена недостаточностью данных об обилии зоопланктона в сравниваемых водоемах. Сейчас, когда этот пробел в основном заполнен, можно утверждать, что **зоопланктон Белого моря не беднее количественно (по биомассе) баренцевоморского, хотя и уступает последнему по числу видов.**

В связи с этим весьма показателен вывод из уже упоминавшейся работы (Трошков, Слонова, 2000, с.161): *«В целом биомассы зоопланктона Двинского и Онежского заливов находятся на достаточно высоком уровне и не только не уступают биомассе баренцевоморского зоопланктона, но в некотором отношении и превосходят ее».*

Приведенные выше результаты позволяют сравнить обилие зоопланктона в Белом море и с аналогичными показателями в Мировом океане в целом. Ранее (Berger, Kosobokova, 2001) это уже было сделано. Сейчас, однако, целесообразно повторить сравнение, исходя из уточненных данных.

Объем Белого моря (5.4 тыс. км<sup>3</sup>) примерно в 250 тысяч раз меньше объема Мирового океана (1341 млн. км<sup>3</sup> – Моисеев, 1989; Гершанович и др., 1990). Содержание зоопланктона в Мировом океане оценивается величиной порядка  $21 \cdot 10^9$  т (Виноградов, 1955; Богоров и др., 1968). В Белом море при среднем обилии 200 мг/м<sup>3</sup>, общая биомасса зоопланктона составляет  $1.08 \cdot 10^6$  т. Следовательно, биомасса зоопланктона Белого моря меньше таковой в Мировом океане приблизительно в 19 тысяч раз.

**Из этого следует, что общая масса зоопланктона в Белом море, отнесенная к единице объема воды, превосходит таковую в Мировом океане в 13 раз.**

Зоопланктон занимает промежуточное положение в трофической цепи между фитопланктоном, с одной стороны, и рыбами – с другой. Вместе с величиной первичной продукции показатели обилия и продуктивности сообществ зоопланктона являются наиболее адекватными показателями общего продукционного потенциала того или иного водоема (Богоров, 1974).

Задача расчета продукции зоопланктона Белого моря решалась двумя различными способами: во-первых, с помощью балансового равенства обменных процессов в попу-

лящих основных видов планктонных ракообразных (Примаков, Бергер, 2007), и, во-вторых, с помощью  $P/V$ -коэффициента и показателей обилия зоопланктона (Бергер, 2005; Бергер и др., 1995).

В соответствии с классическими представлениями (Boysen-Jensen, 1919; Thienemann, 1931) продукция популяции в соответствии с тем, что уже отмечалось ранее (см. гл. 1), рассматривается (Винберг, 1968) как сумма прироста биомассы с какого-то определенного момента ( $B_t - B_0$ ) и биомассы элиминированных за это время особей ( $B_e$ ):

$$P = (B_t - B_0) + B_e.$$

Это равенство формально обеспечивает расчет величины продукции лишь в самом общем виде. Такой подход применим только к популяциям с четко выраженными сменяющимися друг друга генерациями, появляющимися в сжатые по сравнению с длительностью своего существования сроки.

К планктонным популяциям он приложим с большими ограничениями, хотя именно таким путем была оценена продукция массового моноциклического рачка *Calanus finmarchicus* в Баренцевом (Яшнов, 1940; Камшилов, 1958) и Норвежском (Тимохина, 1968) морях, а также *Diatomus salinus* – в Аральском море (Яблонская, Луконина, 1962) и некоторых других видов.

Этими авторами фактически применялся один и тот же методический подход: определялся момент достижения максимума численности популяции, а затем наблюдения проводились через короткие промежутки времени.

Однако при этом получаются заниженные величины продукции, так как она оценивается фактически для вегетационного периода, а не для всего года, поскольку расчет начинается только с момента достижения популяцией максимальной численности и не учитываются особи, родившиеся до этого (Тимохина, 1968; Грезе, 1973; Воронина и др., 1979).

Численность может оказаться заниженной также из-за недостаточной частоты съемок, вследствие чего ее кратковременное нарастание до максимума может быть пропущено. Кроме того, к значительным ошибкам может приводить также и осреднение данных, полученных с довольно больших акваторий, где даже в пределах одной водной массы развитие популяции происходит не всегда синхронно (Воронина и др., 1982).

Следовательно, этот способ определения продукции трудоемок и недостаточно точен, поэтому приходится прибегать к методам, позволяющим оценивать ее на основании данных кратковременных экспериментов, а немногочисленные прямые наблюдения за скоростью роста использовать для их корректировки (Грезе, 1983). Такой подход используется для расчета продукции популяции копепод (Bergreen et al., 1988; Kiorboe, Nielsen, 1994). Перспективным представляется также метод, основанный на выделении отдельных размерных групп веслоногих раков с последующим культивированием в естественной среде (Borgman et al, 1979; Nichols, Thompson, 1991).

Помимо вышеперечисленных экспериментальных способов определения продукции водных беспозвоночных, достаточно широко применяются расчетные методы ее оценки (Винберг, 1968; Иванова, 1985; Алимов, 1989 и др.). В их основу положено балансовое равенство обменных процессов особи, популяции или сообщества:

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

где  $C$  – рацион,  $P$  – продукция,  $R$  – скорость метаболизма (дыхания),  $f$  – коэффициент усвояемости пищи.

Величина  $f$  для большинства организмов колеблется в пределах от 0.6 до 0.9 и для приблизительных расчетов может быть принята равной 0.8 (Conover, 1966; Винберг, 1968).

В основу произведенных нами расчетов продукции, (Примаков, Бергер, 2007) были положены данные, собиравшиеся круглогодично в течение ряда лет на уже упоминавшейся неоднократно станции Д-1, расположенной в устьевой части губы Чупа. Величины рациона и скорости метаболизма исследованных планктонных ракообразных рассчи-

тывали с помощью общепринятых методов (Сущеня, Хмелева, 1967; Винберг, 1968; Сущеня, 1972; 1975; Иванова, 1985; и др.). Поскольку в Белом море на долю ракообразных приходится до 85% численности и до 95% биомассы зоопланктона (Перцова, Прыгункова, 1995), мы пренебрегли вкладом в общую продукцию зоопланктона Chaetognatha, Appendicularia и Hydrozoa. Не были также учтены меропланктонные организмы и микрозоопланктон, представленный в основном инфузориями. Вклад микрозоопланктона в общую продукции планктонных животных Белого моря был оценен И.М. Примаковым позже (Бергер и др., 2007).

Результаты расчетов продукционных характеристик для основных видов зоопланктона приведены в табл. 23.

Таблица 23

**Продукционные характеристики основных видов зоопланктона**  
(с сокращениями по: Примаков, Бергер, 2007)

Вид	<i>N</i> , экз/м <sup>3</sup>	<i>B</i> , мг/м <sup>3</sup>	<i>C</i> , мг/м <sup>3</sup> за год	<i>P</i> , мг/м <sup>3</sup> за год	<i>P/B</i> за год
<i>Calanus glacialis</i>	26	46.8	536.7	305.3	6.5
<i>Metridia longa</i>	59	20.4	374.5	142.5	7.0
<i>Pseudocalanus minutus</i>	2785	86.2	2690	882.3	10.2
<i>Acartia longiremis</i>	120	2.4	90.1	26.2	10.8
<i>Centropages hamatus</i>	236	4.0	184.6	47.7	12.0
<i>Temora longikornis</i>	4708	6.6	485.5	80.5	12.2
<i>Oithona similis</i>	210	3.0	113.2	33.8	11.4
<i>Oncaea borealis</i>	1688	1.3	108.4	15.4	12.2
<i>Microsetella norvegica</i>	552	4.7	240.6	50.6	10.8
Cladocera	48	0.9	44.2	13.8	14.7
Для всего сообщества	10432	176	4868	1598	9.1

Типичная картина сезонной динамики продукционных характеристик зоопланктона на станции Д-1 проиллюстрирована результатами расчетов, выполненных на основании данных 1999 г. (рис. 18). Суточная продукция зоопланктонного сообщества варьировала от 0.8 до 16.4 мг/м<sup>3</sup>, а интегральная годовая продукция составила 1.6 г/.

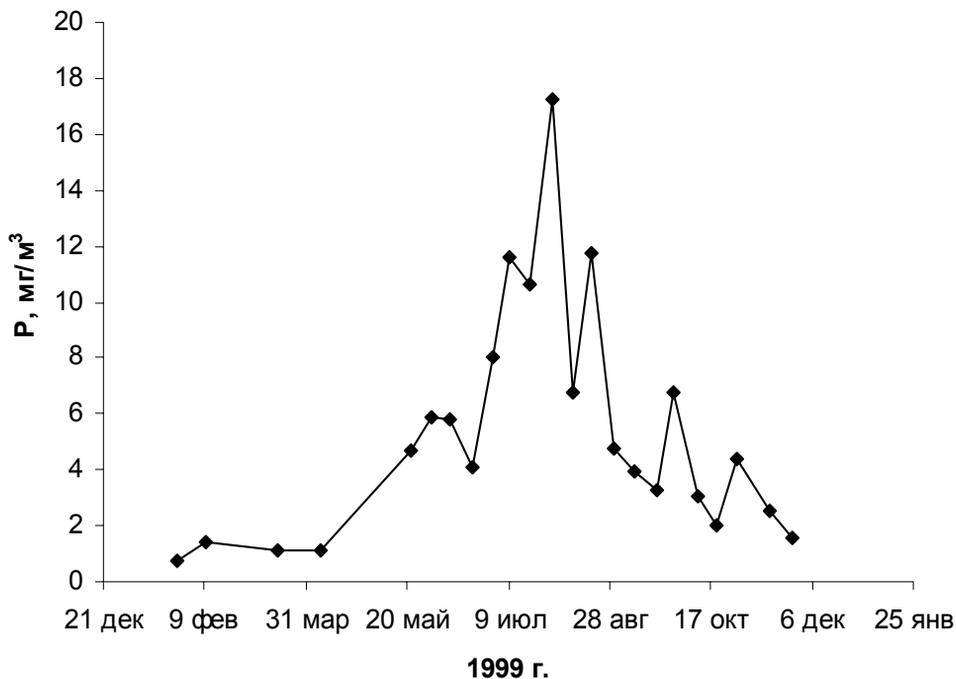


Рис. 18. Годовая динамика продукции зоопланктона ( $P_z$ ) на станции Д-І в устьевой части губы Чупа в 1999 г. (по: Примаков, Бергер, 2007)

Таблица 24

**Летние величины численности ( $N_z$ ), биомассы ( $B_z$ ) и продукции ( $P_z$ ) планктонных ракообразных изучаемых акваторий** (с сокращениями по: Примаков, 2002)

Показатель	Станция VIII*	Губа Никольская	Эстуарий р. Кереть
Численность, экз/м <sup>3</sup>	10860±5840	32150±7370	50840±4890
Биомасса, мг влажн. массы /м <sup>3</sup>	366±124	197±27	412±44
Суточная продукция, мг влажн. массы/м <sup>3</sup>	10.5±1.4	10.6±2.0	16.3±0.8

\* Станция VIII расположена в открытой части Кандалакшского залива (глубина около 200 м).

Аналогичные расчеты (табл. 24) продукции зоопланктона были выполнены (Примаков, 2002) на основании материалов, собранных в других частях Кандалакшского залива (эстуарии р. Кереть, губе Никольской и др.).

Просуммировав и усреднив данные обеих работ, можно заключить, что продукция зоопланктона в среднем за все сезоны составляет около  $5 \text{ мг/м}^3$  в сутки. В целом для Белого моря величина продукции составляет около 9.85 млн. т. в год, что при калорийности зоопланктонных ракообразных около  $0.5 \text{ ккал/г}$  влажной массы (см. табл. 1) эквивалентно  $4.9 \cdot 10^{12} \text{ ккал/год}$ .

Валовую продукцию зоопланктона, можно рассчитать и иным способом, через годовой  $P/B$ -коэффициент. Ранее (Бергер и др., 1995; Бергер, 2005) мы исходили из того, что, как сказано в учебнике по гидробиологии А.С. Константинова (1986), этот коэффициент для зоопланктона равен 2.5. Последующее знакомство с дополнительной литературой и устные сведения, полученные при обсуждении от ряда специалистов, показали, что эта величина занижена в 3–4 раза.

Величина  $P/B$ -коэффициента существенно варьирует у одного или того же вида планктонных ракообразных в зависимости от широты и соответственно температуры воды мест обитания. В Центральной Арктике годовой  $P/B$ -коэффициент *Calanus hyperboreus* был равен 0.3 – 0.76 (Кособокова, 1986). По данным того же автора в Белом море его величина у *C. glacialis* составляла 5.4, а у *C. finmarchicus* в Норвежском море она варьировала от 0.6 до 8.8.

Для зоопланктона мелководья Баренцева моря приведена величина годового  $P/B$ -коэффициента, равная 6.9 (Камшилов, 1958). Годовой  $P/B$ -коэффициент для зоопланктона Мирового океана по данным П.А. Моисеева (1989) в среднем равен 10. Сходный данные приводятся (Шунтов, 1985) для зоопланктона Охотского моря, более близкого к Белому морю по термическому режиму, чем океан в целом.

Не останавливаясь больше на анализе этих данных, отметим, что и в наших последних расчетах годовой  $P/B$ -коэффициент был для различных исследованных видов ра-

вен в среднем 9.1 (табл. 23)\*. Приняв эту величину за основу, нетрудно подсчитать годовую продукцию всего беломорского зоопланктона, исходя из данных о его средней биомассе. Общее содержание зоопланктона в Белом море при средней биомассе около 200 мг/м<sup>3</sup> составляет 1.08 млн. т. Следовательно, масса всего зоопланктона, содержащегося в Белом море, эквивалентна 0.52·10<sup>12</sup> ккал, а продукция зоопланктона составляет порядка 4.7·10<sup>12</sup> ккал/год.

**Таким образом, расчеты годовой продукции зоопланктона, выполненные двумя способами, дали весьма близкие результаты, усреднив которые получим величину 0.48 · 10<sup>13</sup> ккал.**

Исходя из установленных соотношений (табл. 23) и уровня продукции зоопланктона, можно определить годовой рацион всех планктонных ракообразных Белого моря, который равен 2.2 · 10<sup>13</sup> ккал.

**Годовая продукция зоопланктона всего моря эквивалентна 4.8·10<sup>12</sup> ккал, что в пересчете на 1 м<sup>2</sup> составляет около 50 ккал. Годовой рацион зоопланктона в энергетическом выражении соответствует 2.2·10<sup>13</sup> ккал или примерно 245 ккал/м<sup>2</sup>.**

При этом следует отметить, что точность расчетов рациона и продукции зоопланктона весьма приближительна

---

\* В качестве комментария к этому выводу следует заметить, что принятая в наших расчетах величина калорийности планктонных *Sopropoda*, равная 0.5 ккал/г влажной массы (см гл.1), по-видимому, занижена. С помощью метода бихроматного окисления показано (Кособокова, 1980), что калорийность беломорских планктонных ракообразных *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и *Pseudocalanus elongatus* равна соответственно 1.58, 0.75 и 0.67 ккал/г влажной массы, а их средняя калорийность – 1 ккал/г влажной массы, что в 2 раза превосходит величины калорийности планктонных копепод, использованные в наших расчетах. Эти данные не были приняты во внимание по той причине, что они значительно отличаются от аналогичных величин, приводимых другими авторами (см. табл.1) и нуждаются в проверке. При этом не исключено, что они ближе к истине и отражают особенность не только беломорских копепод, заключающуюся в более высоком содержании жира в их теле (Кособокова, 1980), но и, возможно, полярного рачкового планктона в целом. Последнее предположение подтверждают данные о том, что калорийность антарктических *Euphasia superba* равна 1.1 ккал/г влажной массы (Чекунова, Рыкова, 1974).

по причине того, что соотношение хищных и нехищных видов остается неизвестным. К этому необходимо также добавить, что данные о биомассе и численности зоопланктона скорее всего значительно занижены из-за недоучета малых форм: так называемого *никопланктона*, обычно проходящего через мельничное сито, используемое в стандартных орудиях лова зоопланктона. Сказанное относится и к фитопланктону (Сапожников, 2005), однако в случае с зоопланктоном без дополнительных данных преждевременно вносить соответствующие поправки в расчеты.

Частично заполнить этот пробел позволяют данные о продукции планктонных инфузорий, полученные И.М. Примаковым (Бергер и др., 2007). Согласно их результатам продукция микрозоопланктона в Белом море была приблизительно оценена в  $550 \text{ мг/м}^3$  за год. Исходя из этого, можно подсчитать, что **годовая продукция микрозоопланктона всего моря эквивалентна энергетически  $1.5 \cdot 10^{12}$  ккал.**

Расчеты рациона микрозоопланктона ранее не производились из-за недостатка необходимых сведений. Однако, исходя из того, что у растительных форм коэффициенты усвояемости пищи и эффективности продукции равны соответственно 0.6 и 0.20–0.24 (Алимов, 1989), можно приблизительно определить рацион микрозоопланктона. Расчеты, произведенные И.М. Примаковым, дали величину рациона, равную  $1 \cdot 10^{13}$  ккал/год.

**Таким образом, суммарная величина годовой продукции беломорского мезо- и микрозоопланктона составляет около  $6.3 \cdot 10^{12}$  ккал, а рацион –  $3.2 \cdot 10^{13}$  ккал.**

Согласно представленным выше результатам, микро- и мезозоопланктоном за год суммарно потребляется весьма существенная (не менее половины) часть энергии, продуцируемой фитопланктоном. На первый взгляд такие трофические отношения могут показаться слишком напряженными для нормального функционирования экосистем беломорской пелагиали, однако рассчитывать количественные взаимоотношения между фито- и зоопланктоном путем деления энергетического эквивалента продукции фитопланктона на величину потребления энергии зоопланктоном нельзя, поскольку планктонные микроводоросли – не единственный источник питания зоопланктона. Как

уже отмечалось, существенную роль в питании последнего составляют бактерии, находящиеся в толще воды в свободном состоянии либо ассоциированные с детритом (Сорокин, 1973 б; Парсонс и др., 1982; Теплинская, 1995 и др.). Таким образом, есть все основания считать, что суммарная продукция бактерио- и фитопланктона, составляющая в Белом море около  $3.0 \cdot 10^{14}$  ккал/год, примерно на порядок превышает потребление энергии зоопланктоном. Если к этому добавить продукцию криофлоры, составляющую около 1/4 от продукции фитопланктона (Бергер, 2006), то сумма составит около  $3.2 \cdot 10^{14}$  ккал/год.

Итак, оказывается, что потребление энергии и вещества мезо- и микрозоопланктоном обеспечено количеством пищи, на порядок превосходящим его. Следовательно, трофические отношения между беломорскими консументами первого порядка, составляющими основу зоопланктона, с одной стороны, и бактерио- и фитопланктоном, включая криофлору, с другой стороны, вполне нормальные, а не напряженные.

К этому следует добавить, что из-за отсутствия данных о том, какую долю составляют хищные формы зоопланктона, произведенные расчеты весьма приблизительны, поскольку совершенно не учтено потребление пищи внутри сообщества зоопланктонных организмов. Очевидно, что чем больше доля хищников, тем меньше, по сравнению с указанным выше, будет общее потребление пищи зоопланктоном, который выедается не только рыбами, гребневиками, медузами и другими животными, но и собственными зоопланктонными хищниками.

## **Глава 4. БЕНТОС**

Начало исследований беломорского бентоса было положено сборами Ф.Ф. Яржинского во время экспедиции, организованной Санкт-Петербургским обществом естествоиспытателей в 1869 г. Несколько лет спустя сборы беломорских организмов продолжили Н.П. Вагнер и К.С. Мерещковский. Вскоре вслед за этим начала действовать Соловецкая биологическая станция, на которой, кроме названных выше, работали такие известные биологи, как С.М. Герценштейн, Г.А. Кляуге, Н.М. Книпович, В.В. Редикорцев, К.К. Сент-Илер и многие другие. В результате их исследований не только значительно пополнились знания о биоте Белого моря, в том числе и о его донных обитателях, но была заложена основа наших современных представлений на эту тему. Существенным дополнением к этому послужили труды Н.М. Книповича и Л.Л. Брейтфуса во время экспедиций на судне «Андрей Первозванный» (Брейтфус, 1906), работы К.М. Дерюгина (1928) и многих других исследователей, в том числе сотрудников нескольких биологических станций, три из которых продолжают исследовать Белое море и в наши дни. Более детальные сведения о работе этих ученых можно найти в статье об исследовании бентоса Белого моря (Луканин и др., 1987) и в недавно опубликованной монографии А.Д. Наумова (2006).

К сожалению, несмотря на большое число выполненных исследований, приходится констатировать, что беломорский бентос остается все еще недостаточно изученным. В первую очередь это касается микро- и мейобентоса, а также характеристики продукционных процессов, протекающих в экосистемах бентали Белого моря.

# 1. Микро- и мейобентос

## Бактериобентос

Данные о составе, обилии, распределении и интенсивности продукционных процессов бактериального населения морских донных отложений еще более ограничены и эпизодичны по сравнению с аналогичными данными о бактериопланктоне, обсуждавшимися в предыдущей главе. Особенно мало известно в этом отношении о бактериобентосе северных морей, в том числе и Белого моря.

Показатели обилия бактерий в осадках сильно варьируют в зависимости от трофности морей. Наибольшие численности и биомассы бактериобентоса ( $1-9 \cdot 10^9$  кл./г и 0.4–5 г/кг осадка соответственно) обнаружены в донных осадках высокопродуктивных прибрежных участков Каспийского и Аральского морей, а также в осадках тропического шельфа и коралловых биоценозов. В донных осадках глубоких олиготрофных областей океана плотность, биомасса и продукция бактерий снижаются в тысячи раз. Кроме того, установлено, что продукция бактерий резко падает в толще осадков. Бактерии локализованы в самом верхнем слое грунта. Глубже 5–20 см живая микрофлора отсутствует (Сорокин, 1973 б).

Плотность бактериобентоса в поверхностном слое грунта в Норвежском, Гренландском, Баренцевом, Белом и Карском морях выражалась в миллионах и миллиардах клеток в 1 г сырого грунта, а биомасса – в сотнях миллиграммов в слое грунта толщиной 1 см на площади в 1 м<sup>2</sup> (табл. 25).

Приведенные материалы наглядно иллюстрируют справедливость заключения о том, что показатели обилия бактериобентоса значительно выше в более продуктивных районах Мирового океана. В данном случае среди сравниваемых водоемов к таким зонам относились прибрежные районы Норвежского, Баренцева и Белого морей, где и плотность и биомасса донных бактерий были наиболее высоки.

Эти данные (см. табл. 25) показывают также, что по обилию (плотность и биомасса) бактериобентос Белого моря не уступает баренцевоморскому и превосходит таковой в Карском море.

**Плотность и биомасса бактериобентоса  
в поверхностном слое донных отложений северных морей**  
(с изменениями по: Теплинская, 1990)

Район	Плотность, млн. кл./ г сырого грунта	Биомасса, мг/см /м <sup>2</sup>
<i>Норвежское море:</i>		
у берега	40–5000	11000
открытая часть	100–1000	400–10000
<i>Гренландское море:</i>		
центр	100–4000	200–10000
<i>Баренцево море:</i>		
северная часть	83–569	5000
восточная часть	100–500	400–10000
прибрежье	1000–5000	800–15000
<i>Белое море:</i>		
открытая часть	100–3000	400–10000
прибрежье	340–5000	600–12000
<i>Карское море:</i>		
прибрежье	86–3046	–

Сравнительные исследования, выполненные в различных морях (Сорокин, 1973 б), свидетельствуют о том, что обилие бактериобентоса убывает с нарастанием глубины по мере удаления от берега. Частично об этом можно судить и по тем данным, которые приведены в табл. 25, хотя они и крайне скудны.

На Белом море в последние годы были выполнены исследования бактериобентоса (Galkina, 2000, 2007), собранного в наиболее глубокой части моря (в Бассейне) на глубинах от 106 до 290 м. Они показали (табл. 26), что в этом районе биомасса бактериобентоса и его плотность были в несколько раз ниже аналогичных показателей обилия в прибрежных районах.

Установленные показатели обилия донных бактерий свидетельствуют о том, что эти микроорганизмы развива-

ются в таком количестве, которого вполне достаточно для пищевого использования как сестонофагами, так и детритофагами. Суточная продукция бактериобентоса на глубинах Белого моря составляла 0.014 мг влажной массы бактерий в пересчете на 1 г влажной массы донных осадков. Суточный *P/B*-коэффициент был равен 0.07 (Galkina, 2007). На основании этих данных и имеющейся классификации (Сорокин, 1973 а, б) можно заключить, что Белое море занимает промежуточное положение между олиго- и мезотрофными водоемами.

Таблица 26

**Плотность и биомасса бактериобентоса  
в поверхностном слое грунта в Бассейне Белого моря**  
(с изменениями по: Galkina, 2000, 2007)

Глубина, м	Плотность, мрд. клеток на 1г влажной массы грунта	Биомасса, мг влажной массы на 1г влажной массы грунта
106	1.52	0.21
180	1.27	0.17
185	1.66	0.23
240	1.54	0.21
240	1.39	0.19
260	1.58	0.22
270	1.54	0.21
290	1.27	0.17
Среднее	1.47	0.21

### **Микрофитобентос**

Основу беломорского микрофитобентоса составляют диатомовые водоросли, обитающие преимущественно в поверхностной зоне моря от литорали до глубин 10–15 м. При этом живые диатомовые обнаружены и на глубинах порядка 100 м. Видовой состав беломорских донных диатомовых в 1.5–2 раза богаче такового в таких морях, как Баренцево, Черное и Каспийское (Прошкина-Лавренко, 1963; Бондарчук, 1980, 1995).

Весь микрофитобентос можно разбить на две основные экологические группы:

- 1) прикрепленные микроводоросли, входящие в состав обрастания различных субстратов (слоевищ макрофитов, раковин моллюсков, камней и др.). Плотность этих перифитонных микроводорослей варьирует обычно от  $10^3$  до  $10^6$  клеток на  $1\text{см}^2$ ;
- 2) подвижные свободноживущие формы, населяющие верхний слой грунта. В зависимости от характера последнего плотность их поселений различна. На илах она достигает  $2.5 \cdot 10^6$  клеток на  $1\text{см}^2$ , а на камнях сокращается в 10–15 раз (Бондарчук, 1980).

Имеющихся данных совершенно недостаточно для того, чтобы попытаться хотя бы приблизительно оценить продукционные возможности микробентосных водорослей.

### **Мейобентос**

Мелкие бентосные организмы, относимые к мейобентосу, долгое время выпадали из поля зрения специалистов в основном из-за того, что их сбор и изучение требовали особого методического подхода и не могли быть осуществлены при сборе макробентоса обычными дночерпателями и драгами.

Во второй половине прошлого столетия стало ясно, что представители различных беспозвоночных животных, входящих в состав мейобентоса, играют весьма существенную роль в донных биоценозах, что связано в первую очередь с их высокой численностью и большим числом поколений в течение года. Организмы мейобентоса усваивают мелкие пищевые частицы и выступают промежуточным звеном в трофических цепях между макро- и микробентосом. Они потребляются многими макробентосными животными, а также молодью рыб.

В 1987 г. была опубликована монография А.М. Шереметевского, суммировавшего результаты многолетних исследований роли мейобентоса в биоценозах шельфа Сахалина, Камчатки и Новосибирского мелководья. В качестве одного из основных выводов следует признать заключение автора о том, что в исследованных районах мейобентос значительно превышал макробентос по плотности поселе-

ний, однако при этом на его долю приходилось 2–6% биомассы и 9–17% потребления кислорода организмами всего бентоса. Было показано также, что значимость мейобентоса в формировании количественных характеристик бентоса возрастает как с глубиной, так и по мере продвижения с юга на север.

В соответствии с последним выводом можно предполагать, в частности, довольно высокую значимость организмов мейобентоса в функционировании донных экосистем Белого моря, однако данных для доказательства справедливости или ошибочности такого предположения пока явно недостаточно. Беломорский мейобентос изучен слабо и весьма фрагментарно.

В 60–70-х годах прошлого столетия были выполнены исследования двух важнейших групп мейобентоса: гарпактицид (Численко, 1961, 1967) и нематод (Гальцова, 1976), собранных на литорали и в верхней сублиторали губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Основу этих работ составили данные о видовом составе указанных выше фаунистических групп. При этом, однако, различные аспекты распределения мейобентосных организмов и показатели их обилия остались менее изученными.

Показано (Гальцова, 1976), что в летне-осенний период на литорали губы Чупа встречены следующие группы мейобентоса: Foraminifera, Nematoda, Harpacticoida, Turbellaria, Olygocheta, Polychaeta, молодь Bivalvia и Gastropoda. Руководящей группой мейобентоса были свободноживущие морские нематоды. Численность организмов мейобентоса за летний сезон варьировала от 0.07 до 2.5 млн. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – от 0.7 до 576 г/м<sup>2</sup>. Осенью эти показатели были равны соответственно 0.14–6.3 млн. экз./м<sup>2</sup> и 3–16 г/м<sup>2</sup>. Наиболее богат мейофауной был средний горизонт литорали, а наиболее беден – нижний. Среди нематод преобладали детритофаги и хищники.

Исследования бентоса илисто-песчаной литорали в двух губах Кандалакшского залива (Федяков, Шереметевский, 1991) показали, что на долю мейобентоса на разных станциях приходилось от 0.1 до 10.8% от биомассы всех донных организмов, варьировавшей от 54 до 1855 г/м<sup>2</sup>.

К сожалению, по столь фрагментарным данным трудно оценить роль мейобентоса в экосистемах бентали Белого моря. Для этого необходимы дополнительные материалы, собранные не только на литорали Кандалакшского залива.

## 2. Макробентос

### Фитобентос

Наличие в Белом море большого числа мелководных, хорошо прогреваемых и освещенных участков создает благоприятные условия для обитания различных макрофитов. Крайне важно также, чтобы на дне преобладали каменистые субстраты, к которым водоросли крепятся своими ризоидами. Больше всего таких участков в прибрежных районах, в многочисленных островных архипелагах Кандалакшского и Онежского заливов. В остальных частях акватории водоросли встречаются реже и в меньшем количестве.

Всего в Белом море насчитывается 185 видов донных макрофитов. Больше всего среди них бурых водорослей – 75 видов. Среднюю позицию занимают зеленые водоросли – 69 видов. Беднее других флора беломорских багрянок – 39 видов. К числу макрофитов Белого моря принадлежат и 2 вида высших водных растений: *Zostera marina* и *Eleocharis* sp. (Возжинская, 1980; Возжинская и др., 1995).

Вертикальное распределение макрофитов в Белом море закономерно изменяется по мере продвижения от супралиторали в глубину.

Во многих местах по берегам моря часто встречаются скопления гниющих макрофитов\*, выброшенных волнами. Их основу составляют фукоиды, часты выбросы анфельции. Слоевища ламинарий и (или) их куски встречаются в выбросах значительно реже. Они обычно опускаются на дно и сносятся на глубины. Валы штормовых выбросов макрофитов в ряде случаев достигают 10 м в ширину при высоте до 2 м. Их масса варьирует в широких пределах: от

---

\* Растения и животные, обитающие в супралиторальной зоне, в книге не рассматриваются. (Прим. автора).

1.5 до 5 кг/м<sup>2</sup> (Бек, Глазов, 1995; Гришанков, Нинбург, 1995). Источником формирования этих скоплений служат плавающие водоросли, сначала оторванные от субстрата и проплававшие некоторое время, а затем выброшенные волнами на берег. Основу их биомассы составляют *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Ascopyllum nodosum*, *Chorda fillum* и *Chordaria flagelliformis* (Халаман, Бергер, 2006). В Кандалакшском заливе 85% от биомассы плавающих объектов дают фукоиды. В Онежском заливе на их долю приходится 41%, а на долю хорды и хордарики – 51% от общей биомассы. На основании полученных данных (табл. 27) подсчитано, что одновременно в Белом море обнаруживается около 42 тыс. т плавающих водорослей и сопутствующих им животных (мидий, литорин, полихет и др.). При этом на долю перечисленных выше бурых водорослей приходится от 85 до 92% от общей биомассы плавающих объектов, т.е. приблизительно 37 тыс. т влажной массы.

Таблица 27

**Биомасса и плотность распределения плавающих объектов в разных частях Белого моря** (по: Халаман, Бергер, 2006)

Район	Число станций, шт.	Биомасса, кг/км <sup>2</sup>	Плотность, шт./км <sup>2</sup>
Кандалакшский залив	22	1231±1176	264±56
Онежский залив	18	150±109	1241±693
Двинский залив	7	0.01±0.01	3±1
Бассейн	20	21±10	160±53
Горло	7	0.7±0.49	42±22
Все море*	74	408±348	424±174

\* Без Воронки и Мезенского залива.

Большая часть макрофитов произрастает на литорали и в верхней сублиторали. Для мест с вертикальной стратификацией вод характерно поясное распределение макрофитов, сменяющих друг друга по мере продвижения в глубину. При этом, наряду со сменой видового состава и доминирующих видов, изменяются и количественные показатели их обилия. Основу биомассы макрофитов в поселениях, располагающихся на каменистых грунтах от литорали до

1.5–2 м ниже нуля глубин, составляют различные фукоиды: *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum* и др. При 100%-ном покрытии дна их биомасса достигает 4–5 кг/м<sup>2</sup>, но в большинстве случаев не превышает 1–2 кг/м<sup>2</sup>.

На песчаных и илисто-песчаных грунтах вдоль Карельского и Поморского берегов на этих же глубинах обнаруживаются заросли морской травы *Zostera marina* L. В 1960 г. беломорская zostера вымерла по всему морю, подобно тому, как это произошло в 30–40-х годах прошлого столетия в морях Атлантики, но тогда не затронуло Белое море. Наиболее вероятной версией гибели этого растения считается поражение паразитическим миксомицетом *Labirintula macrocystis* Cienk. (Fischer-Piette et al., 1932; Hunstmann, 1933; Blegvad, 1934; Butcher, 1934; Petersen, 1934; Renn, 1936; Морозова-Водяницкая, 1939; Dexter, 1950 и др.).

В периоды наибольшего обилия биомасса zostеры достигала 6 кг/м<sup>2</sup> (Гемп, Паленичко, 1956; Гемп, 1962, 1969). В наши дни ее заросли медленно восстанавливаются, хотя биомасса zostеры пока не достигла прежних величин и не превышает 1–2 кг/м<sup>2</sup> (Вехов, 1995).

На каменистых грунтах глубже пояса фукоидов (от 2 до 8 м) располагаются заросли макрофитов, в которых преобладает *Laminaria saccharina*. При сплошном покрытии дна средняя биомасса водорослей в этих донных биоценозах может достигать почти 4 кг/м<sup>2</sup>, однако обычно поселения макрофитов на этой глубине в той или иной степени разрежены, а показатели их обилия бывают гораздо более низкими. Далее по мере продвижения в глубину *L. saccharina* постепенно исчезает. Сначала ее замещает близкий вид *L. digitata*, а затем – красные водоросли. Биомасса макрофитов на этих глубинах не превышает 10–30 г/м<sup>2</sup>. Глубже 22 м макрофиты в Белом море не обнаружены (Денисов, Денисова, 1979).

В тех местах, где из-за повышенной гидродинамики «бассейновая структура» вод нарушена, описанное выше поясное распределение макрофитов отсутствует. Подтверждением этому может служить тот факт, что в Онежском заливе заросли ламинарии встречаются на разных глубинах, начиная с минимальных: сразу от перехода литорали в сублитораль (Возжинская и др., 1995).

Запасы макрофитов в Белом море начали исследоваться около 80 лет назад в основном в связи с необходимостью удовлетворить сырьевые потребности производства сначала йода, а позже и других продуктов переработки водорослей: агар-агара, альгинатов и маннита. Первые данные были сильно завышены. Предполагалось, что одни только штормовые выбросы могут давать ежегодно порядка 1650 тыс. т макрофитов (Марциновский, 1930).

Первые достаточно надежные материалы наблюдений свидетельствовали о том, что запасы водорослей составляют приблизительно 1.5 млн. т сырца (Милоградов, 1938; Чернов, 1945). В дальнейшем водолазными работами, ландшафтным картированием и другими методами запасы водорослей были уточнены. По состоянию на 1984 г. биомасса промысловых макрофитов (без зостеры) составляла около 1 млн. т (табл. 28).

Таблица 28

**Запасы промысловых водорослей (тыс. т влажной массы) в Белом море** (с изменениями по: Сорокин, Ванюхина, 1995)

Район (берег)	Ламинариевые	Фукоиды	Анфельция
Терский	47.75	2.06	–
Поморский	379.23	240.72	2.56
Карельский	142.97	49.05	3.83
Кандалакшский	13.39	8.37	0.31
Онежский	59.70	27.25	3.13
Летний	0.26	0.13	0.04
Зимний	0.50	2.18	–
Все море	643.80	329.77	9.89

По сведениям из других источников (Макаров, 1998) спустя примерно 20 лет запасы макрофитов составляли сходную величину порядка 1 млн. т, хотя доля ламинарий была больше, чем указывалось ранее, а обилие фукоидов, наоборот снизилось (табл. 29).

В середине 90-х годов прошлого века сотрудники СевПИРО (Зеленков, Стасенков, 1997; Пронина, 1998) оценили запас ламинариевых водорослей величиной в 500–550 тыс. т влажной массы, фукоидов – в 250–300 тыс. т, а

анфельции – в 6 тыс. т. В 2003 г. результаты наблюдений сотрудников этого же учреждения показали, что общий запас ламинариевых водорослей составлял 600–750 тыс. т сырца, а запас фукоидов был равен 300–350 тыс. т (Пронина, 2001; Отчет СевПИНРО, 2003).

Таким образом, можно считать установленным, что запас макрофитов в Белом море равен приблизительно 1.5 млн. т влажной массы, включая и зостеру, запас которой составляет около 400 тысяч тонн.

Таблица 29

**Запасы промысловых водорослей (тыс. т) в обследованных районах Белого моря** (с сокращениями по: Макаров, 1998)

Район (берег)	Ламинариевые	Фукоиды	Анфельция
Терский	287.7	2.05	–
Кандалакшский	146.0	37.05	3.35
Поморский	272.6	119.4	1.36
Онежский	59.5	27.1	3.1
Летний	0.25	0.13	0.002
Зимний	0.4	2.17	0.003
Всего:	766.4	188.0	7.8

Рост и развитие макрофитов в Белом море начинаются в марте еще подо льдом. При этом уровень фотосинтеза остается крайне низким (Возжинская, 1971). В дальнейшем после освобождения моря ото льда, по мере увеличения уровня солнечной радиации скорости роста и фотосинтеза увеличиваются в десятки и даже сотни раз. При этом происходит резкое увеличение биомассы макрофитов. Пик этих процессов приходится обычно на июнь. Летом (июль – август) при созревании водорослей процессы роста и фотосинтеза замедляются. Лишь осенью вновь наблюдается некоторая активация фотосинтетических процессов, уровень которых, однако, не достигает величины весеннего максимума. При этом начинается отмирание вершины таллома у ламинарий и генеративных ветвей фукоидов. Огромные массы органического вещества поступают в море в виде кусков макрофитов, включаясь в поток детрита. Биомасса водорослей начинает снижаться.

Экспериментальных исследований продуцирования у беломорских макрофитов практически нет. Была выполнена только одна работа, но и ее результаты представляются весьма сомнительными (Возжинская, 1971). Согласно этим данным весной в период наибольших роста и развития за сутки синтезируется: фукусами от 82 до 115 г С/м<sup>2</sup> площади зарослей, аскофиллумом – от 134 до 145 г С/м<sup>2</sup> и ламинарией сахаристой – от 90 до 142 г С/м<sup>2</sup>. За весь вегетационный период суточные показатели продукции у этих макрофитов в среднем составляют соответственно 22, 19 и 26 г С/м<sup>2</sup>. Если пересчитать на год, приняв длительность периода вегетации равной таковой для фитопланктона, т.е. 180 суткам, то получится, что в среднем макрофитами продуцируется около 4 кг углерода на 1м<sup>2</sup> площади зарослей макрофитов. Позже В.Б. Возжинская (1986) получила более низкие средние величины годовой продукции беломорских макрофитов: 1.1 кг С/м<sup>2</sup>. Однако, несмотря на то, что эти последние данные были почти в 4 раза ниже первоначальных, они все равно представляются завышенными, поскольку слишком сильно отличаются от результатов иного расчета продукции, которые будут приведены ниже.

Исходя из данных В.Б. Возжинской (1986), можно рассчитать величину годовой продукции макрофитов следующим образом. При средней биомассе около 3 кг/м<sup>2</sup> (Сорокин и др., 1984) и запасе макрофитов около 1.5 млн. т, занимаемая ими площадь составляет порядка  $5 \cdot 10^8$  м<sup>2</sup>. Следовательно, при указанных выше величинах суточной продукции и длительности периода вегетации, годовая продукция составляет около  $0.57 \cdot 10^{12}$  г С, что энергетически эквивалентно  $0.57 \cdot 10^{13}$  ккал. От уровня продукции фитопланктона это составляет около 10%, что на порядок больше аналогичных показателей, характерных для продукции макрофитов в Мировом океане (Моисеев, 1989). Таким образом, данные о продукции макрофитов, использованные в приведенном выше расчете, по-видимому, сильно завышены.

Результаты расчета продукции макрофитов с помощью второго метода дали иные результаты. Принято считать, что годовой *P/B*-коэффициент макрофитов равен приблизительно единице (Алимов, 1989). Иными словами водоросли производят за год массу, равную исходной, т.е.

удваивают ее. Следовательно, годовая продукция макрофитов в Белом море составляет примерно 1.5 млн. т сырого вещества, калорийность которого равна 0.5 ккал/г (см. табл. 1). Значит, годовая продукция этих макрофитов в Белом море составляет порядка  $0.75 \times 10^{12}$  ккал. Эта величина почти на порядок меньше результатов расчета, произведенного на основании экспериментальных данных о суточной продукции макрофитов. По-видимому, до получения дополнительных материалов целесообразно в дальнейших расчетах пользоваться средней величиной, **общей для всего моря годовой продукции макрофитов, равной  $0.32 \cdot 10^{13}$  ккал или около 35 ккал/м<sup>2</sup>.**

В этом случае годовая продукция беломорских макрофитов составляет около 5% от продукции фитопланктона, если считать последнюю эквивалентной  $6.0 \cdot 10^{13}$  ккал, что также, хотя уже и не столь значительно, превосходит аналогичное соотношение в Мировом океане (Моисеев, 1989). Очевидно, что столь высокий уровень продукции макрофитов обусловлен наличием в Белом море больших площадей мелководных, хорошо прогреваемых и хорошо освещаемых участков, благоприятных для произрастания водорослей и их продуцирования.

При этом, однако, следует отметить, что продукция макрофитов, сколь бы значительной она ни была, играет совершенно иную роль, чем продукция фитопланктона. В Белом море практически нет организмов, питающихся макрофитами. Они могут входить в состав пищи в основном в виде кусочков полуразложившихся слоевищ, подвергающихся бактериальной деструкции. В таком виде они утилизируются морскими ежами и некоторыми моллюсками. По мере дальнейшего уменьшения размеров кусочков и увеличения доли их бактериальной переработки они становятся доступными для использования в пищу все большему количеству детритофагов, входящих в состав как пелагических, так и донных сообществ. В связи с этим очевидно, что достаточно высокая величина продукции макрофитов свидетельствует, в частности, о развитости в Белом море детритной цепи утилизации вещества и энергии.

## Зообентос

По современным данным макрозообентос Белого моря насчитывает около 800 видов (Naumov, Fedyaikov, 2000; Naumov, 2001; Наумов, 2004, 2006). Основную группу среди донных животных составляют многощетинковые черви. Менее разнообразны по видовому составу бокоплавцы, а затем моллюски и кишечнополостные. В других группах беспозвоночных число видов еще меньше. В составе беломорских донных животных больше всего фильтраторов и детритофагов, а хищников и трупоедов мало.

В целом число видов макрозообентоса убывает с глубиной, но происходит это неравномерно. На фоне убывания выделяются (Naumov, 2001) 4 пика численности видов донных животных, приходящиеся на глубины 0.5 м (биоценозы верхней сублиторали с доминированием фукоидов), 8 м (сублиторальные биоценозы в поясе ламинарий), 30 м (биоценозы зообентоса сразу за пределами фитальной зоны) и 200–300 м (арктические виды в самой глубокой части моря – *псевдобатии*).

Показатели обилия беломорского макрозообентоса весьма переменчивы. Они изменяются как в разных районах моря, так и на разных глубинах.

Максимальное обилие донных беспозвоночных характерно для литорали и верхней сублиторали. На каменистой литорали, обычной для всего моря, кроме Двинского и Мезенского заливов с их песчаными берегами, преобладают биоценозы фукусов вместе с мидиями *Mytilus edulis*, литоридами *Littorina* spp., балянусами *Semibalanus balanoides* и другими животными. Биомассы макрозообентоса в этих биотопах варьируют от сотен граммов до нескольких килограммов на 1 м<sup>2</sup> площади дна. На песчаных и илисто-песчаных грунтах в осушной зоне обилие макрозообентоса (моллюсков *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria*, а также полихет *Arenicola marina*) не превышает, как правило, 1 кг/м<sup>2</sup>.

Для верхней сублиторали характерны биоценозы, в которых биомасса различных моллюсков, полихет, иглокожих, кишечнополостных, усоногих раков, мшанок и других беспозвоночных достигает 4 кг/м<sup>2</sup> и более. В этом же биотопе весьма обычны так называемые **мидневые банки**. В этих поселениях биомасса моллюсков составляет в среднем

около  $10 \text{ кг/м}^2$  (Naumov et al., 2003). Показательно при этом, что в центре одной из таких «банок», находящейся в губе Педуниха на Терском берегу, нами была зарегистрирована максимальная для Белого моря биомасса макрозообентоса (в основном мидий), равная  $59 \text{ кг/м}^2$  (Луканин и др., 1983).

По мере продвижения в глубину макрозообентос становится все менее обильным. В псевдобатии на максимальных глубинах биомасса донных беспозвоночных не превышает  $100 \text{ г/м}^2$ .

Собрав воедино как собственные, так и литературные сведения о распределении макрозообентоса в Белом море, имевшиеся к концу 80-х годов прошлого столетия, А.Д. Наумов и В.В. Федяков нанесли материалы на карту, которая приведена ниже (рис. 19).

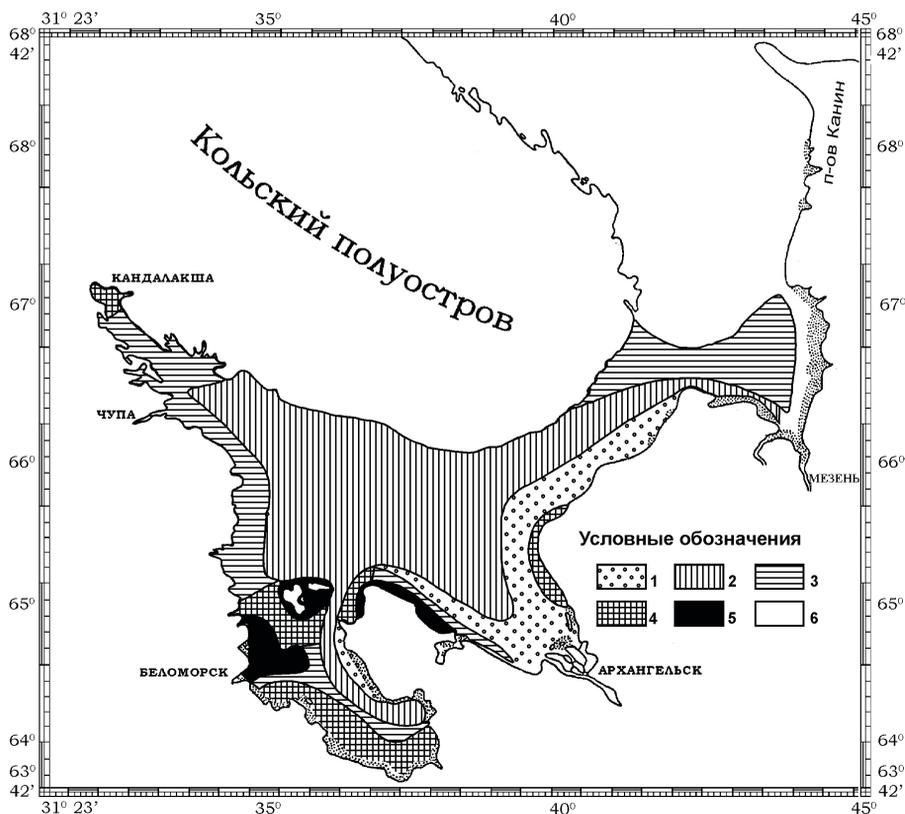


Рис. 19. Карта-схема распределения общей биомассы беломорского бентоса (по: Наумов, Федяков, 1991а):

- 1 – от 1 до  $10 \text{ г/м}^2$ ; 2 – от 10 до  $100 \text{ г/м}^2$ ; 3 – от 100 до  $1000 \text{ г/м}^2$ ; 4 – от 1000 до  $10000 \text{ г/м}^2$ ; 5 – более  $10000 \text{ г/м}^2$ ; 6 – нет данных.

На основании этих же материалов была составлена база данных и рассчитана средняя биомасса макрозообентоса Белого моря, равная 200 г/м<sup>2</sup> (Naumov et al., 2003). Аналогичные расчеты, произведенные примерно на 50 лет раньше (Зенкевич, 1947, 1963), дали результаты меньше ровно на порядок: 20 г/м<sup>2</sup>. Объяснить столь существенные различия сравниваемых показателей обилия макрозообентоса можно лишь тем, что более ранние данные были получены в результате недостаточно полных и фрагментарных исследований. В дальнейших расчетах эти ошибочные данные не будут приниматься во внимание.

Если соотнести среднюю биомассу беломорского макрозообентоса, равную 200 г/м<sup>2</sup>, с аналогичными данными об обилии бентоса в Баренцевом море (табл. 30), то окажется, что сравниваемые показатели практически одинаковы. Иначе говоря, Белое море по обилию макробентоса не уступает Баренцеву морю. Кроме того, беломорские показатели не ниже также и средних биомасс бентоса на шельфе Мирового океана, варьирующих от 70 до 200 г/м<sup>2</sup> (Моисеев, 1989). Следовательно, и по этому показателю нельзя считать Белое море бедным водоемом, как это делалось прежде (Зенкевич, 1947, 1963; Ижевский, 1961).

Таблица 30

**Биомассы макрозообентоса Баренцева моря**

Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>	Источник данных
148	Зенкевич (1963)
128	Зацепин, Риттих (1968)
<80	Антипова (1975)
112	Кузнецов (1980)
60–147	Денисенко, Титов (2003)
169–246	Денисенко (2006)

В связи с этим нелишне отметить, сколь велики максимальные биомассы макробентоса, зарегистрированные в Белом море. Они составляли 74 кг/м<sup>2</sup> в случае с *Fucus distichus*\* (Возжинская, 1971) и 59 кг/м<sup>2</sup> – на банках *Mytilus edulis* (Луканин и др., 1983).

\* В.Б.Возжинской (1971) определен как *F. inflatus*.

Исходя из указанных выше средних величин обилия макрозообентоса, можно рассчитать его общую биомассу в Белом море, которая составляет около 18 млн. т влажной массы. Если принять калорийность 1г биомассы макрозообентоса, равной 0.5 ккал (см. табл. 1), то его общая масса в Белом море окажется эквивалентна  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал.

*P/V*-коэффициенты морского макрозообентоса достаточно переменчивы. Приведу только один пример. Исследования мидий, выращиваемых на искусственных субстратах в Кандалакшском заливе, показали, что годовой *P/V*-коэффициент моллюсков изменялся в пределах от 0.4–0.5 до 3.5 в течение культивирования с 1983 по 1988 гг. Средние значения соответствовали 1 (Сухотин, 1990; Кулаковский, 2000). Близкие значения были указаны и для макрозообентоса Охотского моря (Шунтов, 1985). Эти данные послужили основанием для того, чтобы считать, что указанная величина наиболее приемлема к использованию в наших расчетах.

Исходя из этого, получается, что при годовом *P/V*-коэффициенте, равном 1, продукция беломорского макрозообентоса составляет около  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал/год. Полагая, что основу составляют растительные формы и исходя из сведений (Алимов, 1989) о коэффициентах усвояемости пищи (0.6) и эффективности продукции (0.24), можно подсчитать, что эти организмы потребляют за год количество пищи, эквивалентное  $6.25 \cdot 10^{13}$  ккал.

Величины продукции и рациона беломорского макрозообентоса были рассчитаны также А.Д. Наумовым (неопубл. данные). Он использовал для этого результаты обработки количественных сборов бентоса в 1981–2004 гг. на всей акватории Белого моря. В общей сложности в анализе были использованы сборы бентоса на 852 станциях. При этом его работа отличалась двумя достаточно важными особенностями. Во-первых, расчеты произведены послойно для бентоса, обитающего на разных глубинах: на литорали, в сублиторали (разбитой на два горизонта), в переходной зоне (от 100 до 200 м) и в псевдобатии (свыше 200 м). Во-вторых, *P/V*-коэффициенты были рассчитаны как средние для систематических групп макрозообентоса, разделенных на трофические группировки (фитофаги, некрофаги и хищники, детритофаги). Данные, необходимые для этих расче-

тов, заимствованы из специальных публикаций (Chambers, Milne, 1975; Warwick, Price, 1975; Wolff, de Wolf, 1977; Warwick et al., 1978; Максимович, 1978 а, б, 1985, Максимович и др., 1993; Beukema, de Vlas, 1979; Robertson, 1979; Rees, 1983; Valderhaug, 1985; Oyenekan, 1986, 1987, 1988; Pihl, 1986; Asmus, 1987; López-Jamar et al., 1987; Wacasey, Atkinson, 1987; Dauvin, 1989; Jarre, 1989; Ménard et al., 1989; Луканин и др., 1989; Brey et al., 1990; Sarvala, Uitto, 1991).

Согласно расчетам А.Д. Наумова валовая продукция макробентоса в Белом море составляет  $0.69 \cdot 10^{13}$  ккал/год при рационе  $3.3 \cdot 10^{13}$  ккал/год. Расхождение этих данных о продукции беломорского бентоса с результатами наших расчетов, приведенных выше, можно считать небольшим, учитывая точность подобных вычислений. Кроме того, А.Д. Наумов рассчитал продуктивность макробентоса не для всей акватории, а лишь для площади в 70 тыс. км<sup>2</sup>, исключив из анализа плохо изученную часть Воронки. Если ввести соответствующую поправку и привести сравниваемые показатели к единому знаменателю (90000 км<sup>2</sup>), то окажется что различия результатов обоих расчетов сведутся к минимуму (табл. 31).

Таблица 31

**Продукция и рацион макробентоса за год**

Показатель	Расчеты автора	Оригинальные данные А.Д. Наумова	Данные А.Д. Наумова, пересчитанные автором на всю площадь Белого моря
Продукция, ккал/год	$0.9 \cdot 10^{13}$	$0.69 \cdot 10^{13}$	$0.89 \cdot 10^{13}$
Рацион, ккал/год	$6.25 \cdot 10^{13}$	$3.3 \cdot 10^{13}$	$4.25 \cdot 10^{13}$

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при идентичности величин продукции, рассчитанных обоими авторами, величины рациона различаются в 1.5 раза. Думаю, что величина рациона, указанная А.Д.Наумовым, ближе к истине. Дело в том, что он производил свои расчеты, разделив макрозообентос на группы организмов с раз-

личным типом питания: сестонофаги, детритофаги, хищники и некрофаги. В моих расчетах рациона все организмы макрозообентоса были приняты условно за растительоядных, что, несомненно, снизило точность расчета.

Приняв эти рассуждения во внимание, можно заключить, что **годовая продукция макрозообентоса составляет около  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал или 100 ккал/м<sup>2</sup>, а количество потребляемой пищи эквивалентно соответственно  $4.25 \cdot 10^{13}$  ккал или 470 ккал/м<sup>2</sup>.**

## **Глава 5. РЫБЫ**

Изучение рыб Белого моря имеет длительную историю (Данилевский, 1986; Алеев, 1916; Солдатов, 1924; Рабинерсон, 1925; Алтухов и др., 1958; Паленичко, 1958; Кузнецов, 1960; Мухомедьяров, 1963, 1975а, б; Тамбовцев, 1971; Дирин, 1987; Расс, 1995; Алексеева, 2002 и др.), связанную не только непосредственно с ихтиологическими исследованиями, но и с промысловым использованием рыб, многие годы бывшим одним из основных средств существования поморского населения.

По числу видов ихтиофауна Белого моря значительно беднее баранцевоморской. Она насчитывает 57 видов рыб, среди которых доминируют тресковые и керчаковые. Остальные семейства (бельдюговых, сиговых, корюшковых, камбаловых, люмпеновых, агоновых, липаровых и др.) представлены меньшим числом видов (Расс, 1995).

Среди рыб, обитающих в Белом море, лишь небольшое число видов имеют достаточно высокие показатели обилия и более или менее значимы в промысловом отношении. К ним в первую очередь относятся сельдь, навага и семга. Треска, камбалы, корюшка, зубатка и некоторые другие рыбы не входят в число объектов промысла, осуществляемого рыбодобывающими организациями, которые ведут учет выловленной рыбы. Они обычно попадают как прилов при промысле сельди, семги и наваги, либо вылавливаются местным населением в относительно небольшом количестве.

Объективно оценить достоверность данных об уловах частных лиц крайне трудно, если вообще возможно. Результаты недавних социологических обследований, проведенных в 30 поморских деревнях, расположенных в раз-

ных районах Белого моря, в числе прочего показали, что большинство опрошенных рыбаков занижает объем вылова в несколько раз (Плюснин, 1997). Аналогичного мнения придерживается и М.Я. Яковенко (1995), анализирувавший состояние промыслов горбуши, акклиматизированной в течение последних десятилетий в Белом море. По его данным реальный вылов горбуши местными жителями в несколько раз превышает то число экземпляров, которое указано в их лицензиях. Принимая эту точку зрения, автор считал целесообразным вводить соответствующую поправку при оценке вылова рыбы местным населением.

## **1. Общая характеристика массовых видов, их промысел и запасы**

### **Сельдь**

Беломорская сельдь *Clupea pallasii maris-albi* Berg относится к числу важнейших промысловых рыб Белого моря. Долгие годы вопрос о ее внутривидовой структуре был предметом дискуссии. К настоящему времени на основании результатов различных исследований (Рабинерсон, 1925; Дмитриев, 1946; Тамбовцев, 1957; Артемьева, 1975; Душкина, 1975; Мухомедьяров, 1975а, б; Лайус, 1990, 2002; Семенова, 2004 и др.) можно считать установленным, что беломорская малопозвонковая сельдь представляет собой комплекс изолированных, но в то же время близких форм, связанных общностью происхождения от тихоокеанских предков. Количество таких форм остается пока недостаточно определенным, но факт их существования можно считать установленным.

Сельдь осуществляет значительные сезонные перемещения по акватории Белого моря (Мухомедьяров, 1975б; Ермольчев, Похилюк, 1985). Локальные стада приурочены к определенным гидрологическим условиям и местам нереста в различных районах моря. Их миграции связаны главным образом с распределением кормовых объектов в период нагула. Летом основным местом откорма беломорской сельди является Бассейн. Зимовальные миграции осуществляются по двум основным путям (Зеленков и др., 1995). Сельдь, нагуливающаяся в основном в бассейновой части моря, у Терского бе-

рега, на стыке Горла и Двинского залива и, по-видимому, севернее Соловецких островов, мигрирует на зимовку в кутювую часть Кандалакшского залива и губу Чупа. Второй путь миграции – в восточную Соловецкую Салму. Эти миграции происходят в октябре. В ноябре сельдь собирается в Сорокской губе, являющейся основным местом зимовки. Часть сельдей зимует в Кандалакшском заливе, в том числе в губе Чупа. В феврале–марте сельдь покидает места зимовки, перемещаясь ближе к нерестилищам.

В отдельные годы в Белое море заходит довольно много неполовозрелой атлантической сельди из Баренцева моря (Тамбовцев, 1956, 1966), и, наоборот, беломорская сельдь проникает в юго-восточные районы Баренцева моря (Стасенкова, 2005).

Половая зрелость беломорской сельди наступает на втором–третьем (онежские, двинские и мезенские сельди) или на третьем–четвертом годах жизни, как у сельдей Кандалакшского залива (Мухомедьяров, 1975 а). Основу нерестовых стад составляют рыбы в возрасте 3–4 лет, хотя в отдельные годы значительная доля нерестящихся сельдей может приходиться и на старшие (5–6 лет) возрастные группы. Плодовитость сельди варьирует от 12 до 62 тыс. икринок (Марти, 1952; Кузнецов, 1960).

Значительная часть беломорских сельдей нерестится весной. Основной нерестовый субстрат – морская трава *Zostera marina*. После ее массовой гибели в 1960 г. сельдь стала откладывать икру на литоральные и сублиторальные бурые водоросли, главным образом фукоиды.

В отдельных заливах нерест сельди происходит в разное время. В Кандалакшском заливе первыми в апреле–мае, еще подо льдом или в период его таяния при температуре воды около 0°C, нерестятся мелкие (12–20 см в длину) «егорьевские» сельди (Мухомедьяров, 1975 а). «Ивановская» сельдь, имеющая длину тела от 20 до 30 см, обычно менее многочисленна. Ее нерест происходит в июне при температуре воды 5–12° С. Сельди Онежского залива нерестятся в мае–июне после того, как залив очистится от льда и температура воды превысит 4–5°C. В Двинском заливе нерест сельди происходит в мае–июне при температуре воды не ниже 7–9°C. В Мезенском заливе икрометание происходит в мае–июне при температуре воды от 4 до 12°C (Кузнецов, 1960).

В Кандалакшском заливе основу пищи личинок сельди при переходе на активное питание составляют личинки *Pseudocalanus minutus* и других Copepoda, в Онежском заливе – личинки моллюсков и инфузории (Чуксина, 1970; Гошева, Слонова, 1975; Пущаева, 1981). Сеголетки сельди питаются исключительно Copepoda, главным образом *Acartia longiremis* и *A. bifilosa* (Эпштейн, 1957). Для взрослой сельди Кандалакшского и Двинского заливов в пищевом рационе наиболее характерны зуфазииды (Тарвердиева и др., 2000) и веслоногие раки *Calanus glacialis*, *Acartia longiremis*, *Metridia longa* и *Pseudocalanus minutus*. Основу питания взрослой сельди в Онежском заливе составляют нектобентические мизиды и бокоплавы. В Мезенском заливе сельдь потребляет преимущественно личинок усоногих раков (Слонова, 1977).

Сельдь потребляется хищными рыбами (в основном треской) и некоторыми морскими млекопитающими (в основном кольчатой нерпой и белухой) и рыбаодными птицами (бакланами). Личинки и мальки сельди служат объектом питания для гораздо большего числа беломорских животных, чем взрослая сельдь. Основными хищниками по отношению к ним являются треска, навага, корюшка и некоторые другие рыбы, в том числе и взрослая сельдь. Потребляет молодь сельди полярная крачка. Среди беспозвоночных животных, поедающих и (или) убивающих личинок и мальков сельди, одно из первых мест занимают различные кишечнорастные (Иванченко, 1995).

Беломорскую сельдь начали промыслять еще в XV веке (Кузнецов, 1960). В первое время лов производился лишь в районе Соловецких островов, а позднее – и в других частях моря. В 1830–1840-х гг. вылов сельди достигал 34 тыс. т в год. Из тех сведений, которые имеются в литературе, следует, что это – максимальный уровень сельдяного промысла на Белом море. Возможно, что столь значительные уловы были отчасти обусловлены массовыми заходами в Белое море молоди атлантической сельди. Не исключено также, что добыча сельди могла достигать и больших величин, но данных, подтверждающих или опровергающих это предположение, нет. Спустя всего 30 лет после названного выше срока, вылов сократился в 3 раза (Богуслав, 1846; Сидоров, 1879; Кузнецов, 1960). В первой половине XX века объем

годового промысла сельди понизился до 3–5, а после 1960 г. он уменьшился до 1–2 тыс. т. В наше время ежегодно вылавливается менее 1 тыс. т (Зеленков, Стасенков, 1997; Отчет СевПИПРО, 2003). Таким образом, по сравнению с максимальным уровнем, зарегистрированным около 170 лет назад, ежегодная добыча сельди уменьшилась в наше время в 50–100 раз.

Причины падения вылова сельди в Белом море неоднократно анализировались в научной литературе (Кузнецов, 1960, 1961; Зеленков и др., 1995; Berger et al., 2001; Житний, 2005 б, 2007 и др.), и рассматривать их еще раз нет необходимости. Достаточно заметить, что наблюдающаяся почти двухвековая депрессия промысла обусловлена переломом и различными нарушениями воспроизводства сельди, носящими как антропогенный, так и естественный характер.

В период расцвета промысла проблема сохранения запаса беломорской сельди никого не беспокоила. Об этом стали задумываться значительно позже: во второй половине прошлого столетия, когда уловы сельди резко сократились.

Основные оценки запаса производили на основе данных промысловой статистики уловов (Зеленков и др., 1995; Зеленков, Стасенков, 1997; Стасенков, 1998), а также с помощью гидроакустических съемок, результаты которых верифицировали путем контрольных тралений (Ермольчев, Похилюк, 1985; Ермольчев и др., 1987; Ермольчев и др., 1990). Во второй половине 70-х годов прошлого столетия запас сельди в Белом море был крайне низок: 1.8 тыс. т. За прошедший примерно 30-летний период он увеличился более, чем в 6 раз, достигнув к 2003 г. 12 тыс. т (рис. 20). Эта величина будет использована в дальнейшем при расчете продукции беломорских рыб.

Можно предполагать, что рост запаса сельди обусловлен главным образом постепенным восстановлением беломорской zostеры (Вехов, 1995), гибель которой произошла в 1960 г. Заросли этой травы служат местом нереста и инкубации икры, а также местом откорма и убежищем для личинок и мальков сельди. Одновременно с увеличением запаса сельди в течение нескольких последних лет наблюдается вспышка численности трехиглой колюшки, которая делает нерестовые гнезда в зарослях zostеры (Иванова и др., 2007).

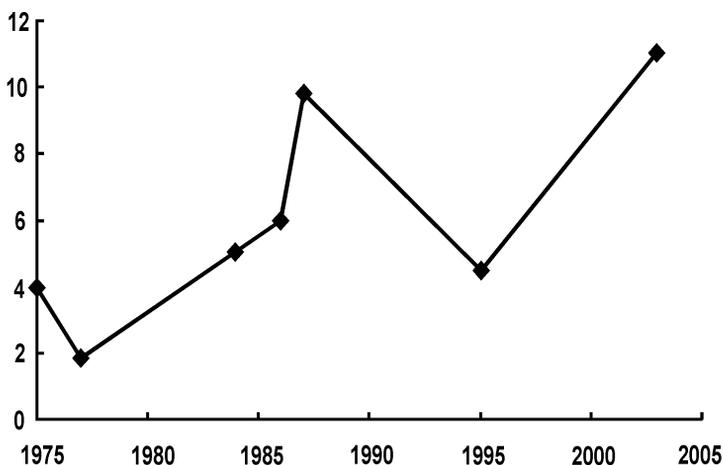


Рис. 20. Изменения запаса беломорской сельди в 1975 – 2003 гг. (по: Житный, 2007).

По оси абсцисс – годы; по оси ординат – запас сельди (тыс. т).

## Навага

Навага *Eleginus navaga* (Pall.) – одна из самых массовых промысловых рыб Белого моря (Стасенков, 1995). Она встречается в разных частях акватории, но наиболее многочисленна в Онежском, Двинском и Мезенском заливах, а также в Воронке, где имеются обширные прогреваемые мелководья, благоприятные для откорма донных рыб (Кудерский, 1966). Навага ведет придонный образ жизни, предпочитает неглубокие прибрежные районы, дальних миграций не совершает.

Навага Белого моря образует отдельные локальные популяции, особи которых отличаются по числу позвонков, жаберных тычинок и лучей в плавниках, а также по ряду других показателей (Алтухов, 1957). При этом наиболее отличны особи из внутренних районов моря, Мезенского залива и Воронки. По своим характеристикам навага Мезенского залива и Воронки гораздо ближе к наваге Чешской губы Баренцева моря. Можно предполагать, что в этих частях Белого моря нерестится навага, мигрирующая из юго-восточной части Баренцева моря, что подтверждают, в частности, и результаты мечения, показавшие, что после нереста навага Мезенского залива мигрирует на север (Залеских, 1980).

Основу популяции наваги в Онежском и Двинском заливах составляют рыбы в возрасте 2–4 лет. Средняя масса рыб в этих районах – 60–95 г, а длина варьирует от 18 до 24 см. В Мезенском заливе и Воронке основу уловов составляют рыбы в возрасте 2–5 лет, имеющие среднюю длину 21–25 см и массу 70–120 г (Зеленков и др., 1995). В 1941–1943 гг. предельный возраст наваги в этих районах составлял 10–13 лет, длина – 42 см, а масса – 700 г (Мантейфель, 1945).

На юге моря навага созревает в возрасте 2, а в северных районах – 2–3 лет. Нерест происходит в прибрежных районах на глубине 10–15 м в местах с быстрым течением. Он начинается обычно в середине января и продолжается около месяца (Стасенков, 1995). Основные нерестилища располагаются в Онежском, Двинском и Мезенском заливе, а также в Воронке. Развитие эмбрионов происходит весной еще подо льдом при низкой температуре. Резкое нагревание воды вызывает массовую гибель личинок, которые не выдерживают повышения температуры воды больше 6° С (Аронович, 1974).

Наиболее интенсивно навага питается в марте, т.е. после нереста, а также в июне–начале июля. В июле–августе при наиболее сильном прогреве вод питание становится менее интенсивным. С сентября пищевая активность вновь резко возрастает и сохраняется на высоком уровне вплоть до нереста (январь), когда рыбы перестают питаться.

Основу рациона наваги в Белом море составляют бентосные организмы. Планктоном питаются только сеголетки. Пока они не достигнут длины 5–6 см, в их рационе преобладают планктонные ракообразные *Acartia bifilosa*, *Pseudocalanus minutus*, *Temora longicornis*, *Eurytemora hirundoides* и Harpacticidae. По мере роста навага переходит на питание сначала нектобентическими организмами (многощетинковые черви, ракообразные и др.), а затем – рыбами. Хищничество начинается весьма рано. Уже у крупных сеголетков в желудках обнаруживаются мальки сельди и корюшки. Более взрослые экземпляры потребляют сельдь, песчанку, корюшку, трехиглую колюшку, сайку и некоторых других рыб, а также свою молодежь. В этом списке сельдь и корюшка стоят на первом и втором местах соответственно (Тимакова, 1957).

В составе пищи имеются не только отмеченные выше возрастные, но и локальные отличия. Они обусловлены различиями фауны тех или иных районов моря. Так, преимущественное питание наваги рыбой в Онежском заливе связано с тем, что в этом мелководном, хорошо прогреваемом районе в большом количестве нагуливается молодь сельди, корюшки и других видов рыб. Массовые скопления мизид и бокоплавов определяют увеличение их доли в рационе наваги у Карельского побережья (Русанова, 1963).

Конкурируют за пищу с навагой в Белом море корюшка, имеющая очень сходный спектр питания, и некоторые другие рыбы (треска, камбалы, пинагор и бычки), однако из-за расхождения периодов и ареалов откорма во время интенсивного питания конкуренция за пищу между навагой и другими рыбами Белого моря сведена к минимуму (Тимакова, 1957).

К хищникам, потребляющим беломорскую навагу, принадлежат корюшка, поедающая молодь наваги, а также треска, белуха и кольчатая нерпа, питающиеся взрослыми рыбами (Покровская, 1960).

Навага принадлежит к числу основных объектов беломорских промыслов. Ее промысел, судя по историческим документам, имеет многовековую историю, хотя данные промысловой статистики, характеризующие объем вылова, относятся лишь к последней сотне лет. Навагу по сей день ловят, используя примитивные орудия лова: удочки и ставные орудия лова (мережи и рюжи). Промысел ведется в зимнее время со льда, что не позволяет использовать более современные способы и орудия лова. Основные места промысла наваги расположены в Воронке, Мезенском, Двинском и Онежском заливах.

На протяжении почти всей истории освоения рыбных ресурсов Белого моря навага занимала второе место после сельди по объему годового вылова, удерживавшегося около 100 лет (с 1898 по 1995 гг.)\* на уровне от 1 до 2.5 тыс. т при среднем значении около 1.3 тыс. т (Кузнецов, 1960; Стасенков, 1995, 1998). В последние годы вылов наваги сократился до 0.3–0.8 тыс. т в год, что связано в основном

---

\* Более ранних данных промысловой статистики нет.

с уменьшением числа рыбаков, занятых в наважьем промысле (Стасенков, 1995; Зеленков, Стасенков, 1997; Житный, 2007). При этом, однако, на фоне резкого снижения вылова сельди на долю наваги приходится немногим менее половины всего вылова рыбы в Белом море. Несмотря на относительно небольшой объем добычи, промысел наваги имеет большое значение в деле обеспечения беломорского населения этим полноценным белковым продуктом питания.

Многолетняя стабильность уровня промысла наваги служит косвенным подтверждением относительной стабильности ее запаса, хотя непосредственных данных на этот счет немного. В период с 1969 по 1982 гг. промысловый запас онежской наваги, рассчитанный с учетом 35–40%-ной естественной годовой убыли (Тюрин, 1972), колебался на уровне 3–4 тыс. т, а общий запас в начале 80-х годов прошлого столетия был не менее 6 тыс. т (Стасенков, 1995). В 1983–1985 гг. уловы наваги 3 года подряд превышали 2 тыс. т.

Это увеличение вылова было связано с появлением в 1978–1983 гг. ряда урожайных поколений. Анализ имеющихся материалов показал, что увеличение численности наваги происходило на фоне повышения уровня солнечной активности. Тем самым подтверждается выявленная ранее связь между температурой воды в весенний период и численностью поколений (Стасенков, 1995). В такие годы, когда запасы наваги находятся на высоком уровне, можно дополнительно без ущерба для воспроизводства добывать дополнительно еще около 300–400 т в год, однако годовой вылов порядка 2.5 тыс. т, по мнению специалистов СевПИПРО (Зеленков, Стасенков, 1997), по-видимому, является максимальной величиной продукции, которую может давать беломорская навага при существующем уровне кормовой базы.

В 1997–2003 гг. в Онежском заливе, Двинском заливе и Мезенско-Канинском районе суммарный промысловый запас наваги составлял около 2 тыс. т (Отчет СевПИПРО, 2003). Таким образом, запас наваги в Белом море относительно стабилен и поддерживается на уровне между 2 и 6 тыс. т.

## Семга

Атлантический лосось *Salmo salar* L., или семга, как его именуют на севере России, относится к числу наиболее важных и традиционных элементов промысла рыб в Белом море. Она заходит на нерест в большинство рек беломорского бассейна: Северную Двину, Поной, Мезень, Варзугу, Онегу, Умбу, Кереть, Колвицу и многие другие. Северная Двина и ее притоки занимают в этом списке первое место.

Жизненный цикл семги довольно сложен. Его общая продолжительность достигает 10 и более лет, из которых рыбы проводят в реке 3–4 года. Семга, приходящая на нерест в реки беломорского бассейна, нагуливается в Баренцевом море, у берегов Норвегии и в северной Атлантике. Морской нагул длится 2–3 года. Основными пищевыми объектами в период морского нагула являются мелкие рыбы (сельдь, песчанка, мойва, молодь трески), различные крупные ракообразные и отчасти моллюски. Семга, нагуливающаяся в море, в свою очередь становится объектом питания тюленей и других морских млекопитающих (Новиков, 1953).

Из двух экологических рас (летней и осенней) в Белом море преобладает осенняя. Семга, относящаяся этой расе, отличается большей упитанностью и жирностью. Как летние, так и осенние производители делятся на несколько групп, отличающихся по размерам и жирности рыб, а также по срокам их нерестовых миграций в реки беломорского бассейна. Крупные самки летней семги заходят в реки с конца июня по август. Во второй половине июня–в августе в реку идут мелкие самцы («тинда»). Более крупные самцы заходят в реки позже: во второй половине июля–в августе.

Осенняя семга обычно крупнее летней. В реках беломорского бассейна эта раса составляет основу (78–87%) популяции (Новиков, 1953; Кулида, 1985). Осенняя семга заходит в реки в октябре–ноябре и еще до ледостава достигает основных районов зимовки, где проводит зиму в глубоких ямах.

Плодовитость семги колеблется от 2 до 30 тыс. икринок. Большинство особей нерестится один раз в жизни. Количество повторно нерестующих рыб не превышает в различных беломорских реках 7–17% от общего числа производителей. В третий раз возвращается на нерест всего 0.3% рыб (Новиков, 1953; Кулида, 1985).

Семга мечет икру при температуре от 0 до 6°C. Икра откладывается в гнезда, вырытые самкой в гравийно-галечниковом грунте на течении. Молодь выходит из нерестовых бугров в начале июня. Сеголетки и более взрослая молодь («пестрятки») питаются личинками водяных насекомых, падающими в реку насекомыми, бентосными организмами (моллюски и др.), а также гольцами, бычками-подкаменниками и другими мелкими рыбами. Рыбы, прожившие в реке 3–4 года, скатываются в море весной. Скатившаяся из реки молодь семги заканчивает процесс смолтификации, приобретая серебристую окраску ("серебрянка"). Это происходит вблизи устьев рек, где серебрянки держатся несколько летних месяцев. Осенью, достигнув длины 25–30 см, они покидают Белое море.

Популяции семги беломорских рек по возрастному составу состоят из 5–6 групп (возраста 3+ – 8+). Основу составляют рыбы осенней группы, большая часть из которых представлена пятилетними особями. В летней группе преобладают четырехлетние рыбы. В большинстве рек Белого моря наблюдается омоложение популяций. Сокращается число рыб возраста 6 лет и более. Преобладающими становятся особи с возрастом 4 года. За ряд лет сократилась и продолжительность морского нагула. Так, в популяции семги Северной Двины в 1949 г. морской нагул продолжался в среднем 2.5 года, а в 1974–1983 гг. он сократился на 4 месяца, т.е. приблизительно на 13% (Кулида, 1985). Также уменьшились за это время длина и масса семги, в значительной степени зависящие от продолжительности периода морского нагула.

Семужий промысел занимал важное место в жизни первобытно-общинных племен еще несколько тысяч лет назад, когда люди впервые появились на берегах Белого моря (Бергер, Наумов, 1992; Наумов, Федяков, 1993). Они промышленно ловили семгу во время ее заходов в реки на нерест. Так же поступали и поморы, заселившие берега Белого моря около тысячи лет назад. Количественно семужий промысел всегда уступал сельдяному и наважьему, но по ценности стоял на первом месте, играя важную роль в жизни поморов.

Статистика промысла семги ведется в России с 1870 г. С конца XIX века вплоть до начала Второй Мировой войны в бассейне Белого моря ежегодно добывалось от 0.3

до 1.1 тыс. т при среднем уровне около 0.7 тыс. т (Лагунов, 1952; Кузнецов, 1960; Лепская и др., 1995; Стасенков, 1998). Затем уловы начали быстро уменьшаться. К 80-м годам прошлого столетия они составляли не более 250 т, а в 1992–1994 гг. добыча семги сократилась до 100 т в год. В начале нынешнего столетия промысел семги в бассейне Белого моря давал ежегодно всего от 30 до 60 т (Отчет СевПИНРО, 2003). Таким образом, за 100 с лишним лет количество вылавливаемой семги сократилось примерно в 20 раз. Близкие показатели депрессии промысла семги приводит и Б.Г. Житний (2007), по мнению которого вылов семги на Белом море сократился за указанное время приблизительно в 16 раз.

Причиной депрессии промысла семги является подрыв ее запаса, вызванный антропогенным прессом в виде чрезмерного промысла и множественных нарушений воспроизводства. К числу последних следует отнести различные преграды на пути нерестовых миграций семги: плотины гидроэлектростанций без рыбоходов, завалы из бревен, кору деревьев и куски древесины, попавшие в реки в результате лесосплава. Они покрывают дно лососевых рек и губят нерестилища. Резкий спад численности популяций семги, вызванный указанными антропогенными причинами, завершился тем, что в ряде рек стада семги были уничтожены практически полностью (Дирин, 1987; Бугаев, 1997; Житний, 2005, 2007; Лайус и др., 2005 и др.). Так, например, в р. Кереть – основной семужной реке Карельского побережья Белого моря – уловы семги к 2000 г. упали до 280–300 кг в год. При этом от прежних 13–17 тысяч производителей, зарегистрировавшихся в начале прошлого столетия (Привольнев, 1933), в наши дни осталось около 4%. На нерест в реку возвращается ежегодно около 600 производителей, которые в основном выращены на рыбозаводных заводах (Бугаев, 1997; Отчет СевПИНРО, 2003).

Оценить запас семги всего моря практически невозможно. Были попытки подобного анализа для отдельных регионов и (или) отдельных рек. Так, например, исследования в реках бассейна Белого моря, протекающих по территории Архангельской области (Северная Двина, Мезень, Кулой, Мегра, Ваеньга, Онега, Зимняя Золотица и Солза), показали, что численность нерестовых стад семги в 2004 г.

составляла около 21 тыс. экз. Надежных данных, по которым можно было бы судить о запасе семги всего моря, а не только рек Архангельской области, нет, однако, очевидно, что эта величина не столь значительна. Кроме того, поскольку семга совершает дальние нагульные миграции и откармливается вне Белого моря, то есть все основания не принимать ее в расчет при оценке потоков вещества и энергии в собственно беломорских экосистемах.

Помимо сельди, наваги и семги, охарактеризованных выше, существенную роль в беломорских рыболовных промыслах играет ряд так называемых *второстепенных видов*: треска, камбалы, зубатка, корюшка, ледовитоморский сиг, мойва, пинагор, полярная тресочка или сайка. Эти рыбы обычно не являются объектами специального промысла. Их вылавливают попутно в качестве прилова при промысле сельди, наваги и семги. Кроме того, в большом количестве они добываются местным населением. С начала 60-х годов прошлого столетия с развитием океанического лова интерес к второстепенным объектам промысла внутренних морей начал угасать. В результате перечисленных выше рыб стали вылавливать все меньше и меньше, хотя их промысловый потенциал остается достаточно высоким и используется явно недостаточно (Житний, 2005, 2007).

## **Треска**

Треска *Gadus morhua* L. – один из главных «второстепенных» объектов рыбных промыслов в Белом море. Она играет существенную роль в беломорских экосистемах и служит важным источником пищи для местного населения. Основное место ее обитания – прибрежные участки Кандалакшского залива и прилегающие к нему части акватории моря. На юг треска распространяется до Онежского залива (Соловецкий архипелаг). В Двинском и большей части Онежского залива она не встречается (Алтухов и др., 1958). Летом в Мезенский залив и Воронку заходит мурманская треска, зимой откочевывающая обратно в Баренцево море.

Прежние представления о дифференциации беломорской трески на два подвида – «летнюю», или местную *Gadus morhua maris-albi* Derjugin, и «осеннюю», или мигри-

рующую треску *G. morhua morhua natio hiemalis* Taliev (Дерюгин, 1920; Талиев, 1931; Паленичко, 1958; Мухомедьяров, 1963), по-видимому, ошибочны. С помощью электрофоретического разделения ряда полиморфных белковых систем показано (Карпов и др., 1984; Артемьева, Карпов, 1985; Новиков, 1995), что рыбы, относящиеся к «летней» и «осенней» формам трески, образуют равновесные группы по частотам аллелей изученных полиморфных локусов. В то же время сравнение по частоте аллелей беломорской и баренцевоморской трески выявило различия по ряду белковых систем, что свидетельствует об их генетической разнородности.

**Таким образом, можно считать установленным, что треска Белого моря представляет единую самовоспроизводящуюся популяцию атлантической трески, не подразделенную на репродуктивно изолированные группировки и обособленную от других популяций.**

Максимальный возраст беломорской трески достигает 11–12 лет (Европейцева, 1937). В уловах преобладают 3–5-летние рыбы. Для беломорской трески так же, как и для атлантической, характерно чередование урожайных и неурожайных поколений (Новиков, 1995). Половое созревание трески происходит в 2 (самцы) или 3 года (самки). Самцов меньше: в среднем на 4 самца приходится 6 самок. С возрастом доля самок увеличивается. Среди десятилетних рыб самцы вовсе отсутствуют (Новиков, 1995).

Нерест происходит в прибрежных районах вдоль Кандалакшского, Карельского и Терского берегов, а также в северной части Онежского залива. Он начинается в марте подо льдом при температуре от  $-1.6^{\circ}$  до  $-1.4^{\circ}\text{C}$  и продолжается до конца мая, когда температура воды возрастает до  $0.4^{\circ}\text{C}$  (Махотин и др., 1986; Бурыкина, 2006). Самки выметывают 5–6 порций икры с интервалом от 3 до 10 суток (Machotin et al., 1984). Плодовитость варьирует от 60 до 350 тыс. икринок (Европейцева, 1937). Эмбриональное развитие происходит в толще воды. Пелагическую икру и личинок трески, держащихся у поверхности, разносит течениями по значительной акватории (Бурыкина, 2006). В июле мальки трески, имеющие в длину 20–35 мм, переходят к придонному образу жизни (Machotin et al., 1984).

Беломорская треска всеядна (Европейцева, 1937; Сони-на, 1957; Кудерский, 1966). В питании годовиков преобладают мелкие ракообразные, главным образом Harpacticidae. В рационе взрослой трески по мере увеличения размеров начинает преобладать рыбная пища. При этом если треска размером до 30 см потребляет в пищу в основном мелких рыб (трехиглую колюшку, люмпенусов, песчанок) или мальков (сельди, корюшки, наваги, бычков, бельдюги и др.), то треска с длиной тела более 35 см питается главным образом крупной рыбой (взрослая сельдь, навага, корюшка и др.).

Беломорская треска не образует многочисленных скоплений и не совершает протяженных миграций. Она держится довольно разреженно: крупные рыбы обычно дальше от берега, а мелкие – ближе к нему. Треска подходит к берегам вслед за косяками сельди, наваги и корюшки, которые являются ее основной пищей.

Ловят треску летом с помощью удочек, сетей и мереж. Уловы могут быть весьма значительны, но учесть их практически невозможно. Реальный вылов трески во много раз превышает данные промысловой статистики. О количестве вылавливаемой рыбы можно судить, например, исходя из того, что за лето в деревнях Ковда и Черная Речка, расположенных в Кандалакшском заливе, вылавливали около 100–130 т трески. За сутки на удочку вылавливали до 50 кг, а на одну мережу приходилось около 130 кг (Европейцева, 1937). В 1952 г. в губе Западная Порья семью мережами через день вылавливали от 500 до 1400 кг трески (Сонина, 1957). В целом по весьма приблизительной оценке годовой вылов трески в Белом море варьирует в разные годы от нескольких тонн до 315 т (Житний, 2007).

Запасы трески в Белом море практически не исследованы. По результатам гидроакустической съемки 1987 г. в Кандалакшском заливе обнаружено порядка 6.5–7.5 млн. экз. трески с общей биомассой порядка 1.7–2.0 тыс. т (Ермольчев и др., 1990). Гидроакустические съемки и траловый лов, произведенные в сентябре–октябре 2003 г. показали, что общая масса трески составляла приблизительно 800 т.

Следовательно, на основании усредненных данных этих двух съемок запас трески в Белом море можно оценить примерно в 1.5 тыс. т.

## Камбалы

В Белом море обитают камбалы 5 видов: полярная, речная, ершоватка, морская камбала и камбала-ерш. Они не входят в число объектов промысла и вылавливаются лишь в незначительном количестве местным населением.

**Полярная камбала** *Liopsetta glacialis* (Pallas) наиболее многочисленна из вышеназванных видов. Она обитает во всех заливах Белого моря, ведет донный образ жизни. Больших миграций не совершает, хотя иногда заходит в реки. В летнее время предпочитает прибрежные мелководья, а зимой откочевывает на глубины. В Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах полярная камбала достигает возраста 12–13 лет при длине 33–35 см. Две трети улова камбал в этом районе моря приходится на 5–6-летних рыб. В Мезенском заливе и в Воронке встречаются рыбы в возрасте 16–20 лет (Николаев, 1955).

Полярные камбалы достигают половой зрелости в 2 (самцы) – 3 (самки) года. Плодовитость варьирует от 31 тыс. до 2.3 млн. икринок. Нерест происходит зимой (в январе–феврале) подо льдом. Эмбрионы развиваются в толще воды, выклев личинок происходит весной в конце апреле–начале мая.

Камбалы откармливаются с весны до зимы, когда прекращают питание (Николаев, 1955). Основу рациона составляют моллюски, многощетинковые черви и бокоплавы. Изредка в состав пищи входят икра сельди, зостера и различные водоросли. Мелкие камбалы потребляют преимущественно брюхоногих моллюсков, а более крупные предпочитают двустворчатых моллюсков и полихет. В опресненных предустьевых участках камбалы поедают личинок насекомых. Конкурентами в питании камбал этого вида выступают речная камбала, ершоватка и беломорский сиг (Кудерский, Русанова, 1964).

**Речная камбала** *Pleuronectes flesus* L. распространена по всей акватории Белого моря, но предпочитает солоноватые воды заливов и бухт, устья рек, по которым может подниматься довольно высоко вверх (Андряшев, 1954). Максимальный возраст речной камбалы в Белом море не превышает 10 лет. При этом рыбы достигают в длину 43–48 см. Обычно в уловах преобладают рыбы длиной 20–30 см.

Созревание речной камбалы происходит в возрасте 3–5 лет. Самки созревают позже самцов. Индивидуальная плодовитость речной камбалы приближается к 1 млн. икринок. Нерест происходит в апреле–июне в прибрежных районах моря. Икра и личинки, развивающиеся в пелагиали, разносятся течениями на большие расстояния (Кобелев, 1995).

В период зимовки речная камбала скапливается в устьях рек, но не питается. Весной и в начале лета интенсивно откармливается. Наиболее активное питание происходит осенью перед зимовкой. Основа пищи – корненожки, моллюски, многощетинковые черви, ракообразные, другие беспозвоночные и рыбы (Кудерский, Русанова, 1964). В устьях рек в состав рациона входят также личинки насекомых (хируномиды и ручейники). В пище речной камбалы в больших количествах встречается молодь сельди, корюшки и сига, а также икра сельди. Места откорма речной камбалы совпадают с таковыми у полярной камбалы. Пищевые спектры их весьма сходны, но имеющая большие размеры речная камбала поедает более крупные организмы, чем полярная.

**Ершоватка** *Limanda limanda* (L.) наиболее многочисленна в Онежском и Кандалакшском заливах (Андряшев, 1954). Больших миграций не совершает, но переключивается к местам нереста и нагула. Осенью держится у берегов на глубине около 10 м, предпочитая места с песчаным грунтом и хорошим течением (Николаев, 1955; Алтухов и др., 1958). Максимальный возраст – 8 лет. При этом камбалы достигают длины 35 см и веса 300 г.

Половая зрелость наступает на 3–4 годах жизни. Плодовитость, увеличиваясь с возрастом, варьирует от 83 до 582 тыс. икринок (Алтухов и др., 1958). Нерест растянут. В Онежском заливе он происходит в июне–июле, а в Кандалакшском – с июня до середины августа.

Ершоватка – наиболее всеядная рыба среди других камбал Белого моря. В состав ее пищи входят корненожки, многощетинковые черви, мизиды, бокоплавы, а также многие виды моллюсков, иглокожих и асцидий. Ершоватка нередко поедает также икру пинагора, молодь рыб и водоросли (Кудерский, Русанова, 1964). Летом ершоватка питается преимущественно многощетинковыми червями и асцидиями, которых потребляют более крупные рыбы. Осенью основу пищи составляют бокоплавы и молодь рыб.

**Морская камбала** *Platessa platessa* (L.) заходит в Воронку из Баренцева моря (Алтухов и др., 1958). Как правило, взрослые особи этой популяции обитают в открытых частях Воронки, а молодь предпочитает опресненные районы и иногда заходит в реки.

Морская камбала достигает 80 см в длину, живет до 25 лет. Основу промысла составляют рыбы длиной 45–50 см. Половая зрелость наступает в возрасте 6–7 лет. Средняя плодовитость – около 300 тыс. икринок. Нерест происходит с февраля по июнь. Эмбриональное развитие протекает в толще воды.

Питается морская камбала в основном двустворчатыми моллюсками, в меньшей степени – донными ракообразными, офиурами, асцидиями и мелкими рыбами (Андряшев, 1954).

**Камбала-ерш** *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.) заходит для откорма в Воронку Белого моря. Половая зрелость наступает у самцов в семилетнем возрасте, а у самок – в возрасте 10 лет (Кобелев, 1995). Нерестится в открытом море на больших глубинах (125–200 м). Икра пелагическая. Основную пищу составляют моллюски и рыбы, реже – ракообразные. Молодые камбалы (до 25 см в длину) питаются в основном бентосными беспозвоночными. У крупных рыб (от 25 до 50 см в длину) половину пищи составляют придонные рыбы (Андряшев, 1954).

Камбалы добываются в основном местными жителями при любительском лове рыбы (трески, наваги и сельди) удочками или сетями. Данных промысловой статистики по камбаловым рыбам у рыбодобывающих организаций очень мало. На основе крайне фрагментарных материалов, имеющих в ГУП «Севрыбвод» и «Карелрыбвод», было подсчитано (Житный, 2007), что в период 40-х – 60-х годов прошлого столетия суммарный годовой улов камбал, без деления их на виды, варьировал от 43 до 174 т. В период с 1960 по 1984 гг. их вылов имел примерно тот же средний уровень (около 100 т/г), однако уловы постепенно снижались из-за сокращения числа рыбаков на участках прибрежного лова. Основная часть вылова (около 70%) приходилась на долю полярной камбалы. Речная камбала давала около 25% уловов, а доли ершоватки, морской камбалы и камбалы-ерша составляли соответственно 3% и дважды по 1% (Кобелев, 1995).

## Зубатка

Зубатка, обитающая в Белом море, представлена отдельным подвидом *Anarchichas lupus maris-albi* Barsukov. Это – придонная малоподвижная рыба. Она не совершает значительных миграций и не образует больших скоплений. Зубатка предпочитает места с каменистым или скалистым грунтом, где находит для себя убежища. Ловится вдоль побережья Кандалакшского залива, Терского и Канинского берегов. На юге моря доходит до Кемьских шхер и Соловецких островов (Барсуков, 1956).

Максимальная длина тела зубатки в Белом море не превышает 81 см (Мухомедьяров, 1963). Основу уловов составляют особи длиной 30–60 см, имеющие возраст от 5 до 10 лет. Максимальная продолжительность жизни беломорской зубатки достигает 19 лет. Половая зрелость наступает в шестилетнем возрасте (Новиков, 1995 а). Индивидуальная плодовитость варьирует от 650 до 7000 икринок. Нерест длится с июля по сентябрь (Мухомедьяров, 1963). Перед нерестом зубатка покидает мелководья, мигрируя на глубины около 15 м, и перестает питаться (Павлов, Новиков, 1986). Эмбриональное развитие длится 8–10 месяцев.

Почти сразу после вылупления из икринок личинки переходят на активное питание. Мальки зубатки питаются крупными планктонными ракообразными, личинками креветок, икрой и личинками рыб. Взрослые рыбы поедают в основном двустворчатых (*Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus* и др.) и брюхоногих (*Littorina* sp., *Buccinum* sp. и др.) моллюсков, крабов *Hyas araneus*, креветок и других ракообразных, иглокожих и прочих беспозвоночных. Рыбой зубатка практически не питается (Новиков, 1995 а).

Сведения о вылове зубатки единичны. В 50-х годах прошлого столетия ее добыча по Карельскому берегу Белого моря составляла от 25 до 30 т/г (Мухомедьяров, 1963). В настоящее время запасы зубатки неизвестны, но численность ее невелика.

## Корюшка

Корюшка Белого моря считается самостоятельным подвидом *Osmerus mordax dentex* Steindachner. Она распространена по всей акватории моря, держится в основ-

ном в прибрежных районах, больших миграций не совершает. Основу популяций составляют рыбы в возрасте 2–5 лет. Максимальный возраст – 10 лет. Самые крупные рыбы достигают в длину 30 см, имея массу до 190 г. Наиболее крупная корюшка обитает в Кандалакшском заливе. Самцы корюшки достигают половой зрелости в возрасте 3 лет, а самки – на год позже. Индивидуальная плодовитость варьирует от 9 до 110 тыс. икринок. Весной (май–июнь) корюшка заходит в реки на нерест. Икра клейкая, после вымета оседающая на дно. Инкубация икры продолжается в течение месяца (Елсукова, 1995 б).

После нереста корюшка около месяца откармливается у берегов, а затем откочевывает в открытые части заливов, где и держится в течение всего лета, не образуя при этом скоплений. Личинки к июлю скатываются из рек в предустьевые пространства. Летом мальки нагуливаются на мелководьях, а осенью уходят на глубину. Взрослая корюшка в сентябре покидает места летнего откорма и подходит к берегам, где продолжает питаться в течение октября–ноября. В конце ноября взрослые рыбы образуют зимовальные скопления в прибрежных районах, предустьевых пространствах и устьях рек, где обитают вплоть до начала нерестовых миграций в реки.

Основу рациона составляют нектобентические ракообразные, эрантные полихеты и мелкая рыба. В течение первого года жизни корюшка потребляет только мелких планктонных рачков. На втором году жизни в составе пищи появляются донные ракообразные (бокоплавы, мизиды и др.) и многощетинковые черви, но при этом около трети поедаемой пищи остается за зоопланктоном. Взрослые рыбы совсем не питаются планктонными организмами. Основу их пищи составляют полихеты, мизиды, бокоплавы и креветки. Часто в состав рациона входят различные рыбы: сельдь, корюшка, песчанка, люмпенус, бычки, трехглая колюшка, бельдюга, молодь сига и наваги (Кудерский, Русанова, 1964).

Специализированный лов корюшки в Белом море ведется только в Карелии. Ее ловят весной вблизи ряда деревень и городов: Вирма, Гридино, Калгалакша, Кемь, Колежма, Летняя, Нюхча, Поньгома, Сорокская, Сума, Шуя, Юково и др. Максимальный вылов корюшки в Карелии за

50 лет (с 1950 по 2000 гг.) был зарегистрирован в 1964 г. По данным ГУП «Карелрыбвод» (Житний, 2007) он составил 245 т/г. В среднем ежегодно добывалось около 80 т. Самые большие из зарегистрированных локальных уловов корюшки приходятся на район вблизи дер. Нюхча. Там с 1948 по 1953 гг. ежегодно добывали в среднем около 75 т корюшки.

В других районах корюшки ловят меньше, чем в районе дер. Нюхча. В вершинной части Онежского залива в течение 40 лет (с 1955 по 1995 гг.) добывалось в среднем за год около 17 т, а максимальный вылов, пришедшийся на 1960 г., достигал 49 т.

В Унской губе Двинского залива и в реке Северная Двина с 1957 по 2000 гг. в среднем за год вылавливали около 20 т корюшки. В 1966 г. в этих местах суммарно было добыто 71 т корюшки.

В Мезенском заливе в 50-е годы прошлого столетия ее вылавливали около 5 т в год, а в 1962 г. было поймано около 29 т.

За период с 1950 по 2000 гг. суммарный вылов корюшки по всему морю согласно материалам ГУП «Севрыбвод» (Житний, 2007) составлял в среднем около 112 т/г, а ее максимальная добыча, пришедшаяся на 1960 г., составила 358 т/г.

В последнее время вылов корюшки значительно уменьшился. Так, например, в 2003 г. возле дер. Нюхча было выловлено около 26 т корюшки, тогда как прежде в этом районе, как отмечалось выше, в среднем ежегодно вылавливали около 75 т. Однако уменьшение объемов вылова корюшки, скорее всего, отражает сокращение промысловой нагрузки, вызванное снижением количества рыболовецких колхозов. Им на смену приходит частное рыболовство, а в этом случае учесть результаты вылова рыбы значительно труднее.

### **Ледовитоморский сиг**

Ледовитоморский сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) обитает во всех прибрежных районах моря, заходя на нерест в реки. Нерест сигов в разных реках беломорско-

го бассейна происходит в разное время. В р. Кереть (Кандалакшский залив) сига заходят на нерест в июле, а в р. Варзуга (Терский берег) – в октябре (Ершов, Дирин, 1995).

Основу популяции составляют особи 3–4-летнего возраста, а максимальный возраст не превышает 13–14 лет (Вшивцев, Драганов, 1987; Ершов, Дирин, 1995). Быстрее других растут сига, нерестящиеся в р. Онеге, а сига из р. Северная Двина наиболее тугорослы. Половая зрелость наступает в возрасте 3 лет. Основу нерестового стада составляют особи 5–6-летнего возраста. Самцы созревают раньше самок. Средняя индивидуальная плодовитость равна 17–18 тыс. икринок (Вшивцев, Драганов, 1987).

Сига относятся к типичным бентофагам, имеют широкий спектр питания (Ершов, 1989). Основу пищи составляют полихеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски и ракообразные (гаммариды). Незначительную долю в их питании составляют воздушные насекомые, молодь рыб и детрит.

На Белом море промысел сигов ведется достаточно давно. Их добывают преимущественно в реках во время анадромных нерестовых миграций. В море сигов ловят в значительно меньшем количестве, обычно в качестве прилова. Статистические данные об уловах сига в большинстве случаев отсутствуют, поэтому имеющиеся представления о размере его промысла в Белом море фрагментарны. В период 40-х – 70-х годов прошлого столетия суммарный вылов сига в Белом море варьировал от 50 до 100 т в год. В настоящее время добыча сига сократилась в несколько раз, что является следствием значительного сокращения его запаса (Ершов, Дирин, 1995).

## **Мойва**

Стаи мойвы *Mallotus villosus villosus* (Muller) ежегодно обнаруживают в Белом море летом. В другое время взрослая мойва в Белом море не встречается: лишь ее молодь вылавливают осенью у Канинского и Терского берегов, а также в Мезенском заливе (Елсукова, 1995 а). До сих пор нет единого мнения о том, существует ли самостоятельное стадо мойвы, нерестящейся и обитающей после нереста в Белом море, или это – рыбы, заходящие из Баренцева моря (Алтухов, 1977).

Нерест мойвы в Белом море происходит в начале июня. Личинки обнаруживаются в составе ихтиопланктона в конце того же месяца (Елсукова, 1995 а). Интенсивный откорм мойвы в Белом море продолжается 2 месяца после нереста. Состав пищи мойвы весьма близок к таковому у сельди, а также у молоди корюшки и наваги, однако серьезной пищевой конкуренции этим планктонофагам мойва не составляет (Подражанская, 1995).

Специального промысла мойвы в Белом море нет. Она обычно вылавливается сетями вместе с сельдью. Основные районы вылова сосредоточены возле деревень Лопшеньга и Летняя Золотица. Средние уловы мойвы в период с 1960 по 1985 гг. составляли около 12 т в год. При этом минимальная добыча была равна 0.3 т, а максимальная достигала почти 75 т в год (Елсукова, 1995 а). Иной информации, позволяющей хотя бы косвенно оценить запас мойвы в Белом море, нет.

### **Пинагор**

Пинагор *Cyclopterus lumpus* L. – традиционный объект промысла в Норвегии и странах, расположенных на Атлантическом побережье Европы, где его вылов за год достигал 11 тыс. т (Орлова, Пахомова, 1994). В Белом море промысловые рыбаки добывают пинагора с 1934 г. по сей день, хотя в наше время промысла нет уже больше нигде, кроме района р. Койда в Мезенском заливе. Ловят пинагоров, как правило, одностенными сетями в июне, когда рыбы подходят к берегам на нерест. Больше всего пинагора добывали сначала в Онежском и Кандалакшском заливах. Позже центр его промысла переместился к Летнем берегу Двинского залива. Запас и величина изъятия пинагора были оценены только экспертным методом на основе данных промысловой статистики, которые достаточно надежны лишь для периода 30–50-х годов XX столетия. Других данных нет.

Из имеющихся материалов следует, что среднегодовой вылов пинагора в указанный период давал в год в среднем около 111 т, при максимуме порядка 424 т, добытых в 1934 г. Исключение составил 1940 г., в течение которого **было выловлено 1518 т**. Больше таких всплесков

численности пинагора в Белом море не наблюдалось, а причина случившегося осталась не выясненной. Начиная с 60-х годов прошлого столетия, промысел пинагора начал приходить в упадок. С 1961 по 1995 гг. среднегодовой вылов составил 15.5 т, а максимальный – 84.2 т. В 2003 г. было поймано всего 5 т пинагора. Сокращение вылова обусловлено резким снижением промысловых усилий, а промысловый потенциал вида используется лишь частично (Житний, 2007).

## Сайка

Сайка, или полярная тресочка *Boreogadus saida* (Lepeschin) – высокоарктический элемент ихтиофауны Белого моря. В периоды климатического похолодания сайка в большом количестве заходит из Баренцева моря. При этом ее уловы в Белом море резко возрастают. Обычно вылов сайки относительно невелик, хотя в годы резкого похолодания может быть весьма значительным. Показательна в этом отношении ситуация зимой 1942/1943 гг., когда в Белом море было **выловлено свыше 8 тыс. т сайки** (Тамбовцев, 1952).

В начале 80-х годов прошлого столетия запас сайки в Баренцевом море резко сократился (Матишов, 1990, 1993, 1994), в результате чего в Белом море сайка практически перестала ловиться (Стасенков, 1998). Уменьшение запаса сайки, которая играет важную роль в экосистемах Арктики (Клумов, 1937; Мантейфель, 1943 и др.), привело к серьезным изменениям в характере питания морских млекопитающих и вынудило их в поисках пищи расширить ареал нагульных миграций (см. гл. 6).

Если суммировать всю приведенную выше (пусть даже недостаточную и фрагментарную) информацию, то можно сделать следующие выводы:

1. Сельдь, навага и семга всегда составляли основу беломорских рыбных промыслов. Их суммарный годовой вылов в первой половине XIX столетия достигал 40 тыс. т, сократившись в наше время в десятки раз, хотя они продолжают оставаться основными промысловыми рыбами на Белом море.

2. Запас сельди, постепенно увеличиваясь, достигает к настоящему времени приблизительно 12 тыс. т, что все еще гораздо ниже прежнего уровня.
3. Общий запас наваги в Белом море относительно стабилен и оценивается величиной от 2 до 6 тыс. т при средней величине около 4 тыс. т.
4. Запасы семги чрезвычайно низки и не превышают нескольких сотен тонн. По этой причине ее ролью в функционировании беломорских экосистем в настоящее время можно пренебречь, особенно если учесть, что семга нагуливается вне пределов Белого моря.
5. «Второстепенные рыбы» (треска, камбалы, корюшка, зубатка, сиг, мойва, сайка, пинагор) менее значимы и составляют основу любительского лова. В среднем за год их вылавливали около 800 т. В отдельные годы вылов достигал 2,5–9 тыс. т за счет разовых заходов сайки и вспышки численности пинагора. Сокращение их вылова в несколько раз, наблюдающееся в последние десятилетия, обусловлено не подрывом запасов, а уменьшением промысловых усилий. Без угрозы для состояния запасов общий допустимый улов этих рыб может составлять не менее 600 т в год.
6. Запасы всех перечисленных рыб Белого моря в настоящее время оцениваются величиной 24–30 тыс. т, включая 12 тыс. т сельди и 4 тыс. т наваги.

### **Прочие рыбы**

К числу прочих непромысловых видов относятся такие виды, как *Myoxocephalus scorpius* (L.) – керчак, *M. quadricornis* (Gir.) – четырехрогий бычок, *Zoarces viviparus* (L.) – бельдюга, *Pholus gunnelus* (L.) – маслюк, *Lumpenus fabricii* (Reinh.) – люмпенус, *Gasterosteus aculeatus* L. – трехиглая колюшка и др. Эти рыбы встречаются во всех прибрежных районах Белого моря (Дерюгин, 1928) и в большинстве случаев не образуют больших скоплений, сравнительно равномерно распределяясь в разные сезоны в пределах всего ареала. В отдельные годы их добыча может

быть весьма значительной, но серьезного хозяйственного значения все эти рыбы не имеют и составляют лишь прилов при промысле сельди, наваги, трески и других рыб, однако они играют весьма существенную роль в экосистемах моря. Чтобы не быть голословным, приведу лишь один пример, касающийся ситуации с трехиглой колюшкой, которая считается самой многочисленной непромысловой рыбой Белого моря (Подражанская, 1995).

Эти небольшие рыбы достигают к концу жизни в возрасте 4–5 лет\* веса всего около 6 г. При небольшом весе их численность, однако, бывает очень велика. До гибели в 1960 г. взморника *Zostera marina*, заросли которой служили местом нереста и нагула молоди колюшки, эта рыба была весьма обильна в прибрежных районах моря (Кузнецов, 1960). После того как зостера погибла, численность колюшки сократилась настолько, что обнаружить этих рыб в море было если и не невозможно, то крайне трудно.

В этот период среди местного населения бытовало даже мнение о том, что колюшку уничтожили ученые. Постепенно заросли зостеры начали восстанавливаться (Вехов, 1995). При этом наблюдалось сначала постепенное, а в последние годы – резкое увеличение численности трехиглой колюшки.

В 2005–2007 гг. сотрудники Санкт-Петербургского университета (Иванова и др., 2007) производили сборы материала в прибрежных районах Кандалакшского залива: в губе Чупа, губе Никольской, эстуарии р. Кереть и Сидоровом залудье. Рыб отлавливали равнокрылым неводом. Площадь тони составляла приблизительно 800 м<sup>2</sup>. Было установлено, что численность как взрослых рыб, так и молоди колюшки в 2007 г. резко увеличилась по сравнению с таковой в 2005 и 2006 гг. В июне 2006 г. на нерестилищах вылавливали от 1 до 2 десятков колюшек на 1 м берега. В июне–июле 2007 г. на 1 м береговой линии в различных местах приходилось от 122 до 237 взрослых колюшек. Скопления молоди колюшки, численность которой достигала 200 экз./м<sup>2</sup> и более, были приурочены преимущественно к зарослям взморника.

---

\* Утверждение В.В.Кузнецова (1960) о том, что трехиглая колюшка погибает после нереста на втором году жизни, ошибочно.

Резкое увеличение численности колюшки нашло свое отражение в характере питания ряда рыб Белого моря. В 2007 г. по наблюдениям П.Н. Ершова (неопубл. данные), которые более подробно будут обсуждены позже (гл. 7), трехиглая колюшка заняла одно из основных мест в составе пищевых объектов трески и некоторых других рыб. Таким образом, с одной стороны, увеличение обилия колюшки приводит к существенным изменениям питания различных рыб, а также птиц Белого моря (Бианки и др., 1995; Подражанская, 1995). С другой стороны, колюшка, являющаяся планктонофагом, может вступить в конкурентные взаимоотношения с другими рыбами, питающимися зоопланктоном: сельдью, корюшкой и мойвой. Помимо этого, колюшка, откочевывающая в осеннее-зимний период на глубины, играет важную роль как переносчик вещества и энергии из прибрежных экосистем в открытое море (Пономарев, 2004). Следовательно, колебания численности трехиглой колюшки накладывают существенный отпечаток на беломорские экосистемы.

Естественно, что на примере одной только трехиглой колюшки не осветить роль названных выше непромысловых рыб в функционировании беломорских экосистем. Этот вопрос будет обсужден в следующем разделе данной главы и в «Заключении».

Оценить запасы бычков, бельдюги, масляка, люмпенуса, трехиглой колюшки и других рыб в настоящее время невозможно из-за отсутствия данных, однако по ряду косвенных показателей можно утверждать, что численность и биомасса (по крайней мере, некоторых из этих рыб) могут быть весьма значительны.

Заканчивая на этом общую характеристику ихтиофауны Белого моря, необходимо отметить, что эпизодически в его акватории обнаруживается ряд видов, не размножающихся в этом водоеме (Расс, 1995). Для них Белое море представляет собой зону выселения.

Шесть из них относятся к южнобореальным видам, заходящим в Белое море не каждый год. В основном это происходит в периоды климатического потепления, когда усиливается мурманская ветвь Нордкапского течения. К их числу принадлежат китовая акула *Cetorhinus maximus* (Gunnerus), опак *Lampris guttatus* (Brunnich), угорь *Anguilla anguilla* (L.), сарган *Belone belone* (L.), скумбрия *Scomber scom-*

*brus* L. и скумбрещюка *Scomberesox saurus* (Walbaum). Некоторые из этих рыб (прежде всего скумбрия) в отдельные годы могут давать промысловые уловы (Андрияшев, 1954).

Значительно чаще и обычно в больших количествах, а не единично в Белое море заходят (но не размножаются) рыбы северобореальных и (или) космополитических видов: колючая акула (катран, или нокотница) *Squalus acanthias* L., сайда *Pallachius virens* (L.), пикша *Melanogrammus aeglephinus* (L.) и морской окунь *Sebastes marinus* L. Изредка регистрируется появление полярной акулы *Somniosus microcephalus* (Bloch et Schneider), представляющей арктическую ихтиофауну.

## 2. Трофические взаимоотношения

Ранее в процессе общей характеристики рыб Белого моря были в той или иной мере обсуждены объекты питания каждого из видов. Не менее важно при этом хотя бы кратко рассмотреть и их пищевые (трофические) взаимоотношения.

«Второстепенные» рыбы, которых, как уже отмечалось, не промысляют рыбодобывающие организации, тесно связаны с массовыми промысловыми рыбами и другими компонентами беломорских экосистем. Основную роль в их питании играют ракообразные, многощетинковые черви, моллюски, а также рыбы. При этом преобладающие компоненты пищи у разных видов различны. Такие расхождения спектров питания обеспечивают более полное использование кормовой базы рыбами этих видов, составляющих основу ихтиофауны литорали и верхней сублиторали. Отличительной чертой этих рыб является то, что они не прекращают питаться в периоды зимовки и нереста: меняется только соотношение отдельных компонентов в рационе. В самый разгар зимовки в их желудках встречаются асцидии, гребневики, иглокожие и водоросли. Резко меняется питание и его интенсивность у всей этой группы рыб во время нереста и развития молоди корюшки и сельди. Икра, молодь и взрослые производители последних зачастую становятся основной пищей бычков, маслюков, бельдюги и люмпенуса (Подражанская, 1995). Трехиглая колюшка, яв-

ляющаяся одной из наиболее многочисленных непромысловых рыб Белого моря, служит объектом питания трески, сельди, бычков и других рыб, а также птиц ряда видов, но в то же время она поедает икру многих промысловых рыб.

Все пищевые объекты, объединенные в основные экологические комплексы – планктон (зоопланктон), бентос и нектон (рыбы) – играют различную роль в питании беломорских рыб (табл. 32).

Таблица 32

**Состав пищи основных рыб Белого моря**  
(по: Подражанская, 1995)

Вид	Пища	
	основная	второстепенная
Сельдь	П	Р
Навага	Р	Б
Мойва	П	–
Корюшка	Б	Р
Треска	Б	Р
Пикша	Б	Р
Камболовые	Б	–
Бычки	Б	Р
Люмпенус	Б	Р
Бельдюга	Б	Р
Маслюк	Б	Р
Зубатка	Б	–

Примечание: П – планктон, Б – бентос, Р – рыбы.

Анализ данных, представленных в этой таблице, свидетельствует о разнообразии трофических ниш в Белом море. Камбаловые, треска и зубатка потребляют в основном донные организмы. Навага и треска питаются смешанной пищей, состоящей главным образом из бентосных организмов и рыбы. К планктонофагам относятся сельдь и мойва (а также трехиглая колюшка и молодь корюшки, не вошедшие в эту таблицу).

Рыба – необходимый компонент питания почти всех представителей беломорской ихтиофауны. Даже у такого типичного планктонофага, как сельдь, в желудках обнару-

живаются, хотя и редко, мойва, трехиглая колюшка и люмпенус. Таким образом, вся беломорская ихтиофауна состоит из двух основных трофических комплексов: нектобентического и нектопелагического.

Пищевые взаимоотношения рыб Белого моря отчетливо видны на схеме (рис. 21), где выделена доминирующая и второстепенная пища основных видов ихтиофауны.

Для Белого моря характерны относительно низкие уловы рыбы. Одним из факторов, определяющих состояние запасов, являются условия откорма. Как было показано выше (см. гл. 2) в Белом море прогреваются лишь верхние слои воды. На глубинах более 50–60 м температура воды не поднимается выше 0°С в течение всего года. В связи с этим большие глубины, занимающие центральную часть моря, на долю которых приходится почти половина всей площади водоема, оказываются не пригодными для основных донных и придонных рыб (навага, треска, камбаловые, зубатка и корюшка).

Благоприятны для их откорма мелководья, зона которых наиболее обширна в заливах, но и на этих участках значительные площади имеют низкую кормность. Кроме того, значительная доля биомассы бентоса в Белом море приходится на моллюсков, а они – основа корма лишь немногих видов, в первую очередь таких, как зубатка и камбаловые. Таким образом, хоть биомасса беломорского бентоса достигает значительных величин, но его кормовая ценность относительно невелика (Кудерский, 1966; Кудерский, Скарлато, 1986). По этой причине многие бентофаги в качестве дополнительных источников питания потребляют в больших количествах различных рыб.

Пелагическая ихтиофауна, представленная сельдью, сайкой (в годы ее заходов в Белое море), мойвой, трехиглой колюшкой, а также молодью корюшки и наваги, не испытывает существенной конкуренции за пищу между отдельными видами. Сравнение пищевых спектров показывает, что соотношение основных компонентов пищи у них различно. Индексы сходства пищевого состава планктонофагов очень невелики (не более 10%), что свидетельствует об отсутствии пищевой конкуренции между отдельными видами (Антипова и др., 1985).

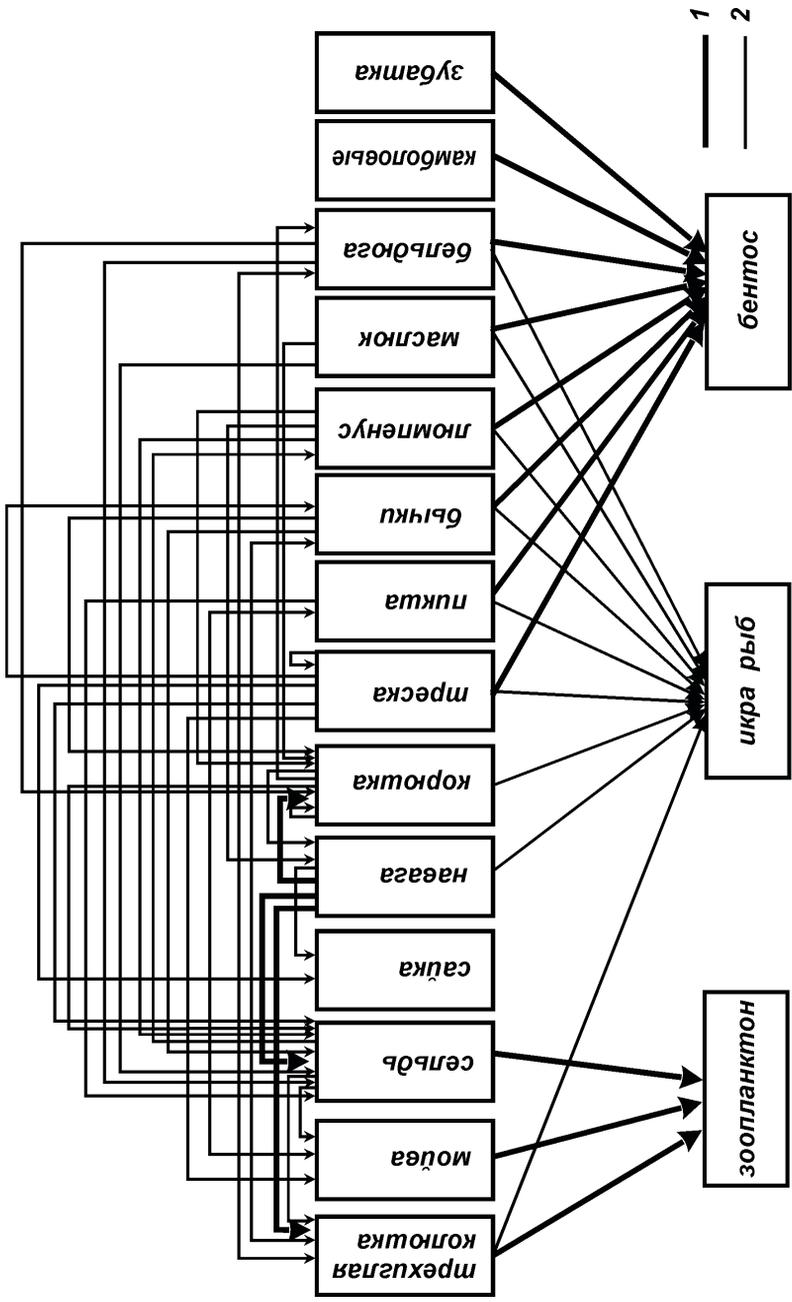


Рис. 21. Схема пищевых взаимоотношений взрослых рыб

Белого моря (по: Подражанская, 1995):

1 – доминирующая пища, 2 – второстепенная пища.

Это подтверждается и данными детального исследования питания беломорской сельди в разных районах моря, выполненного в последние годы (Тарвердиева и др., 2000). По наблюдениям этих авторов уже со стадии личинки и вплоть до взрослого состояния сельдь не вступает в конкурентные отношения с другими планктонофагами, расходясь с ними по основным объектам питания. Наиболее благоприятные условия для откорма сельди, судя по величине наполнения желудков, наблюдаются в районах, где основой ее пищи были эуфазииды: в Кандалакшском и Двинском заливах.

В системе трофических связей рыб Белого моря (рис. 22) сельдь входит в пастбищную трофическую сеть и, потребляя организмы как II, так и III трофических уровней, является консументом этих же порядков, занимая III и IV трофические уровни. Следует отметить, что эта схема существенно дополняет наши представления о пищевых взаимоотношениях рыб Белого моря, хотя в нее не включены многие достаточно важные объекты (зубатка, камбаловые и др.), пищевые связи которых представлены на предыдущем рис. 21.

### **3. Продукция и потребление пищи**

Рыбы занимают промежуточное положение, а птицы и морские млекопитающие находятся на верхних этажах пищевой пирамиды. Это – гетеротрофные организмы, относящиеся, соответственно, к консументам второго и более высоких порядков, т.е. находящихся на III – V трофических уровнях. Среди водных биоресурсов именно они, в первую очередь – рыбы, используются человеком в пищу, поэтому по их обилию и принято главным образом судить в целом о промысловом потенциале, о богатстве или бедности того или иного водоема.

Сельдь, навага и семга составляли, как было показано выше, основу рыбных промыслов на Белом море. Их суммарный годовой улов в первой половине XIX столетия достигал 40 тыс. т, сократившись в наше время в десятки раз. Остальные виды (треска, камбалы, корюшка, зубатка и др.) менее значимы и добываются в основном местным населением в гораздо меньшем количестве. Их добыча относительно стабильна (Житний, 2005 а, б, 2007).

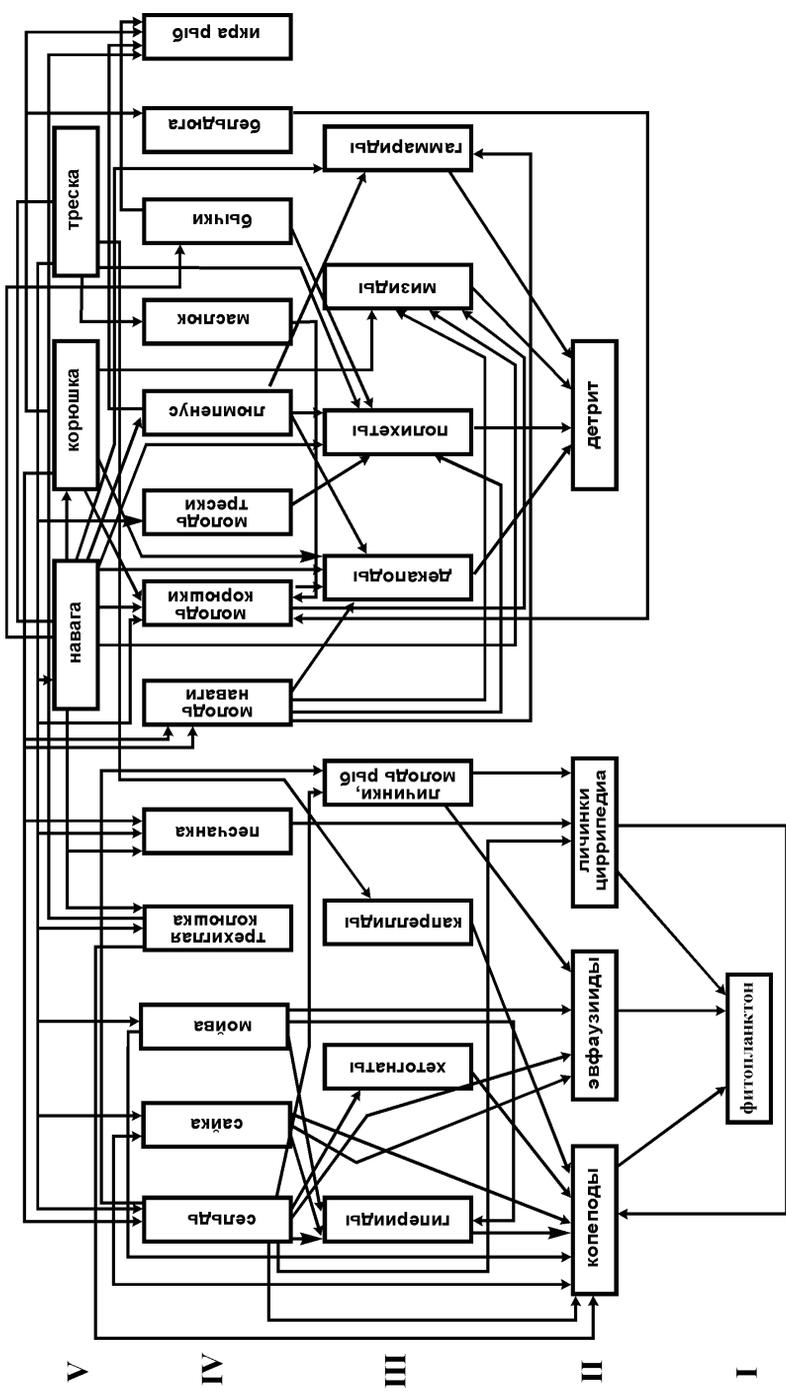


Рис. 22. Трофические связи основных промысловых рыб Белого моря (по: Тарвердиева и др., 2000):  
I – V – трофические уровни.

Оценивая современную ситуацию, следует отметить, что хотя запас сельди в Белом море постепенно увеличивается и к настоящему времени достигает приблизительно 12 тыс. т, но все же он еще очень далек от прежнего уровня. Общий запас наваги в Белом море оценивается в среднем величиной порядка 4 тыс. т. Точных данных о биомассе беломорской семги нет, но при таком уровне промысла, который наблюдается в наше время, очевидно, что запасы семги чрезвычайно низки. Они не превышают нескольких сотен тонн. По этой причине ее ролью в функционировании беломорских экосистем в настоящее время можно пренебречь, особенно если учесть, что семга нагуливается вне пределов Белого моря.

Второстепенные, с точки зрения промысла, рыбы (треска, корюшка пинагор, камбалы, мойва, зубатка, сиг и др.), составляющие основу любительского лова, не менее важны как элементы морских экосистем, и их роль в трофике водоема нельзя не учитывать. Запасы этих объектов вместе с навагой можно определить приблизительно величиной 8–4 тыс. т.

Вместе с 12 тыс. т сельди и 4 тыс. т наваги это составляет около 24–30 тыс. т (Житний, 2007). Таков в самом общем приближении суммарный запас промысловых и второстепенных рыб Белого моря. Очевидно, что существенным компонентом беломорской ихтиофауны являются многие другие рыбы (трехиглая колюшка, бычки, бельдюга, маслюк, песчанка и др.), запас которых не определен даже приблизительно из-за отсутствия необходимых данных.

Если принять эти величины за исходные, то, используя соответствующие показатели калорийности (сельдь – 1.9, прочие рыбы (без семги и мойвы) – 1.1 ккал/г влажной массы), приведенные в начале книги (см. табл. 1), можно перевести биомассу рыб в соответствующее ей количество калорий. Нынешний запас сельди энергетически эквивалентен  $2.3 \cdot 10^{10}$  ккал, запас наваги –  $0.44 \cdot 10^{10}$  ккал, а общие запасы остальных рыб – примерно  $1.2 \cdot 10^{10}$  ккал. В сумме это составляет около  $4.0 \cdot 10^{10}$  ккал.

Ранее (Бергер и др., 1995) средний годовой  $P/V$ -коэффициент для рыб был принят равным 0.3 (Яблонская, 1971; Алимов, 1989). По уточненным данным (Шунтов, 1985; Моисеев, 1989) в среднем для разных видов рыб он равен 0.45.

Исходя из этого, нетрудно подсчитать, что общая годовая продукция рыб Белого моря составляет около  $1.8 \cdot 10^{10}$  ккал, а в пересчете на столб воды под  $1 \text{ м}^2$  показатели продукции рыб за год эквивалентны  $0.2$  ккал.

Учитывая коэффициенты усвояемости пищи и эффективности продукции, равные соответственно  $0.6$  и  $0.25$  (Алимов, 2000), можно определить общий рацион всех рыб, который в энергетическом выражении равен  $1.2 \cdot 10^{11}$  ккал /год. В пересчете на столб воды под  $1 \text{ м}^2$  это эквивалентно  $1.3$  ккал/год.

Не имея достаточных данных о коэффициентах усвояемости пищи и эффективности продукции отдельно для сельди и других беломорских рыб, примем их усредненные величины, указанные выше. Тогда при среднем годовом  $P/B$ -коэффициенте, равном  $0.45$ , получим, что годовые величины продукции и рациона сельди эквивалентны соответственно  $1.0 \cdot 10^{10}$  ккал и  $0.7 \cdot 10^{11}$  ккал. Суммарно для всех остальных рыб Белого моря эти величины равны соответственно  $0.8 \cdot 10^{10}$  ккал и  $0.5 \cdot 10^{11}$  ккал.

**Таким образом, суммарная годовая продукция рыб Белого моря эквивалентна  $1.8 \cdot 10^{10}$  ккал ( $0.2$  ккал/ $\text{м}^2$ ), а их годовой рацион эквивалентен  $1.2 \cdot 10^{11}$  ккал ( $1.3$  ккал/ $\text{м}^2$ ).**

## **Глава 6. МОРСКИЕ ПТИЦЫ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ**

Птицы и млекопитающие находятся на вершине пищевой пирамиды и живут за счет той энергии, которую получают, питаясь рыбой и (или) различными беспозвоночными животными. Если о запасах морских млекопитающих и их питании имеется относительно много сведений, то птицы Белого моря изучены в этом отношении гораздо хуже. Тем не менее хотя бы в самом первом приближении, можно попытаться оценить их взаимоотношения с другими элементами экосистем моря.

### **1. Птицы**

#### **Общая характеристика фауны**

Орнитофауна Белого моря весьма небогата и значительно уступает баренцевоморской по видовому разнообразию. Основная причина этого – отсутствие птиц, предпочитающих открытые морские просторы. Среди беломорских птиц наиболее многочисленны бентофаги и крайне мало чистых ихтиофагов, хотя рыба входит в состав пищи многих видов.

**Полярная крачка** *Sterna paradisaea* Pontopp. – самая многочисленная из птиц Белого моря. Ее численность на островах и побережье шхерной части моря достигает 30 тысяч взрослых птиц. Крачки прилетают в середине мая и живут на Белом море около 3 месяцев. Они предпочитают гнездиться на небольших лудах, где образуют колонии, как правило, насчитывающие от нескольких десятков до тысячи птиц. Исключение составляет поселение крачек на

о. Малая Муксалма, входящем в состав Соловецкого архипелага. Число гнездящихся здесь птиц в отдельные годы достигает 16 тысяч особей.

Крачки устраивают гнезда и откладывают яйца в конце мая, а их птенцы появляются на свет в конце июня – начале июля. В августе птицы улетают из мест гнездования, совершая миграцию вдоль западных берегов Европы и Африки в приантарктические районы (Бианки и др., 1995).

Основу питания крачек в беломорский период их жизни составляют различные мелкие рыбы (трехиглая колюшка, песчанка, молодь сельди и другие), а также некоторые ракообразные и полихеты (Бианки, 1967).

Одним из основных элементов орнитофауны на всей акватории моря, особенно в Кандалакшском и Онежском заливах, служат **чайки** нескольких видов: **сизая** *Larus canus* L., **серебристая** *L. argentatus* Pontopp., **большая морская** *L. marinus* L. и **клуша** *L. fuscus* L. Последние два вида встречаются значительно реже, чем сизая и серебристая чайки. Ближе к северной границе Белого моря (в Воронке и вдоль Терского берега Горла) к ним добавляется еще одна чайка: **бургомистр** *L. hyperboreus* Gunn.

Чайки прилетают на Белое море в мае, а осенью улетают обратно на юг Европы. Откладка яиц происходит в конце мая – начале июня, а выклев птенцов из яиц приходится обычно на конец июня.

Чайки – эврифаги. Основу их питания составляют различные бентосные организмы: моллюски (мидии и литторины), полихеты, ракообразные и иглокожие. В состав корма входят также и рыбы (бычок, маслюк, сельдь, зубатка, камбалы, навага, треска и др.), однако обычно рыбы в питании беломорских чаек играют меньшую роль, чем бентосные животные. Так, например, в рационе серебристых чаек моллюски встречаются значительно чаще, чем рыбы: 31 и 14% соответственно (Бианки и др., 1995). У чаек того же вида на Баренцевом море соотношение этих элементов питания обратное: соответственно 10 и 26% (Краснов и др., 1995). При этом следует отметить, что соотношение рыбных и нерыбных компонентов в диете чаек может меняться в разное время в зависимости от обилия тех или иных кормов.

Наглядным примером таких преобразований питания чаек может служить ситуация, связанная с изменением численности и роли в беломорских экосистемах трехиглой колюшки. До 60-х годов прошлого столетия эта небольшая рыбка была одним из наиболее любимых объектов питания беломорских чаек. После гибели zostеры в 1960 г. и резкого падения численности колюшки ее доля в питании чаек также значительно уменьшилась (Бианки, 1967). В наши дни, как уже отмечалось ранее (см. гл. 5), наблюдается обратный процесс: заросли zostеры восстанавливаются, численность трехиглой колюшки резко увеличивается (Иванова и др., 2007). В связи с этим можно ожидать, что колюшка вновь займет прежнее место основного объекта в питании беломорских чаек.

Наиболее многочисленны птицы разных видов во внутренних районах Белого моря, особенно в Кандалакшском и Онежском заливах, где они находят наиболее благоприятные условия для гнездования и кормежки. По данным В.В. Бианки и соавторов (1995) в районе Кандалакшских, Кемских, Сумских и Онежских шхер, в Соловецком архипелаге, на Сорокском мелководье и в прибрежье Карельского берега около 20 лет назад гнезилось до 110 тысяч птиц 26 видов (табл. 33).

Самую значимую роль в этих прибрежных районах моря играет **обыкновенная гага** *Somateria mollissima* L., которая является одной из самых многочисленных беломорских птиц. Только на островах и в прибрежье шхерных районов моря гнездится от 7 до 14 тысяч пар. Эти крупные утки не улетают на зиму, проводя на Белом море круглый год (Бианки, 1967; Корякин и др., 1982; Бианки и др., 1995).

Кладка яиц у обыкновенной гаги начинается в середине–конце мая. Птенцы появляются в первой половине июня. Самцы не принимают участия в насиживании яиц; в период гнездования они откочевывают подальше от берегов в открытое море и линяют. Осенью гаги сбиваются в стаи, насчитывающие до нескольких десятков птиц, и откочевывают в места зимовки (Онежский залив), которую проводят среди льдин.

Гага – типичный бентофаг. В состав ее пищи входят донные беспозвоночные около 60 видов (Бианки и др., 1979). На первом месте среди поедаемых гагой организмов

стоят мидии. Следующую позицию занимают различные сублиторальные моллюски: *Hiatella arctica*, *Arctica islandica*, *Serripes groenlandicus*, *Tridonta borealis* и др. В период гнездования самки гаги переходят на питание в основном литоральными моллюсками (*Littorina* spp., *Hydrobia* spp. и др.). Эти же беспозвоночные составляют основу пищи птенцов, которые, повзрослев, через 2–3 месяца после рождения переходят на питание преимущественно мидиями (Корякин, 1989).

Таблица 33

**Список видов птиц, гнездящихся на островах и побережье  
шхерной части Белого моря и кормящихся на море**  
(с изменениями по: Бианки и др., 1995)

№	Вид	Число пар
1	Краснозобая гагара – <i>Gavia stellata</i> Pontopp.	Единично
2	Большой баклан – <i>Phalacrocorax carbo</i> L.	До 100
3	Кряква – <i>Anax platyrhyncha</i> L.	До 200–300
4	Свиязь – <i>A. penelope</i> L.	«-»
5	Шилохвость – <i>A. acuta</i> L.	«-»
6	Гага обыкновенная – <i>Somateria mollissima</i> L.	7–14 тыс.
7	Гага-гребенушка – <i>S. spectabilis</i> L.	Единично
8	Морская чернеть – <i>Aythya marita</i> L.	До 300
9	Синьга – <i>Melanitta nigra</i> L.	Единично
10	Турпан – <i>M. fusca</i> L.	До 100
11	Гоголь – <i>Vucephala clangula</i> L.	Единично
12	Длинноносый крохаль – <i>Mergus serrator</i> L.	500 – 1000
13	Скопа – <i>Pandion haliaetus</i> L.	До 10
14	Орлан-белохвост – <i>Haliaetus albicilla</i> L.	До 20
15	Галстучник – <i>Charadrius hiaticus</i> L.	До 100–200
16	Кулик-сорока – <i>Haematopus ostralegus</i> L.	До 2 тыс.
17	Круглоносый плавунчик – <i>Phalaropus lobatus</i> L.	Единично
18	Камнешарка – <i>Arenaria interpres</i> L.	До 300–400
19	Короткохвостый поморник – <i>Stercorarius arasiticus</i> L.	До 30
20	Сизая чайка – <i>Larus canus</i> L.	До 10 тыс.
21	Серебристая чайка – <i>L. argentatus</i> Pontopp.	До 6 тыс.
22	Клуша – <i>L. fuscus</i> L.	До 250
23	Большая морская чайка – <i>L. marinus</i> L.	До 50
24	Полярная крачка – <i>Sterna paradisaea</i> Pontopp.	До 15 тыс.
25	Атлантический чистик – <i>Cephus grylle</i> L.	До 3 тыс.
26	Гагарка – <i>Alca torda</i> L.	До 2 тыс.

На островах Белого моря гнездятся также различные нырковые утки, значительно уступающие обыкновенной гаге по численности. К ним относятся **морская чернеть** *Aythya marila* L., **турпан** *Melanita fusca* L., **синьга** *M. nigra*, **гага-гребенушка** *Somateria spectabilis* L., **гоголь** *Vucephala clangula* L. и др. Хотя птиц всех этих видов в отдельности значительно меньше, чем обыкновенных гаг, но их количество в некоторые годы может быть весьма значительным. В вершине Кандалакшского залива собирается иногда до 15–20 тысяч линяющих гоголей. Летом в этих местах может скапливаться по несколько тысяч неполовозрелых гаг-гребенушек и до тысячи линяющих самцов турпана (Бианки и др., 1995).

Эти утки питаются преимущественно бентосными беспозвоночными, среди которых на первом месте находятся мидии и другие моллюски. Речные утки (кряквы, шилохвосты и свиязи), часто прилетающие на морское побережье на кормежку, также поедают в основном моллюсков (Бианки и др., 1995).

Остальные утиные, гнездящиеся на островах Белого моря, встречаются значительно реже тех видов, о которых говорилось выше. Среди них более обычны **длинноносый крохаль** *Mergus serrator* L. и **большой крохаль** *M. merganser* L. (Бианки и др., 1995). Это – единственные ихтиофаги в составе беломорских пластинчатоклювых. Они питаются бычками, маслюками и трехиглыми колюшками. Что касается бентосных организмов, то полихеты, ракообразные и моллюски также входят в состав пищи крохалей, но поедаются этими утками гораздо реже рыбы.

На Белом море гнездятся некоторые чистиковые, среди которых наиболее обычны **атлантический чистик** *Cerpphus grylle* L., **гагарка** *Alca torda* L. и **тупик** *Fratercula arctica* L. (Бианки, 1967). Птицы первого из этих трех видов проводят на море круглый год, зимую среди дрейфующих льдов в центральной части водоема. Они гнездятся в Кандалакшском и Онежском заливах между валунами, в расщелинах скал или между выброшенными на берег бревнами. Птенцы появляются на свет в конце июня–начале июля. Осенью сеголетки и взрослые птицы в массе откочевывают от берегов в центральную часть моря, где проходит их линька.

Основу питания чистиков составляют мелкие придонные рыбы, главным образом различные бычки, а также – ракообразные и моллюски, но в значительно меньшей степени, чем рыбы (Бианки и др., 1995).

Гагарки не зимуют на Белом море. Они проводят в его акватории не более 3 месяцев в период гнездования и выкармливания птенцов, после чего мигрируют на зимовку в прибрежье Норвегии. Основные места гнездования гагарок расположены в Онежском заливе. На островах Кандалакшского залива они гнездятся редко (Бианки, 1967). Как и у чистиков, гнезда этих птиц располагаются обычно между валунами и обломками скал. Откладка яиц завершается в конце июня, а птенцы рождаются в июле.

Пища гагарок состоит в основном из таких рыб, как песчанка, сельдь и реже – мойва. Изредка и в небольшом количестве они поедают ракообразных и полихет (Бианки и др., 1995).

На островах и побережье Белого моря гнездится множество различных куликов. Наиболее обычен среди них **кулик-сорока** *Haematopus ostralegus* L., примечательный своей яркой контрастной окраской и пронзительными криками. Период его гнездования заканчивается в начале июля. После того как молодые птицы начнут летать, кулики собираются в стаи и до начала сентября откармливаются на литорали. При этом они поедают моллюсков (главным образом мидий, литорин и гидробий), реже и в меньших количествах потребляя ракообразных (морских желудей, литоральных гаммарид), nereisов и пескожилов (Бианки, 1967; Бианки и др., 1995). Осенью эти кулики покидают Белое море, отправляясь на зимовку к побережьям Великобритании, Нормандии и Испании (Бианки, 1967).

Другой кулик – **камнешарка** *Arenaria interpres* L., как и кулик-сорока, проводит на Белом море не более 3 месяцев. Его птенцы появляются на свет в конце мая, а в августе камнешарки покидают берега Белого моря, отправляясь в путь к берегам Ла-Манша, Бискайского залива и северной части Африки. Основу их пищи во времени пребывания на Белом море составляют различные донные беспозвоночные: литорины, гаммариды, морские желуды и полихеты (Бианки, 1967).

Весьма обычны на Белом море и такие кулики, как **галстучники** *Charadrius hiaticus* L., питающиеся в основном литоральными моллюсками и ракообразными, **турухтаны** *Philomachus pugnax* L., малые веретенники *Limosa lapponica* L. и круглоносые плавунчики *Phalaropus lobatus* L., питающиеся упавшими в воду насекомыми (Бианки, 1967).

В Кандалакшском заливе имеется несколько небольших колоний **большого баклана** *Phalacrocorax carbo* L. Эти птицы предпочитают гнездиться на небольших безлесых и удаленных от берега островках, называемых «баклышами». Камни на таких островках обычно покрыты каловыми массами бакланов, что и послужило поводом для таких неблагоприятных, но точных названий, как, например, «дристянные баклыши». Осенью бакланы покидают Белое море, улетая на зимовку в юго-западную часть Балтийского моря (Бианки и др., 1995).

Бакланы – ихтиофаги, питающиеся в основном треской и, в меньшей степени, навагой, сельдью, керчаками и другими бычками.

Кроме названных выше птиц, в состав орнитофауны Белого моря входит еще ряд видов. Эти птицы обычно не встречаются во внутренних частях моря. Наиболее часты они в Воронке и Мезенском заливе, где из-за отсутствия островов гнездятся на материковом берегу. Здесь можно встретить **длиннохвостого поморника** *Stercorarius longicaudatus* Vieill., **короткохвостого поморника** *S. parasiticus* L. и **среднего поморника** *S. pomarinus* Temm., обычно не наблюдаемых во внутренних частях Белого моря. Только на Канинском полуострове гнездится гага-гребенушка *Somateria spectabilis* L., довольно многочисленная в этом районе. Здесь же выводят птенцов различные кулики: кулик-сорока *Haematopus ostralegus* L., **камне-шарка** *Arenaria interpres* L., **галстучник** *Charadrius hiaticula* L. и **малый зуек** *Charadrius dubius* Scop. (Спангенберг, Леонович, 1960). В прибрежной полосе Мезенского залива и полуострова Канин останавливаются многие пролетные птицы (Коханов, 1983).

Помимо птиц, постоянно обитающих или живущих на Белом только во время гнездования и выращивания птенцов, через акваторию Белого моря мигрируют миллионы птиц. Основных путей их миграции два (рис. 23).

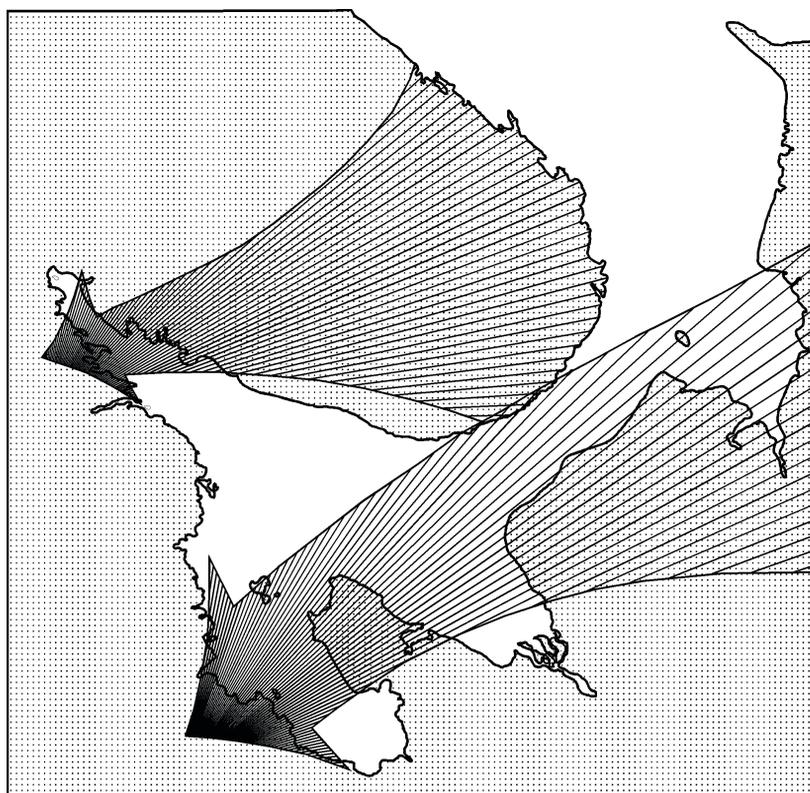


Рис. 23. Основные пути миграции птиц через акваторию Белого моря (с изменениями по: Бианки, 1991; Galaktionov, 2001a)

Один из них, называемый Беломоро-Балтийским, проходит через южную часть Воронки, Мезенский залив, Горло, Двинский и Онежский заливы (Бианки, 1991; Galaktionov, 2001 а). По нему мигрируют многие не только водоплавающие, но и прибрежные птицы, гнездящиеся в тундре Восточной Европы и Западной Сибири, а зиму проводящие у побережий Западной Европы и Африки. Во время массовой миграции над Белым морем пролетают миллионы птиц. Большая часть мигрирующих водоплавающих птиц останавливается для отдыха и кормежки в Онежском заливе (Бианки и др., 1995). Они питаются главным образом на мелководьях донными организмами. Из нырковых уток в это время наиболее многочисленны морянка, синьга, турпан и морская чернеть, главной пищей которых служат двустворчатые моллюски (мидии и др.). Из иктиофагов самый массовый вид во время осенних миграций – **краснозобая гагара** *Gavia stellata* Pontopp. Эти птицы питаются преимущественно навагой и

корюшкой. Осенью во время кочевок вдоль Мурманского побережья в Воронку и Горло моря залетают тонкоклювые и толстоклювые кайры. В полыньях у Терского берега, по-видимому, проводит зиму значительное количество толстоклювых кайр, гнездящихся на Новой Земле.

По второму пути мигрируют птицы, гнездящиеся на Кольском полуострове: лебеди-кликуны, гуси-гуменники, некоторые речные утки и др. (Бианки и др., 1995). Эти птицы, пролетев над Кольским полуостровом, пересекают затем Кандалакшский залив (см. рис.23).

### **Роль птиц в экосистемах моря**

Количественно оценить роль птиц в беломорских экосистемах по имеющимся данным практически невозможно. Можно лишь наметить некоторые ориентиры и весьма приблизительно подсчитать, какую часть энергии, произведенной на предыдущих трофических уровнях, потребляют птицы, питаясь рыбой и донными беспозвоночными.

Из анализа приведенных выше материалов становится ясно, что морские птицы поедают в основном двусторчатых и брюхоногих моллюсков. Значительно реже и в меньшем количестве в составе их пищи встречаются полихеты и ракообразные. Чаще всего и в большом количестве нырковые утки, чайки и кулики-сороки поедают мидий. При этом выедаются моллюски определенного размера, разного у тех или иных видов птиц (Перцов, Флинт, 1963; Бианки и др., 1979). Наблюдениями в Онежском заливе показано (Бианки и др., 1979, 1995), что морские чернети, морянки и гоголи питаются преимущественно одно- и двухгодовалыми мидиями, длина раковины которых равна 5–11 мм. Синьга поедает двух- и трехгодовалых мидий с длиной раковины от 10 до 14 мм. Взрослые гаги питаются четырех- и пятилетними мидиями (длина раковины от 17 до 21 мм), а молодые птицы (сеголетки) выедают моллюсков с длиной раковины около 10 мм. Аналогичные различия размеров поедаемых мидий у взрослых и молодых птиц характерны и для морянки.

В результате многолетних исследований было подсчитано (Бианки и др., 1975), что в заповедной акватории Кандалакшского залива, площадь которой была равна

400 км<sup>2</sup>, 15 тысяч гнездящихся серебристых и сизых чаек поедали в течение сезона пребывания на море около 140 т мидий. Такое же количество моллюсков выедалось за сезон и куликами-сороками, численность которых составляла около 2 тысяч птиц. Обыкновенные гаги и другие нырковые утки (4–5 тысяч птиц) выедают в этом районе около 1.5 тыс. т мидий.

По данным тех же авторов на полигоне площадью около 140 км<sup>2</sup> в Сумских шхерах Онежского залива за 1 месяц осеннего пролета нырковые утки (гага, синьга и морянка) выедают около 350 т мидий.

Суммарно в западной части Белого моря за год птицами съедается около 6 тыс. т мидий: 3–5 тыс. т этих двустворчатых моллюсков поедается гагами, около 1.5 тыс. т – другими утками и примерно 500 т – чайками и куликами.

Если рассматривать не спектр питания птиц того или иного вида, а общее количество потребляемой ими пищи, то оказывается, что с этой точки зрения питание птицихтиофагов на Белом море изучено далеко недостаточно.

Взрослые особи большого баклана поедают за сутки около 0.5 кг рыбы каждая (Головкин, 1982). Если учесть, каково количество птиц этого вида и как долго они питаются на Белом море, то можно рассчитать общее количество поедаемой ими рыбы, в основном трески. Оно составляет от 11 до 15 т (Бианки и др., 1995).

По подсчетам тех же авторов большой и длинноносый крохали поедает за год около 40 т бычковых, 22 т маслюков и 17 т других непромысловых рыб. В сумме это составляет около 80 т.

Одна полярная крачка поедает за сутки 60 г рыбы. Исходя из этого, а также из сведений о количестве птиц и продолжительности их пребывания на Белом море, было подсчитано (Бианки и др., 1995), что полярные крачки в целом поедают около 100 т рыбы (трехиглой колюшки, песчанки и мелкой сельди).

Атлантическим чистиком потребляется около 160–190 т бычков, сельди, мойвы и трески. Гагарки поедают около 40 т «второстепенных» рыб, в основном песчанок.

Общая величина потребления рыбы гнездящимися и линяющими на Белом море птицами-ихтиофагами оценивается (Бианки и др., 1995) в 387–460 т в год. Из них на долю промысловых видов приходится около 10%, т.е. примерно 42 т.

В районе Сумских шхер пролетные гагары, питающиеся в основном корюшкой и навагой, потребляют осенью за время остановок на Белом море около 10–11 т рыбы.

Таким образом, общее количество рыбы, потребляемой птицами-ихтиофагами можно приблизительно определить в 400–475 т (Бианки и др., 1995). Из них на долю промысловых видов рыб (сельди и наваги) приходится около 60 т, а на непромысловые виды – остальные 400 т с лишним.

Пересчитать потребление пищи птицами бентофагами и ихтиофагами на все море, исходя из приведенных выше данных, можно лишь очень приблизительно. Причина этого в том, что, во-первых, большая часть полученных данных касается только западной части Белого моря, а во-вторых, крайне мало информации о том, сколько пищи потребляют пролетные птицы во время своих более или менее кратковременных задержек в акватории моря. По-видимому, в целом для всего моря, имеющиеся данные о потреблении пищи морскими птицами в западной части Белого моря должны быть увеличены в 2–3, а то и большее число раз. Если принять это за ориентир, то можно подсчитать, что **за год на Белом море птицами потребляется около 15 тыс. т моллюсков и 1 тыс. т рыбы, что в энергетическом выражении равно  $7.5 \cdot 10^9$  ккал и  $1.1 \cdot 10^9$  ккал соответственно, а в сумме составляет  $8.6 \cdot 10^9$  ккал или около 0.1 ккал / м<sup>2</sup>.**

Дополнительная информация о том, сколько корма и какого состава съедается беломорскими птицами, содержится в двух работах В.В. Бианки с соавторами (Бианки, Ильина, 1991; Бианки, Бойко, 1998), исследовавших не только видовой состав и численность птиц в губе Вороньей, но и потребление ими пищи. Эта губа площадью около 5 км<sup>2</sup> расположена на Карельском берегу южнее Кандалакшских шхер. Учеты показали, что за год всеми птицами суммарно потребляется количество беломорских животных (преимущественно донных беспозвоночных), эквивалентное энергетически 25115 кДж/га или 2511500 кДж/км<sup>2</sup>. Если

пересчитать это на все море и перевести результаты в калории, то получим величину около  $5.4 \cdot 10^{10}$  ккал, которая почти на порядок превышает приведенные выше результаты расчетов годового потребления птицами вещества и энергии.

Результаты этого расчета, как и следовало ожидать, явно завышены. Причина этого заключается в распространении данных по Вороньей губе, принятых за средний уровень потребления энергии птицами, на площадь всего моря. Очевидно, что такой подход ошибочен, поскольку обилие как птиц, так и кормовых объектов в прибрежных районах, таких как Воронья губа, гораздо выше, чем в открытых частях моря.

Конечно, это можно было предположить заранее и не заниматься расчетами, результаты которых нельзя будет распространить на все море, однако пустой тратой времени это назвать нельзя. То обстоятельство, что гораздо более точные и надежные данные, полученные на небольшой акватории Вороньей губы, где было проще проводить исследования, дали более высокие показатели потребления пищи птицами, косвенно подтверждает правильность проведенных ранее расчетов количества пищи птицами во всем Белом море.

Роль птиц в экосистемах Белого моря не ограничивается только потреблением части продукции, производимой на более низких трофических уровнях. Очевидно, что морские птицы играют существенную роль в балансе биогенных элементов, обеспечивая их поступление в воду путем выделения экскрементов. По имеющимся данным (Головкин, Гаркавая, 1995) на участке акватории Кандалакшского заповедника (район Девичьих луд, о. Ламнишный и др.) площадью около  $10 \text{ км}^2$  плотность птиц составляла  $189 \text{ экз./км}^2$ , а биомасса –  $192 \text{ кг/км}^2$ . С их экскрементами в воду за сутки поступало  $1.35 \text{ кг}$  фосфора и  $1.63 \text{ кг}$  азота в основном в виде органических соединений. Конечно, на основании этих данных нельзя оценить общий вклад птиц в баланс органики и биогенных элементов в море, однако следует подчеркнуть, что в местах повышенной концентрации птиц эта составляющая может быть достаточно значимой.

## 2. Млекопитающие

Неолитические петроглифы севера Норвегии и побережья Белого моря, а также костные останки на стоянках приморского населения эпохи неолита и ранней бронзы (III – I тысячелетия до н.э.) свидетельствуют о том, что добыча морских млекопитающих играла важную роль в жизнеобеспечении первых людей на берегах Белого моря (Кузнецов, 1960; Доманский, Смоляр, 1962; Крупник, 1989; Матишов, Огнетов, 2006 и др.). Позже (в самом конце первого–начале второго тысячелетия н.э.), когда новгородцы и ладожане заселили берега сначала Белого, а затем и Баренцева моря, продукция морского зверобойного промысла стала предметом торговли. Поморы поставляли шкуры белух и тюленей, моржовые клыки («рыбий зуб») и рыбу на торги в Новгород и другие города России и даже за ее пределы, например в Константинополь (Брейтфус, 1905; Кузнецов, 1960; Наумов, Федяков, 1993).

Если промысел моржей прекратился за несколько столетий до наших дней по той причине, что их беломорская популяция была уничтожена, то остальные морские млекопитающие (гренландский тюлень, кольчатая нерпа, белуха и др.) продолжают обитать в Белом море и служат (или до самых последних лет служили) объектами промысла.

### Общая характеристика фауны

Морские млекопитающие, подобно птицам, представлены в Белом море меньшим числом видом, чем в Баренцевом. Среди них наиболее значимы гренландский тюлень, белуха, кольчатая нерпа и морской заяц. Остальные морские млекопитающие встречаются гораздо реже, а некоторые из них – лишь эпизодически и единично.

**Гренландский тюлень** *Pagophilus (Phoca) groenlandica* Erxleben – обитатель самых северных окраин Атлантического океана и прилегающих акваторий Полярного бассейна. На востоке тюлени этого вида населяют Белое и Баренцево моря, заходя лишь частично в Карское море. На севере граница ареала проходит от архипелагов

Земля Франца-Иосифа и Шпицберген до Северной земли. Западная часть ареала простирается от Баренцева моря через северную часть Норвежского моря и проливы Шпицбергена, северо-восточные и юго-западные районы Гренландского моря и тянется к Датскому проливу. Ареал захватывает прибрежные воды северной Ирландии и окаймляет восточное и западное побережье южной Гренландии. Западная часть ареала гренландского тюленя приходится на восточное побережье Баффиновой Земли и берега Лабрадора. Самая южная часть ареала охватывает со всех сторон о. Ньюфаундленд, включая залив Святого Лаврентия, шельф Новой Шотландии и район Большой Ньюфаундлендской банки (Чапский, 1948). Существуют три отдельных стада гренландских тюленей: ньюфаундлендское, ян-майенское и беломорское.

В конце зимы гренландские тюлени беломорского стада, или лысуны, как их было принято называть у поморов, возвращаются в Белое море после нагула и приступают к деторождению, образовав на льдах северо-восточной части Бассейна и юге Горла большие скопления (“детные залежки”).

Обычно у самки рождается один детеныш, весящий 7–8 кг (Арсеньев, 1980). Спустя несколько дней зеленоватая шкура новорожденного становится белоснежной, а тюлененок при этом превращается из «зеленца» в «белька». Самки кормят новорожденных в течение 20–25 суток, после чего покидают их навсегда. К окончанию периода молочного вскармливания масса детенышей увеличивается до 30–40 кг.

Оставив тюленят, самки объединяются с самцами на общих залежках и в конце марта–начале апреля приступают к спариванию (Виноградов, 1949). После этого тюлени линяют. На линных залежках в апреле их может скапливаться по несколько десятков и даже сотен тысяч (Тимошенко, 1995 а).

Перелинявших тюленей к середине мая выносит со льдами из Белого моря в Баренцево (Чапский, 1961). Вместе с ними место рождения покидают и молодые тюлени. За период дрейфа льдов подростки успевают перелиняться, изменив цвет шкуры на серый, благодаря чему их называют «серками». К моменту выноса в Баренцево море тю-

ленята становятся хорошими пловцами. Он способны нырять и самостоятельно добывать пищу (Тимошенко, 1995 а).

В течение всего пребывания в акватории Белого моря лысуны не питаются (Тимошенко, 1963, 1995 а). Это обстоятельство позволяет считать их воздействие на беломорские экосистемы минимальным и не рассматривать лысунов как потребителей вещества и энергии на верхних этапах трофических цепей. Однако, несмотря на это, целесообразно проанализировать динамику их запаса и промысла, что позволит наглядно проиллюстрировать антропогенное воздействие на биологические ресурсы моря.

Отечественный промысел гренландского тюленя начался в XI–XII столетиях (Визе, 1948), но долгое время, вплоть до конца XVIII века, был слабо развит и носил кустарный характер (Лепехин, 1805). В начале следующего столетия промысел лысуна начал усиливаться. Небольшие артели поморов, промышленявшие зверей на дрейфующих льдах, добывали в этот период около одного–двух десятков тысяч тюленей в год (Мишин, 2001). В первой половине XIX века по оценке Н.Я. Данилевского (1862) за год добывалось уже до 40–50 тыс. лысунов, но в среднем уровень добычи не превышал 27 тыс. голов в год. С начала XX столетия в промысле стали использовать суда, поначалу парусные, а затем и моторные. Число их быстро возрастало: в 1987 г. на промысле были впервые использованы 3 парусных судна, а в 1910 г. количество отечественных зверобойных судов увеличилось до 18. К этому следует добавить и большое количество зверобойных судов Норвегии, которые еще в первой половине XIX столетия начали промышленять гренландских тюленей в территориальных водах России – сначала в Баренцевом, а затем и в Белом море (Брейтфус, 1905). В 1912 – 1914 гг. добыча лысунов составила в среднем уже 139 тыс. голов в год, включая то, что было добыто и норвежскими судами. Во время Первой Мировой войны русскими промышленниками добывалось за год от 26 до 67 тыс. голов, а норвежцами – от 38 до 108 тыс. (Хузин, 1972). В следующем десятилетии суммарный для обеих стран уровень промысла еще повысился, достигнув среднегодовой величины в 348 тыс. животных. Максимум добычи тюленей пришелся на 1925 г. (рис. 24).

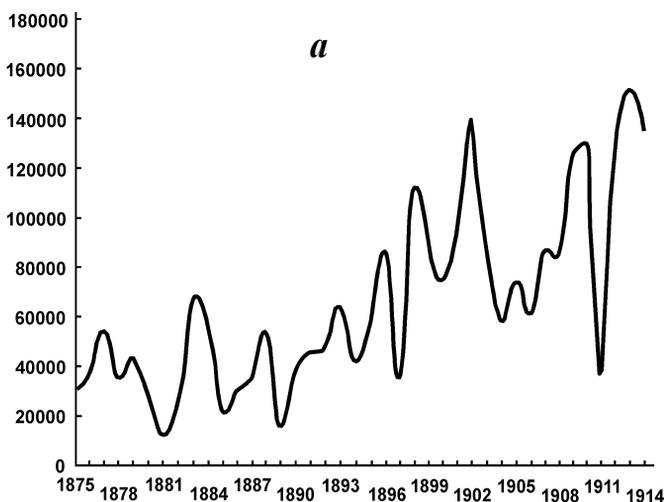


Рис. 24. Динамика добычи (тыс. особей) беломорского лосося  
(с изменениями по: Хузин, 1972):  
а – с 1875 по 1914 гг.; б – с 1921 по 1940 гг.

По одним данным (Тимошенко, 1995 а) их число достигло 468 тыс. голов. По другим сведениям количество добытых лососей было чуть больше 0.5 млн. голов (Савватимский, 1935; Кузнецов, 1960). Вслед за этим добыча гренландских тюленей в Белом море начала довольно быстро снижаться (см. рис. 24,б).

В конце 30-х годов прошлого столетия промысел давал не более 138 тыс. голов, а в период Второй Мировой войны добыча снизилась до 36 тыс. животных в год (Яковенко, 1967). Новая интенсификация промысла лосося после окончания войны привела к тому, что в 1951 г. было

добыто 226 тыс. голов. В дальнейшем уровень промысла вновь понизился и в середине 60-х годов добывалось ежегодно около 60–70 тыс. тюленей (Яковенко, 1967, 1983).

Долгие годы запасом лысуна никто не интересовался. Первая попытка определения численности тюленей методом аэрофотосъемки, произведенная в 1927 г., относится к периоду максимального промысла тюленей (Дорофеев, Фрейман, 1928). По полученным данным численность стада достигала 3 млн. голов. На самом деле в расчетах была допущена серьезная ошибка, связанная с неверным определением доли в популяции половозрелых самцов («крыланов»), которых легко идентифицировать с самолета и по которым производился учет численности. В результате запас был завышен в несколько раз. Ошибочное мнение о численности лысунов, основанное на результатах этих расчетов, сохранялось довольно долго. В начале 50-х годов прошлого столетия запас тюленей был определен в размере 1.5 млн. голов (Сурков, 1957), тогда как на деле он был примерно в 6 раз меньше. После того как методическая ошибка была, наконец, устранена, материалы новых аэрофотосъемок 1962–1963 гг. показали, что реальная численность беломорского стада гренландского тюленя составляла всего 222.4 тыс. голов (Яковенко, 1967).

Очень низким оказалось и количество половозрелых самок (Яковенко, 1983). Сокращение их доли в популяции, обусловленное селективным отстрелом во время промысла (Назаренко, Яблоков, 1962), свидетельствовало о подрыве запаса и депрессии процессов воспроизводства лысуна, популяция которого в 1962–1965 гг. находилась на грани истребления (Яковенко, 1967, 1983). Одновременно с этим происходило и значительное сокращение добычи, снизившейся в 1965–1974 гг. до минимального уровня – 36 тыс. голов в год (Тимошенко, 1995 а).

Депрессия промысла и открывшиеся факты крайне низкой численности лысунов, свидетельствующие о катастрофическом состоянии популяции, заставили принять ряд срочных мер по восстановлению запаса гренландского тюленя.

СССР и Норвегия подписали договор о ежегодных квотах добычи гренландского тюленя в Белом море и южной части Баренцева моря. В соответствии с его условиями

была прекращена добыча размножающихся самок и резко сокращен (а впоследствии и вовсе прекращен) судовой промысел тюленей. Общая квота на добычу лысунов сократилась в несколько раз. За этим последовали и другие ограничительные меры, которые позволили спасти находившуюся на грани исчезновения беломорскую популяцию тюленей и постепенно привели к росту ее численности (Назаренко, 1974, 1984; Яковенко, 1983).

Увеличение численности беломорского стада гренландского тюленя было предсказано с помощью структурной модели популяции, адекватно оценивавшей изменения численности тюленей (Яковенко, 1967). Ее верификация по данным периодически повторявшихся аэрофотосъемок (1962–1976 гг.) показала, что численность тюленей отличалась от расчетной меньше, чем на 5%. Лишь в 1966 г. отклонение реальной численности от расчетной было значительно больше. В этот год из-за аномальных ледовых условий наблюдалась массовая гибель не только молодежи тюленей, но и значительного количества других животных, включая птиц и беспозвоночных (Русанова, Хлебович, 1967; Бианки, Карпович, 1969 и др.).

Начиная с 1980 г. реальный рост численности популяции лысуна, составлявший по данным авиационных учетов около 5% в год, замедлился и стал все больше отставать от прогнозируемого. В 1980 г. численность стада по данным аэрофотосъемок (Назаренко, 1984) была примерно на 200 тысяч голов ниже прогнозированной величины (около 1 млн. голов). Стало очевидно, что модель хорошо работала в тот период, когда популяция тюленей, освобожденная от воздействия чрезмерного промысла, находилась в состоянии бурного компенсаторного роста численности. Начиная приблизительно с 80х годов прошлого столетия, рост численности стали тормозить какие-то иные факторы, не имеющие отношения к промыслу, жестко регламентированному не только в тот период, но и в дальнейшем. До конца 80-х годов промышлялось около 70–80 тыс. тюленей за год. Затем добыча была сокращена до 40–45 тыс. шт. В 2002 и 2003 гг. промыслом изымалось в среднем примерно по 40 тыс. шт. в год (Стасенков, 1998; Отчет СевПИПРО, 2003).

Хотя воздействие промысла на популяцию лысуна значительно сократилось, оно не исчезло вовсе. Изменился его характер. С 60-х годов прошлого столетия началось переориентирование промысла на добычу тюленей возраста 0+ и 1+. На 2004 г ОДУ рассчитано в объеме 45.1 тысяч животных в возрасте 1+ или эквивалентного количества детенышей. Учитывая различия смертности тюленей в возрасте 0+ и 1+ при выборе сценария промысла, включающего добычу животных обеих возрастных групп, одного тюленя возраста 1+ предложено приравнивать к 2.5 детенышам (Отчет СевПИПРО, 2003). Аналогичные величины допустимого изъятия рассчитаны и на период с 2005 по 2007 гг.: 45100 голов животных в возрасте одного года (и старше) или 112750 детенышей (Доклад..., 2004).

Конечно, и без целенаправленного промыслового изъятия детеныши и молодые тюлени гибнут в большом количестве от ряда причин, к которым относятся неблагоприятные метеорологические условия, ледовая обстановка, недостаток кормов и др. Главным фактором, вызывающим гибель значительного числа новорожденных тюленей на детных залежках, является нарушение обычных путей миграции приплода (Тимошенко, 1995 а). Это бывает в том случае, когда после суровой зимы вынос льдов за пределы Белого моря задерживается ветрами северных направлений. В результате приплод лысуна не может своевременно достичь кромки льдов в Баренцевом море и погибает в большом количестве от истощения и переохлаждения. Такая ситуация, как уже отмечалось, имела место в 1966 г. при аномальной ледовой обстановке (Бианки, Карпович, 1969). Аналогичные случаи регистрировались в 1979, 1983 и 1998 гг. (Тимошенко, 2002). Некое подобие этого было и в 2001 г., когда из-за сильных северо-восточных ветров часть детенышей лысуна была вынесена на льдинах не в Баренцево, а во внутренние районы Белого моря. Ветра вскоре сменились на благоприятные, и больших отрицательных последствий для популяции гренландских тюленей эта история не имела, хотя средства массовой информации (например, газета «Известия» от 8 мая 2001г.) сообщали явно завышенные данные о гибели 200 (!) тысяч детенышей лысуна в Кандалакшском заливе.

Как следствие этих воздействий, включающих промысел молодняка, в возрастной структуре беломорского стада гренландского тюленя произошли серьезные негативные изменения: популяция стала стареть.

Применительно к популяции лысуна принято считать, что годовалые особи в норме должны составлять 13–15% от общей численности тюленей (Федосеев, 1974). Между тем доля этой возрастной группы на линных залежках в Белом море составляла (Тимошенко, 2002):

- а) в 1970–1979 гг. – 17.4%;
- б) в 1980–1989 гг. – 1.6%;
- в) в 1990–1994 гг. – 1.8%.

В 1970–1979 гг. на линных залежках доля неполовозрелых зверей в возрасте от 1 до 4 лет была равна 47.4% , а в 1990–1994 гг. она составила в среднем 6.2% (Отчет Сев-ПИНРО, 1997; Тимошенко, 2002). Одновременно с этим на детных залежках понизилась и доля размножающихся самок возраста от 4 до 9 лет. В 1970 г. она составляла 35.9%, а в 1993 г. – 18.4%.

Противофазные изменения касались животных старших возрастных групп. Увеличение их доли было зарегистрировано в 1970–1980-х годах при изучении численности самок в возрасте 21 год и старше (Яблоков, Назаренко, 1986; Мишин, 2001).

Общеизвестно, что старение животных приводит к снижению репродуктивных возможностей, увеличению смертности, повышению частоты рождения слабых, часто нежизнеспособных детенышей. В отношении гренландского тюленя наиболее выгодным для увеличения общей интенсивности размножения популяции считается (Назаренко, Белобородов, 1974) преобладание самок средневозрастных групп (младше 20 лет). Увеличение же доли старых животных (возраст более 21 года) снижает репродуктивный потенциал популяции.

Помимо этого, были зарегистрированы и такие отклонения в функционировании половой системы самок, как замедление темпов созревания фолликулов в яичниках и смещение сроков полового созревания, а также ряд других отрицательных морфофункциональных изменений (снижение упитанности и общей массы тела приплода и др.).

Несмотря на все эти негативные воздействия, численность стада продолжала постепенно увеличиваться. При этом аэрофотосъемка, остававшаяся единственным достаточно надежным методом учета численности гренландского тюленя, была переориентирована на определение количества не взрослых животных, а детенышей на ценных залежках. С 1998 по 2004 гг. численность щенков лысуна, согласно данным аэрофотосъемок варьировала от 365 до 232 тыс. голов (табл. 34). Общая численность беломорской популяции гренландского тюленя, рассчитанная на основании этих данных, оценивается в последние годы в 1.5–1.7 млн. голов (Кузнецов, 2004). По мнению специалистов из рабочей группы ИКЕС, запасы беломорского лысуна в 2000 г. находились в пределах от 1.5 до 1.9 млн. особей (цит. по: Гренландский тюлень..., 2001, с.162). Сходные величины (1.6 – 1.8 млн. голов), характеризующие нынешнюю численность беломорской популяции гренландского тюленя, приведены и в обзорном докладе Государственного комитета по рыболовству (Доклад..., 2004).

Таблица 34

**Численность щенков лысуна  
в Белом море в 1998 – 2004 гг.**  
(с изменениями по: Голиков, 2005)

Год	Численность, тыс. голов
1998	361±97*
2000	365±33
2000	325±36
2002	330±49
2003	327±41
2004	232±44
Среднее	323±43*

\* Стандартная ошибка.

Оценка численности популяции является одной из основных задач при управлении промыслом. Для анализа различных вариантов эксплуатации стада гренландского тюленя предлагается использовать различные имитационные модели, более или менее точно воспроизводящие ди-

намику популяции и позволяющие прогнозировать изменения численности тюленей при различной стратегии промысла (Skaug, Oien, 2001; Коржев, 2004 и др.). С помощью одной из таких моделей было показано, в частности, что при существующей смертности сеголетков гренландского тюленя запрет промысла не приведет к восстановлению структуры и численности стада (Отчет СевПИНРО, 2003). При ежегодной добыче 40 тыс. животных численность популяции к 1998 г. сократится на 8%, при 30 тыс. – на 7%, в случае полного запрета промысла – на 5.8%.

Несмотря на достаточно высокую численность популяции лысуна, зарегистрированную в последние годы (около 1.7 млн. голов), его промысел нельзя считать рациональным и полностью сбалансированным. Для оптимизации половой и возрастной структуры беломорского стада гренландского тюленя можно использовать два пути управления демографической структурой популяции и соответствующей оптимизации промысла: сокращение квоты на добычу детенышей и избирательное изъятие старых животных (Мишин, 2001). Вторым вариантом эксплуатации беломорской популяции гренландского тюленя был предложен (Яблоков, Назаренко, 1986) как перспективный путь перехода к рациональному промыслу.

Нестабильность популяции лысуна, по-видимому, будет сохраняться до тех пор, пока не восстановится численность объектов, являющихся их основной пищей в период нагула за пределами Белого моря. Лысуны откармливаются в основном в Баренцевом море. Их пища состоит главным образом из сайки и мойвы. Помимо этого, хотя и в значительно меньшем количестве, тюлени поедают сельдь, треску, навагу, песчанку и других рыб, а также ракообразных и крылоногих моллюсков (Виноградов, 1949; Чапский, 1961; Тимошенко, 1963; Markussen, Oritsland, 1985; Назаренко, 1986; Nilssen et al., 1994, 1995; Мишин, 2001 и др.). Пути нагульных миграций гренландских тюленей беломорской популяции могут изменяться в зависимости от того, насколько благоприятна кормовая ситуация в различных частях ареала.

До 60-х годов прошлого столетия тюлени покидали Белое море и откочевывали постепенно все дальше на север вместе с отступающей кромкой льдов, у которой создаются наилучшие условия для откорма ряда рыб-

планктонофагов (Несветова, 2003) и где концентрировались мойва и полярная тресочка (сайка). При этом тюлени постепенно распределялись на акватории от Шпицбергена до Северной Земли.

С конца 70-х годов численность сайки и мойвы в Баренцевом море резко сократилась главным образом из-за «перелова» (Матишов, 1990, 1994). Как следствие этого, гренландские тюлени стали появляться в прибрежье Мурмана и Северной Норвегии, где и проводят часть своего нагульного периода (Попов, 1989; Naug et al., 1991, 1994; Кондаков, Краснов, 1996; Galaktionov, 2001b). При этом они питаются в основном креветками, сельдью, бычками, треской, камбалами и липарисами. Поедают и пелагических амфипод *Parathemisto libellula* (Lydersen et al., 1991).

В 1979–1988 гг. при вызванных бескормицей массовых подходах тюленей к берегам Норвегии в сетях, тралах и других орудиях рыбного промысла погибло до 200 тыс. тюленей. Это были преимущественно молодые животные (Wiig, 1988; Naug et al., 1991). Подходы тюленей в прибрежные районы северной Норвегии продолжались и многие годы спустя, хотя и в меньших масштабах (Гренландский тюлень..., 2001).

В августе–ноябре тюлени нагуливают в Гренландском море, на севере Баренцева и Карского морей, а позже спускаются на юг вдоль Новой Земли. Перед заходом в Белое море они откармливаются в Печорском море на скоплениях сайки, пришедшей сюда на нерест (Nilssen et al., 1994). Показателен в связи с этим необычный массовый заход тюленей зимой 1982–1983 гг. в эстуарий р. Койда (Мезенский залив) в тот момент, когда сюда в массе подошла навага. Такую миграцию части популяции в Белое море задолго до начала деторождения следует рассматривать не иначе как нагульную и вызванную бескормицей в Баренцевом море (Тимошенко, 1995а).

Приведенные выше сведения об изменениях запаса, структуры популяции и характера нагульных миграций лысуна свидетельствуют о том, что состояние стада этих тюленей в значительной степени зависит не только от условий обитания в Белом море, где они размножаются и линяют: не менее важен и период нагула, проходящий далеко за пределами Белого моря. Благополучие беломорской

популяции гренландского тюленя во многом определяется состоянием экосистем Баренцева, Норвежского и Карского морей. Таким образом, на основании этого примера можно утверждать, что между экосистемами всех этих морей, включая Белое море, существуют тесные связи, объединяющие их в некую единую систему более высокого уровня организации. Подтверждением этому служат и приведенные выше (см. гл. 5, 6) факты массовых миграций ряда рыб (сайки, сельди, мойвы и др.) и птиц из Баренцева моря в Белое и обратно.

**Кольчатая нерпа** *Pusa hispida* Schreber – относительно небольшой тюлень, достигающий в длину 130 см при массе около 60 кг (Огнетов и др., 2003). Нерпа распространена повсеместно по всему Белому морю. Тюлени встречаются главным образом в прибрежной зоне моря, могут заходить в устья рек, часто поднимаясь против течения на значительные расстояния. Пространственное распределение нерпы носит пятнистый характер: места локальных скоплений чередуются с участками, где встречаются единичные особи или тюлени вообще отсутствуют (Огнетов и др., 2003). Наибольшее количество животных держится постоянно в Онежском заливе, а в остальных частях моря их обычно значительно меньше.

Распределение нерпы меняется по сезонам. Зимой тюлени скапливаются в основном на припайных льдах Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов. В летне-осенний период они распределены по прибрежной и островной зонам всего моря. В это время они довольно многочисленны и в Воронке, где скапливаются на отмелях.

Обычно нерпы держатся поодиночке, образуя временные скопления на льду только в период спаривания и линьки. Зимой они проделывают и поддерживают как узкие отверстия для дыхания («продухи»), так и более широкие, через которые вылезают на лед для отдыха. Самки устраивают в сугробах на поверхности припайного льда (обычно в местах его торошения) скрытые снежные норы («логовища») с единственным входом/выходом из воды. Здесь в конце февраля–начале марта появляются на свет новорожденные нерпы. Основные места размножения кольчатой нерпы расположены в районе Соловецких островов и в Кандалакшском заливе.

Численность популяции нерпы в значительной степени определяется выживаемостью приплода, которая в свою очередь зависит в основном от пресса хищников и климатических условий. В Белом море основными врагами молодежи тюленей являются лисы и волки. Так, например, в прибрежных водах Соловецкого архипелага до 30% детенышей кольчатой нерпы уничтожают лисицы. Аналогично этому в Карском море до 40% ценных логовиц нерпы разрушается белым медведем, и около 30% детенышей уничтожается песцами (Потелов и др., 1986). В канадском секторе Арктики и в районе Шпицбергена белый медведь и песец разрушают до 73% снежных нор-логовиц и поедают детенышей нерпы (Lydersen, Giertz, 1986; Furgal et al., 1996).

Что касается влияния гидрометеорологических условий, то они сказываются в основном в период вскрытия припайного льда. Его раннее разрушение вызывало в отдельные годы гибель от 20 до 55% приплода нерпы в разных частях Белого моря (Лукин, 1980; Потелов и др., 1986).

Молочное кормление приплода длится около месяца, после чего у взрослых животных наступает период спаривания, а затем и линьки. В это время нерпы, исключая приплод, образуют разреженные залежки на льдах или суше. Продолжается линька не менее месяца. Тюлени в этот период не питаются и теряют в весе (Тимошенко, 1995 б). В период нагула основу питания нерпы составляют стайные рыбы и ракообразные (Виноградов, 1949; Тимошенко, 1995 б). Летом и осенью нерпы любят залегать на обнажающихся во время отлива песчаных отмелях («кошках»), выступающих из воды валунах и каменистых грядах. Самые крупные скопления нерп численностью около 500 голов отмечены осенью в южной части Воронки (Тимошенко, 1995 б). Залежки нерпы зарегистрированы также в районе Соловецких островов, в Кандалакшском заливе и других местах.

Стадо беломорской нерпы находится в удовлетворительном состоянии в течение всего последнего времени, что в первую очередь обусловлено слабо развитым промыслом этих тюленей. Они не образуют таких доступных для промысла скоплений, как, например, гренландский тюлень, морж и другие виды морских млекопитающих. Одиночный образ жизни и осторожность делают нерпу мало доступной для активного промысла (Огнетов и др., 2003).

В 80-х годах прошлого столетия на Белом море добывалось ежегодно приблизительно 1.5 тысячи нерп. В 2002 и 2003 гг. промысел сократился в 3–4 раза. За год добывалось не более 400–500 голов (Стасенков, 1998; Отчет СевПИПРО, 2003).

По разным оценкам численность кольчатой нерпы в Белом море составляет от 20 до 35 тыс. особей. В 70-х годах прошлого века ее численность оценивали на ледовых залежках в период размножения величиной в 24–30 тыс. особей (Тимошенко, 1995 б). Учет, произведенный по открытой воде в июне 1993 г., дал величины от 17 до 31 тыс. животных (Светочев, Светочева, 1995). Определения, выполненные летом 2003 г., свидетельствуют о том, что численность нерпы составляла 18–21 тыс. голов (Отчет СевПИПРО, 2003). Таким образом, есть все основания полагать, что численность нерпы в Белом море является относительно постоянной. Она поддерживается на уровне не менее 20 тыс. особей (Огнетов, 2002; Огнетов и др., 2003).

**Белуха** *Delphinapterus leucas* Pallas – самое крупное млекопитающее из тех, которые постоянно обитают в Белом море. Эти дельфины получили свое название, благодаря белоснежной окраске взрослых особей.

Существуют различные точки зрения на внутривидовую структуру этих животных. Выделяется до 16 популяций и 3 различных вида в пределах рода *Delphinapterus*, однако этот вопрос еще весьма далек от своего окончательного решения. Наиболее вероятно, как считают Г.Г. Матишов и Г.Н. Огнетов (2006), что белухи, обитающие в акваториях Баренцева, Белого и Карского морей и заходящие в море Лаптевых, принадлежат к единой популяции *D. leucas leucas* Pall, 1776.

Белухи встречаются по всему Белому морю, но их распределение меняется в разные сезоны (Огнетов, 1995). На зиму они, как правило, покидают южные районы и уходят в Баренцево море (рис. 25). Часть белух, однако, зимует в Горле и Воронке, где держится крупными скоплениями (до 100–300 шт.), небольшими группами или поодиночке. В теплые зимы при достаточном количестве пищи небольшие стада в несколько десятков голов остаются в Двинском, Онежском и Кандалакшском заливах.

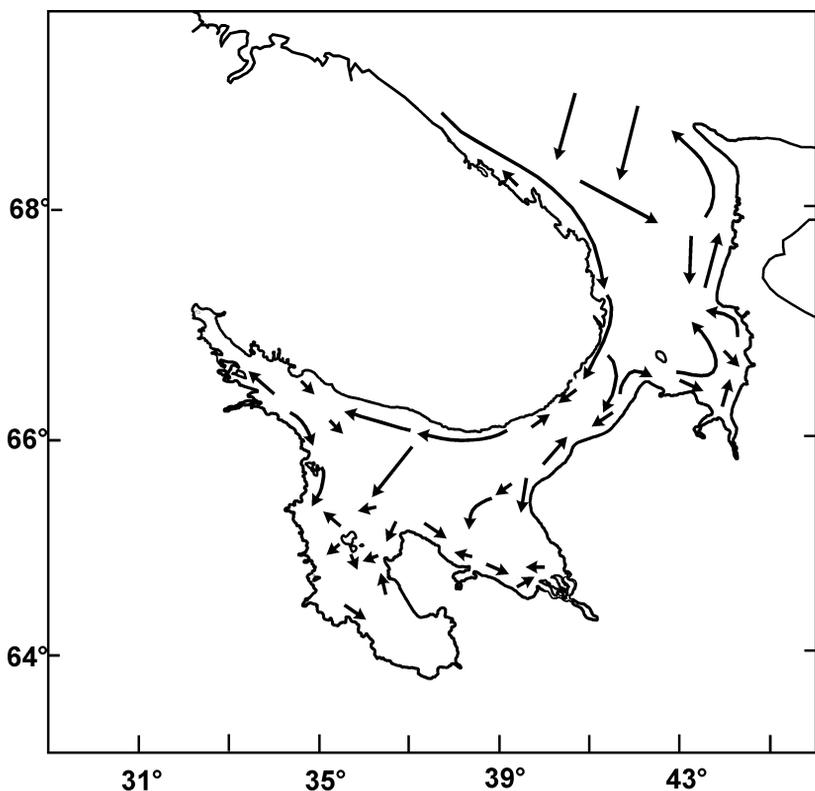


Рис. 25. Пути миграции белух в Белом море  
(по: Матишов, Огнетов, 2006)

В весенне–летний период численность белухи в Белом море возрастает в результате ее захода из Баренцева моря. Часть животных мигрирует вдоль Терского берега Горла, заходя в Кандалакшский и Онежский заливы, а другие вдоль Зимнего берега Горла проникают в акваторию Двинского залива. Летом численность белухи в Белом море достигает максимума. Со второй половины лета начинается обратная миграция белухи в Баренцево и Карское моря. При этом ее численность в Белом море снова падает. К концу ноября остаются лишь небольшие группы и одиночные животные.

Деторождение начинается весной и может продолжаться все лето (Клейнеберг и др., 1964). В июне самок с детенышами очень мало (менее 5%), а в июле на их долю приходится 15–20% от общей численности скапливающихся животных (Потелов, Огнетов, 1974).

Основную роль в питании белух играют массовые стайные рыбы: сайка, мойва, сельдь, навага, корюшка, камбалы, песчанка и др., а дополнительную – рыбы других видов и беспозвоночные животные (креветки, моллюски, полихеты).

В Белом море белухи питаются в основном сельдью и мойвой, и в меньшей степени – корюшкой, навагой, пинагором и треской. Из-за резкого снижения численности мойвы в настоящее время ее роль в откорме белухи, по видимому, минимальна. Из ракообразных они поедают в Белом море в значительном количестве лишь креветок *Crangon crangon*. Чем белухи питаются в зимний период, остается до конца не выясненным. Скорее всего, основу их пищи в это время года составляет сайка (Виноградов, 1949).

На Белом море промысел белух ради жира, шкур и мяса велся в течение столетий и даже тысячелетий, о чем, как уже отмечалось, свидетельствуют археологические данные (Кузнецов, 1960). Поморы успешно добывали белух во время гарпунной охоты уже в IX веке (Брейтфус, 1905). В XVI веке в Белом море их промыслили специальные артели с обметными неводами (Кречков, 1924).

Особого развития промысел достиг в конце XIX–начале XX вв. Его вели в основном в летнее время (в июне–августе), загоня животных на мелководья и окружая их неводами, длина которых достигала 2 км с лишним (Максимов, 1984). Количество ежегодно добываемых белух варьировало от нуля (1978 г.) до 850 шт. (1970 г.), что до недавнего времени зависело в основном от численности заходящих в Белое море зверей. Средняя добыча с 1946 по 1985 гг. составила 231 экз./год (Огнетов, 1995).

При более детальном изучении динамики добычи белухи в Белом море весь имеющийся ряд статистических данных за период немногим менее 100 лет был обработан методом сглаживания по трехлетиям (рис. 26).

Эти многолетние данные указывают на значительные периоды подъемов и спадов добычи, которые хорошо согласуются с соответствующими изменениями в динамике заходов белухи в акваторию Белого моря. При этом необходимо отметить, что связь объемов добычи с мощностью заходов белухи можно проследить лишь до второй половины 60-х годов прошлого столетия, т.е. до тех пор, пока промысел велся достаточно интенсивно.

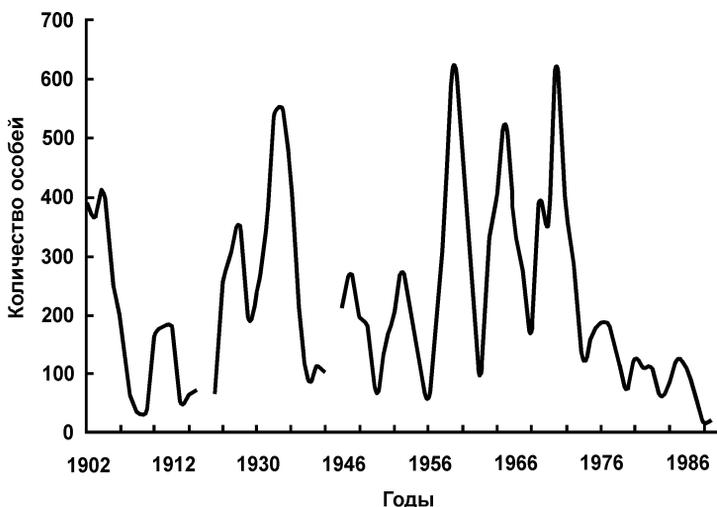


Рис. 26. Динамика добычи белухи в Белом море (по: Матишов, Огнетов, 2006)

В 70–80-х годах его интенсивность понизилась. На многих промысловых участках добыча белухи прекратилась вовсе. Так, если в 30–40-х годах прошлого столетия на западном побережье полуострова Канин функционировало 5 таких участков, то в 50-х годах сохранился лишь один – пос. Тарханово. В конце 80-х годов во всем море лов белухи производился только в двух местах: с. Гридино и пос. Тарханово. Начиная с 1990 г., промысел белухи в Белом море прекратился полностью (Огнетов, 1995).

Белухе свойственна высокая миграционная активность, что связано, в первую очередь, с поисками кормовых объектов: в Белом и Баренцевом морях это в основном – треска, мойва и сельдь, а в Карском море – сайка. Весной белухи мигрируют в Белое море, а в августе–сентябре в массе покидают его. Динамика заходов имеет шестилетний цикл, стабильно повторяющийся многие годы (Огнетов, Потелов, 1978).

В связи с миграциями численность белухи в Белом море непостоянна и значительно изменяется по сезонам (рис. 27).

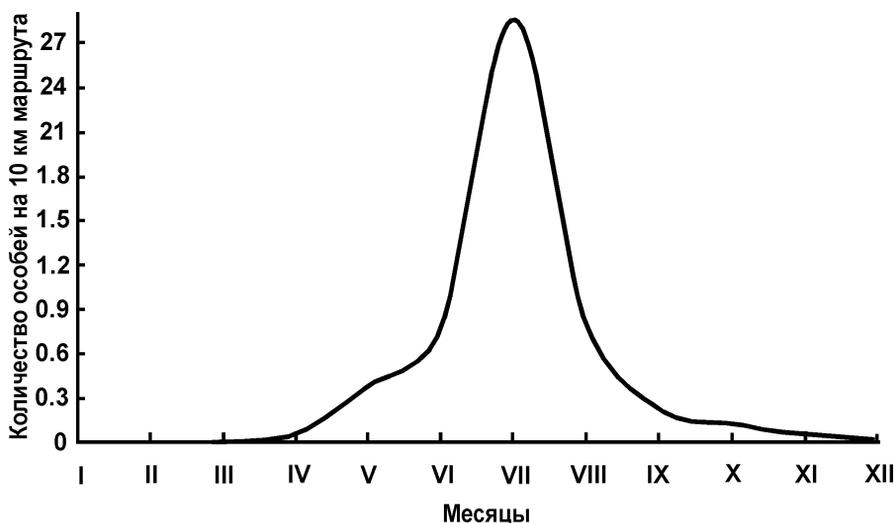


Рис. 27. Динамика численности белухи в Белом море в течение года (по: Матишов, Огнетов, 2006)

В зимний период распределение животных зависит от ледовой обстановки, режим которой значительно отличается в разные годы, делая тем самым одни районы пригодными, а другие – не подходящими для обитания. Весной количество регистрируемых животных увеличивается. Так, в апреле 1985 г. плотность белух не превышала 0.15 экз./100 км<sup>2</sup>, а в мае возросла до 2.4 экз./100 км<sup>2</sup>. В отдельные годы она может достигать в это время 6.1 экз./100 км<sup>2</sup>.

Летом белухи рассредоточиваются по всему морю. Повышенная плотность наблюдается в его южной части, а более низкая – в северной. Наивысшие показатели были зарегистрированы в Онежском и Двинском заливах: 33 и 42.5 экз./100 км<sup>2</sup> соответственно. Максимальная плотность распределения животных отмечена в июне.

В разные годы численность белухи в Белом море также непостоянна. В среднем в расчете на год она варьировала от 232 шт. в 1975 г. до 2500–3000 особей в 1986 г. (Огнетов, 1987). Согласно результатам многолетних наблюдений численность белухи в Белом море колеблется от 200–300 до 2000–3000 особей (Митибаева и др., 1991). В Кандалакшском заливе общая численность белухи в летнее время, на основе учетов 1986–1990 гг., оценивалась в 100–200 голов (Бойко, Шкляревич, 1997).

Наблюдения, проведенные с самолета в 2000 г., показали, что в Белом море находилось от 900 до 1100 белух. Аналогичные данные (около 1100 особей) были получены и год спустя. По результатам береговых наблюдений численность белухи в Белом море была определена в 2111 шт. При этом на долю детенышей приходилось порядка 13% от общей численности стада, что свидетельствовало о его хорошем состоянии. Судовые учеты летом 2002 и 2003 гг. показали, что в Белом море находилось соответственно 3145 и 2125 белух (Бондарев, 2005).

С помощью математического моделирования, учитывая общую численность популяции Белого, Баренцева и Карского морей (около 20–25 тыс. голов) и естественную смертность, был рассчитан уровень допустимого изъятия. Общий ОДУ на всю популяцию на 2005 г. определен на уровне 600 голов. При этом оговаривается (Отчет СевПИНРО, 2003), что популяция, несмотря на отсутствие промысла в последние годы, еще не приблизилась к своей первоначальной численности, поэтому для определения уровня устойчивого изъятия необходимы дополнительные данные, характеризующие состояние популяции в настоящее время и его динамику на протяжении длительного отрезка жизненного цикла.

**Морской заяц** *Erignatus barbatus* Erxl. распространен по всему морю, но в наибольшем количестве обитает в Воронке и Мезенском заливе. С весны до поздней осени тюлени держатся поодиночке в прибрежной мелководной зоне, а зимой – в незамерзающих местах с быстрым течением. На сплошных ледяных полях обитают редко (Карпович, 1984).

Рождение детенышей морского зайца происходит в апреле на льду в Воронке и Мезенском заливе. После трехнедельного молочного вскармливания тюленят самками половозрелые особи спариваются, а затем линяют. В течение всего этого времени тюлени не питаются.

Основу питания морского зайца составляют моллюски, а на втором месте стоят креветки. Сайку, бычков, мойву и других рыб эти тюлени потребляют значительно реже и в меньшем количестве (Виноградов, 1949).

Специализированного промысла морских зайцев на Белом море никогда не было. Обычно их добывали вместе с гренландским тюленем или нерпой в количестве от 13 до 30 экз. в год (Виноградов, 1949).

В целом для акватории Белого моря численность морского зайца в июне 1993 г. была определена в 2900–4100 голов (Светочев, Светочева, 1995). По-видимому, не будет ошибкой утверждение о том, что беломорская популяция этого вида морских млекопитающих находится в более или менее благополучном состоянии.

**Морж** *Odobenus rosmarus rosmarus* L. был несколько столетий назад достаточно многочислен на Белом море. Его промышляли в большом количестве (Кузнецов, 1960; Galaktionov, 2001 b). Сейчас моржи встречаются единично или группами от 2 до 5 животных в основном в Воронке и Горле, изредка проникая и во внутренние участки акватории моря (Попов, Назаренко, 1977; Краснов, 2005; Светочев, Светочева, 2007 и др.).

**Хохляк** *Cystophora cristata* Erxl. и **серый тюлень** *Halichoerus grypus* Fabricius также встречаются в Белом море лишь эпизодически (Тимошенко, 1995 в; Кондаков, 1997; Клепиковский и др., 2005).

К числу других морских млекопитающих, изредка встречаемых в Белом море, принадлежат **морская свинья** *Phocoena phocoena* L., **касатка** *Orcinus orca* L., **малый поласатик** или кит Минке *Balaenoptera acutorostrata* L., **финвал** *B. physalus* L., **сейвал** *B. borealis borealis* Lesson, **кашалот** *Physeter catodon* L. и **бутылконос** *Hyperoodon ampullatus* Forster.

### **Роль млекопитающих в экосистемах моря**

Гренландский тюлень, издавна служащий объектом промысла в Белом море, значительно превосходит остальных млекопитающих по численности, однако роль этих тюленей в беломорских экосистемах невелика, поскольку они только размножаются на льдах Белого моря и не питаются в этот период. После деторождения тюлени покидают беломорскую акваторию, мигрируя на откорм в Баренцево, Карское, Гренландское и Норвежское моря. В связи с этим есть все основания исключить гренландских тюленей из расчетов продукции и потребления пищи в Белом море.

Роль в беломорских экосистемах редких и малочисленных млекопитающих (атлантический морж, серый тюлень, хохлач и др.) сравнительно мала и практически не может быть оценена количественно даже приблизительно.

Кольчатая нерпа, распространенная по всему Белому морю, в период нагула поедает в основном стайных рыб и ракообразных. Общая численность популяции относительно постоянна и поддерживается на уровне не ниже 20 тыс. особей. Суточный рацион одной половозрелой нерпы в Белом море в начале нагульного периода составляет 2680 ккал (Светочева, 2004).

Для дальнейших подсчетов примем, что согласно изложенному выше, нерпы, как и другие тюлени, обитающие в Белом море, питаются не круглый год, а около 200 дней. При этом следует отметить, что тюлени примерно 120 дней в году питаются усиленно и делают основные накопления жировых запасов. Около 80–90 суток они питаются менее интенсивно, потребляя лишь такое количество пищи, которое достаточно для поддержания основного обмена (Наумов, Чекунова, 1980). Остальное время (периоды щенки, выкармливания детенышей линьки и спаривания, занимающие у беломорских тюленей около 4–5 месяцев) они не питаются и живут за счет ранее накопленных жировых запасов.

Кроме того, условимся, что взрослые особи составляют примерно две трети численности популяции, а их среднее суточное потребление пищи равно половине максимального уровня, указанного выше, – 1340 ккал. Тогда получится, что взрослая часть беломорской популяции кольчатой нерпы потребляет за год количество пищи (в пересчете только на рыбу), эквивалентное в энергетическом выражении  $3.6 \cdot 10^9$  ккал. С учетом молодняка годовое потребление пищи всей популяцией нерпы составит около  **$4.5 \cdot 10^9$  ккал, что по массе соответствует примерно 4 тыс. т рыбы.**

Можно подсчитать иначе. Данные о питании гренландского тюленя показывают (Коржев, 2004), что стадо в 2 млн. голов съедает за год 4 млн. т рыбы. Такое количество пищи эквивалентно энергетически  $4.4 \cdot 10^{12}$  ккал. Из этих данных можно сделать, по крайней мере, два вывода.

Во-первых, очевидно, что столь большое стадо лысуна не смогло бы прокормиться в Белом море с его нынешними запасами рыбы в 25–28 тыс. т (около  $4.0 \cdot 10^{10}$  ккал). Это было бы невозможно даже при максимальном запасе рыбы, существовавшем около 170 лет назад и превышающем нынешний в несколько раз: тюленям просто не хватило бы пищи. Отсюда становится понятным, почему, имея в Белом море подходящее место для размножения, лысуны вынуждены мигрировать на откорм в Баренцево море и за его пределы.

Во-вторых, оказывается, что один тюлень съедает в среднем за год около 2 т рыбы, что составляет в энергетическом выражении  $2.2 \cdot 10^6$  ккал. Это количество в 20 раз превышает среднюю массу тела одной особи.

Упитанные взрослые самцы имеют массу около 150 кг (Тимошенко, 1995 а). С учетом массы самок и молодых неполовозрелых особей средняя масса одного тюленя может быть принята равной примерно 100 кг.

Если принять, что период откорма тюленей составляет около 200 суток в году, то нетрудно подсчитать, какую долю от массы тела тюленя составляет количество рыбы, съеденной за сутки: она равна 10%. Эта величина может служить ориентиром для дальнейших расчетов количества рыбы, выедаемой другими ластоногими.

Однако для того, чтобы приступить к такому анализу, необходимо прежде попытаться соотнести эти данные с аналогичными материалами по другим ластоногим, имеющимся в литературе. Таких данных не очень много: они получены в основном для антарктических тюленей, тем не менее их следует принять во внимание.

Суточный рацион тюленя-крабоеда *Lobodon carcinophagus*, питающегося преимущественно рачками (крыль) *Euphausia superba*, равен 6% массы тела, которая близка к 200 кг (Томилин, 1970). Близкую величину (7%) суточного рациона указывает для тюленей этого же вида другой автор (Laws, 1977). По другим данным (Наумов, Чекунова, 1980) эти тюлени за сутки потребляют количество пищи, равное 10% от массы тела. У каспийской нерпы *Pusa caspica* суточный рацион равен 9% от массы тела (Румянцев и др., 1978). Таким образом, на основании анализа приведенных литературных данных можно заключить, что у тю-

леней разных видов суточный рацион составляет от 5 до 10% от массы их тела. Средняя величина равна 7%.

Следовательно, при расчетах потребления пищи тюленями, в том числе и кольчатой нерпой, можно принять средний уровень ее суточного потребления одним животным, составляющий около 7% от его массы.

Исходя из этого, можно подсчитать, что при среднем весе нерпы (включая молодняк) около 30 кг и численности порядка 20 тыс. голов годовое потребление пищи (в основном рыбы) составит чуть более 8 тыс. т, что эквивалентно  $9.2 \cdot 10^9$  ккал.

**Таким образом, эти расчеты, выполненные двумя разными способами, дают в среднем величину годового потребления рыбы популяцией кольчатой нерпы в Белом море, равную приблизительно 6.2 тыс. т, что эквивалентно энергетически  $6.8 \cdot 10^9$  ккал или 0.08 ккал/м<sup>2</sup>.**

Белухи питаются в основном рыбой (сельдь, корюшка, навага, пинагор, треска, сайка, песчанка и др.). Из ракообразных они поедают в Белом море в значительном количестве лишь креветок *Crangon crangon*. Как уже отмечалось ранее, численность стада белухи в Белом море в летний период достигает 2 тыс. голов, но в остальные сезоны, особенно зимой, резко снижается.

В опубликованной недавно монографии (Матишов, Огнетов, 2006), посвященной детальному исследованию белухи (ее образа жизни, распространения, размножения, миграций и многих других характеристик этих морских млекопитающих) в числе прочих приведены сведения и о потребляемой ими пище. На основании данных о рационе белух, содержащихся в океанариумах (Sergeant, 1969), а также сведений о потреблении пищи белухами северной Пацифики (Tamura, Ohsumi, 1999) и ряда других материалов авторы пришли к выводу о том, что суточный рацион белухи в Белом море равен 4.3% от массы тела. Исходя из этого, а также сведений о продолжительности нагульного периода, численности белух, средней массы тела животных разных возрастных групп и данных о размерно-возрастной структуре популяции, они рассчитали, что суммарная биомасса потребленного корма за 2002 г. составила 4.4 тыс. т. При этом, принимая во внимание ряд дополнительных све-

дений, было отмечено, что «...средняя биомасса потребляемого корма за ряд лет будет значительно ниже» (Матисов, Огнетов, 2006, с. 110).

Получится ли, что согласно последующим наблюдениям и расчетам количество корма, потребляемого беломорскими белухами, окажется меньше или нет, пока неизвестно. Остановимся на тех показателях рациона белух, которые были указаны, т.е. 4.4 тыс. т рыбы в год. В энергетическом выражении это соответствует **4.8 · 10<sup>9</sup> ккал** или **0.05 ккал/ м<sup>2</sup>**.

В целом можно заключить, что **популяциями обитающих в Белом море морских млекопитающих (кольчатой нерпы и белухи) за год выедается суммарно 10.6 тыс. т рыбы, что эквивалентно 1.17 · 10<sup>10</sup> ккал или 0.13 ккал / м<sup>2</sup>**.

Морские зайцы – бентофаги. Их популяция в Белом море насчитывает около 3 тыс. голов. Количественных данных об их рационе нет, или мне не удалось их найти. Остается допустить, что, как и другие тюлени, морской заяц поедает в течение нагульного периода около 7% от массы тела в сутки. Поскольку бентос имеет меньшую калорийность, чем рыба (см. табл.1), то, по-видимому, у морского зайца указанное соотношение должно быть несколько больше, чем у тюленей-ихтиофагов, Однако, не имея никаких дополнительных материалов на данный счет, целесообразно в данном случае сохранить ранее принятое соотношение массы съеденной пищи и массы тела.

При средней массе этих тюленей около 80 кг, численности около 3 тыс. шт. и длительности периода нагула 200 суток, потребление пищи равно приблизительно 3.4 тыс. т макрозообентоса. Средняя калорийность морского макрозообентоса равна 0.7 ккал/г влажной массы (см. табл.1). Следовательно, **пища, потребляемая этими ластоногими за год, эквивалентна энергетически 2.4 · 10<sup>9</sup> ккал или около 0.03 ккал/ м<sup>2</sup>**.

Таким образом, **нерпы, морские зайцы и белухи, обитающие в Белом море, суммарно потребляют за год количество пищи, эквивалентное 1.41 · 10<sup>10</sup> ккал, что в пересчете на столб воды под 1 м<sup>2</sup> составляет около 0.16 ккал.**

Расчет продукции морских млекопитающих в Белом море еще более проблематичен, чем определение их рациона, результаты которого приведены выше. Дело в том, что в литературе практически нет необходимых для этого данных. Только при чтении монографии П.А. Моисеева (1989) были обнаружены сведения о годовом  $P/B$ -коэффициенте морских млекопитающих, равном 0.35. Проверить их пригодность, сравнив с материалами из работ других авторов, к сожалению, не удалось. Если исходить из этих единичных данных и суммарной биомассы всех принятых во внимание (без гренландского тюленя) морских млекопитающих, равной приблизительно 1.5 тыс. т, то их годовая продукция составит  $0.525 \cdot 10^9$  г.

Калорийность этих животных неизвестна. Была найдена лишь одна работа (Наумов, Чекунова, 1980), в которой калорийность тюленя-крабоеда *Lobodon carcinophagus* принята равной таковой у жирной свинины: 4.89 ккал/г влажной массы. Считая такой подход вполне разумным, примем эту величину за калорийность и беломорских млекопитающих. В результате расчета получим, что **суммарная годовая продукция морских млекопитающих Белого моря в энергетическом выражении равна  $2.6 \cdot 10^9$  ккал или  $0.029$  ккал/м<sup>2</sup>.**

## **Глава 7. ПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ БЕЛОГО МОРЯ**

Отдельные элементы баланса вещества и энергии в Белом море, а также трофические взаимоотношения между его обитателями последовательно рассмотрены в предыдущих главах по мере того, как производилась оценка потребления пищи теми или иными организмами. Однако, это был, если можно так выразится, мелкомасштабный анализ. В этой главе будут проанализированы взаимоотношения между более крупными составляющими биоты пелагиали и бентали Белого моря. Для этого использованы результаты расчетов продукции и потребления пищи, которые для удобства дальнейшего обсуждения сведены воедино в две таблицы (табл. 35 и 36)\*.

Фитопланктоном и криофлорой за счет энергии солнца, превращенной с помощью фотосинтеза в энергию химических связей синтезированных органических веществ продуцируется за год около 850 ккал в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>. Основным потребителем их продукции являются различные организмы зоопланктона и зообентоса, отфильтровывающие микроводоросли. Бактерии, относящиеся к редуцентам, перерабатывают органические вещества и за счет энергии их химических связей строят тела своих клеток, создавая источник пищи для различных фильтраторов и детритофагов. В результате деятельности планктонных бактерий перерабатывается количество *ОВ*, эквивалентное энергетически 2670 ккал/м<sup>2</sup>.

---

\* Подчеркнем еще раз, что эти расчеты весьма приблизительны, хотя бы потому, что из-за нехватки данных не учтена продукция и потребление энергии автотрофных бактерий, микробентоса, мейобентоса и макрозоопланктона (медуз и гребневиков).

**Продукция вещества и энергии в Белом море**

(по: Бергер и др., 1995 а, б, 2007; Алимов и др., 2005;  
Бергер, 2005, 2006 а, б, 2007; Бергер, Примаков, 2007;  
Примаков, Бергер, 2007)

Элементы экосистем	Продукция, ккал/год	
	под 1 м <sup>2</sup>	все море
Фитопланктон	670	$6.0 \cdot 10^{13}$
Макрофиты	35	$0.32 \cdot 10^{13}$
Криофлора	180	$1.6 \cdot 10^{13}$
Бактериопланктон	2670	$24 \cdot 10^{13}$
Зоопланктон	70	$0.63 \cdot 10^{13}$
Макростообентос	100	$0.9 \cdot 10^{13}$
<i>Сумма:</i>	170	$1.53 \cdot 10^{13}$
Сельдь	0.11	$1.0 \cdot 10^{10}$
Прочие рыбы	0.09	$0.8 \cdot 10^{10}$
<i>Сумма:</i>	0.2	$1.8 \cdot 10^{10}$
Млекопитающие	0.03	$2.6 \cdot 10^9$

Если бы консументы первого порядка (перечисленные выше организмы зоопланктона и зообентоса) питались только за счет продукции фитопланктона и криофлоры, равной суммарно 850 ккал в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> в год, то для них в Белом море просто не хватило бы пищи. Как следует из представленных данных (табл. 36) годовой рацион зоопланктона и макростообентоса равен 830 ккал в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>.

Таким образом, получается, что эти консументы должны были бы выесть полностью все планктонные микроводоросли, что абсолютно невозможно. Следовательно, нехватка пищи должна быть компенсирована из другого источника. Отсюда становится очевидной та огромная роль, которую играют в трофике водоема бактерии, служащие не только деструкторами органических веществ, но и важнейшим источником пищи для многочисленных консументов, составляющих зоопланктон и зообентос Белого моря.

**Потребление вещества и энергии различными животными**  
(по: Бергер и др., 1995 а, б, 2007; Алимов и др., 2005; Бергер, 2005, 2006 а, б, 2007; Бергер, Примаков, 2007; Примаков, Бергер, 2007)

Элементы экосистем	Потребление, ккал/год	
	под 1м <sup>2</sup>	все море
Зоопланктон	358	3.2·10 <sup>13</sup>
Макрзоообентос	472	4.25·10 <sup>13</sup>
<i>Сумма:</i>	830	7.45·10 <sup>13</sup>
Сельдь	0.77	0.7·10 <sup>11</sup>
Прочие рыбы	0.55	0.5·10 <sup>11</sup>
<i>Сумма:</i>	1.32	1.2·10 <sup>11</sup>
Млекопитающие (сумма):	0.16	1.41·10 <sup>10</sup>
<i>потребление рыбы</i>	0.13	1.17·10 <sup>10</sup>
<i>потребление бентоса</i>	0.03	0.24·10 <sup>10</sup>
Птицы (сумма):	0.09	8.6·10 <sup>9</sup>
<i>потребление рыбы</i>	0.01	1.1·10 <sup>9</sup>
<i>потребление бентоса</i>	0.08	7.5·10 <sup>9</sup>

Существенный вклад в эту же копилку энергии вносят дополнительно и растворенные органические вещества, абсорбируемые через покровы тела различными моллюсками, полихетами, иглокожими и др. Оценить размеры этой составляющей по имеющимся данным пока можно лишь очень приблизительно. Было подсчитано (Andrews. Williams, 1971), что гетеротрофная утилизация растворенного органического вещества обеспечивает морским организмам количество энергии, эквивалентное половине продукции фитопланктона. Если допустить, что эти величины приемлемы и в нашем случае, тогда окажется, что за счет абсорбции *POB* беломорские бентосные и планктонные организмы получают около 340 ккал/м<sup>2</sup>. Таким образом, даже без детритной составляющей для питания организмов, входящих в состав зоопланктона и зообентоса, может использоваться количество пищи, эквивалентное примерно 4 тыс. ккал /м<sup>2</sup>. Из него за год данными консументами выедается приблизительно пятая часть: 830 ккал/м<sup>2</sup>.

Конечно, воображаемый дефицит энергии могли бы частично заполнить также и источники детрита, что действительно имеет место, однако этот процесс поступления вещества и энергии к их потребителям отличается рядом особенностей.

Во-первых, детрит в значительной степени состоит из отмирающих клеток фитопланктона, что приводит к изъятию существенной доли его продукции из пастбищной трофической цепи и не уменьшает, а только увеличивает обсуждаемый дефицит. Этот поток энергии направляется по другому каналу: она утилизируется потребителями фитопланктона не непосредственно, а через элементы детритной цепи.

Во-вторых, частицы детрита покрыты пленкой перерабатывающих их бактерий и именно в таком виде потребляются различными планктонными и бентосными детритофагами. Следовательно, представить детрит отдельно от бактерий невозможно.

Существует еще один источник детрита: макрофиты. Эти продуценты весьма обильны в Белом море и дают существенную продукцию. Ее отношение к продукции фитопланктона значительно выше такового во многих других морях Мирового океана (см. гл. 4), однако напрямую продукция макрофитов практически не потребляется, поскольку в Белом море нет организмов, питающихся макрофитами. Частично слоевища фукоидов, ламинарий и других макрофитов скоблят некоторые моллюски (например, литторины), а куски разрушающихся слоевищ поедают морские ежи. Тем не менее большая часть продукции макрофитов, в разрушении и переработке которых принимают участие бактерии, идет на образование детрита, но даже при этом она все равно не могла бы в достаточной степени компенсировать нехватку пищи для тех бентосных и планктонных организмов, о которых говорилось выше. Ее доля в продукции автотрофного звена трофической цепи ничтожно мала: 30 ккал под  $1\text{ м}^2$  за год по сравнению с  $850\text{ ккал/м}^2$ , продуцируемыми за год фитопланктоном и криофлорой (табл. 35).

Существенную роль в образовании детрита, кроме фитопланктона и макрофитов, играют и другие отмирающие организмы, которые в зависимости от размера стано-

вятся пищей детритофагов и/или трупоедов. К этому добавляются продукты жизнедеятельности различных организмов (фекалии, псевдофекалии, пеллеты и др.) и прочая взвешенная органика. Все вместе эти компоненты образуют «морской снег», оседающий на дно. Еще в толще воды в процессе оседания и по его завершении уже на дне моря эта разнородная органика частично утилизируется многочисленными сестонофагами и детритофагами. Неутилизированная часть подвергается дальнейшей переработке микроорганизмами. После минерализации эта составляющая пополняет запасы биогенных элементов, используемых впоследствии в процессах первичного продуцирования автотрофными организмами.

Детрит составляет самую большую после растворенной органики часть органических ресурсов моря. В нем аккумулированы значительные запасы энергии, сравнительно медленно и различными путями вовлекаемой в биотический круговорот (Печень–Финенко, 1987). Согласно схеме потоков вещества и энергии (Одум, 1986) детритная пищевая цепь служит важнейшим каналом трансформации вещества и энергии в морских и пресных водоемах. Исследования, выполненные в различных морях и океанах, показали, что на долю детрита приходится от 40 до 99% от общей органической взвеси (табл. 37).

Таблица 37

**Доля детрита в общей взвеси в различных морях и океанах**  
(с сокращениями по: Печень–Финенко, 1987)

Район исследований	Доля детрита, % от общей взвеси	Источник данных
Тропическая часть Атлантического океана	94.8–98.6	Сушня, Финенко (1966)
Черное море	78–95	Finenko, Zaika (1970)
Азовское море	80–92	Finenko, Zaika (1970)
Тихий океан	63	Финенко, Остапеня (1971)
Балтийское море (Кильская бухта)	40.6–42.6	Lenz (1977)

Химический состав детрита может претерпевать значительные изменения в зависимости от сезона, характера водоема, его биоты и ряда других обстоятельств, однако во всех случаях детриту свойственно высокое содержание белков и углеводов, а также аминокислот (Мельников, 1974). Размеры детритных частиц варьируют в значительных пределах. В морских водоемах разного трофического уровня на долю фракции с размерами частиц от 10 до 200 мкм, отфильтровываемой организмами мезопланктона, приходится 15–50% от общего органического углерода взвеси. Таким образом, около половины общего количества детрита может быть использовано зоопланктонными фильтраторами (Мельников, 1974). Биомасса бактерий, ассоциированных с частицами детрита, составляет от 5 до 50% от массы самих частиц, которые бактерии обогащают белками, повышая их пищевую ценность. Установлена способность употреблять детрит (преимущественно недавно образованный) в пищу, наряду с микроводорослями, присутствующая как обитателям океанической пелагиали, так и неретическим видам зоопланктона. Эта способность наиболее развита у эстуарных видов планктонных ракообразных, хотя и они питаются не чистым детритом, а его смесью с планктонными микроводорослями. Таким образом, комбинация детрита и фитопланктона представляет собой единый пул энергии, более постоянный, чем каждый источник в отдельности (Печень–Финенко, 1987).

К сожалению, применительно к Белому морю пока не хватает данных для того, чтобы оценить общую продукцию планктонных и бентосных детритофагов и рассчитать, как она соотносится с продукцией отдельных звеньев пастбищной трофической цепи. Частично этот пробел можно заполнить материалами по макробентосу (А.Д. Наумов, неопубл. данные). На основании обработки этих оригинальных данных мною были построены графики изменения с глубиной суммарной продукции, а также продукции компонентов пастбищной и детритной трофических цепей в отдельности, выраженной в процентах от ее суммарной величины (рис. 28).

Представленные материалы свидетельствуют, во-первых, о том, что общая продукция макробентоса резко падает по мере продвижения от поверхности в глубину. Во-

вторых, наглядно демонстрируется, что аналогичная тенденция характерна и для изменения продукции компонентов пастбищной цепи. В неглубоких слоях воды (от 0 до 20 м) она составляла 99.8% от суммарной продукции организмов макробентоса, а на глубинах свыше 50 м не превышала 10%. Что касается детритофагов, то их продукция наоборот увеличивается с глубиной. Она достигает максимального уровня на глубине свыше 50 м, приблизительно в 10 раз превосходя продукцию компонентов пастбищной трофической цепи.

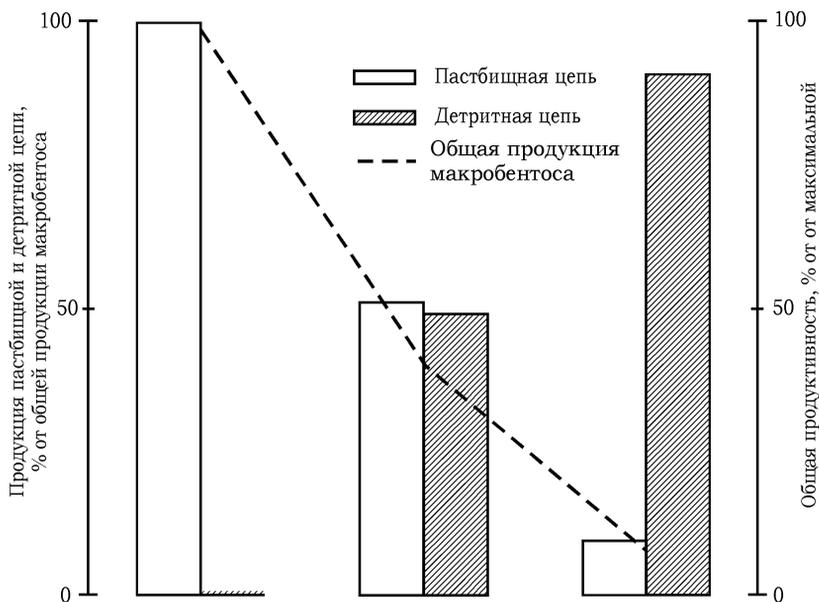


Рис. 28. Изменения с глубиной продукции макробентоса Белого моря (оригинал).

Важным элементом в балансе вещества и энергии в экосистемах водоема служат органические вещества как автохтонного, так и аллохтонного происхождения. Различные продукты жизнедеятельности беломорских организмов образуют пул относительно легко усваиваемых органических веществ. Из него черпают энергию многие организмы, абсорбирующие аминокислоты и сахара поверхностью тела, а также бактерии, редуцирующие органические вещества. Аллохтонная компонента количественно гораздо менее значима. К тому же эти вещества значительно хуже усваиваются, чем автохтонные. Если привести обе составляющие к

общему знаменателю (усвояемости автохтонной органики), то окажется, что в Белое море реками за год приносится такое количество аллохтонных органических веществ, которое соответствует по усваиваемости 1.8 млн. т, что эквивалентно  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал (около 100 ккал в пересчете на 1 м<sup>2</sup>). Однако большая часть этого энергетического потока, эквивалентная  $0.8 \cdot 10^{13}$  ккал в год (около 90 ккал под 1 м<sup>2</sup>), не выходит из прибрежной зоны за пределы многочисленных эстуариев, задерживаясь маргинальными фильтрами (см гл. 2). Эти органические вещества играют важную роль в эстуарных экосистемах, но оказывается, что часть из них после ряда трансформаций включается в обмен вещества и энергии в море уже за пределами эстуариев.

Эта крайне важная составляющая трофических взаимоотношений в беломорских экосистемах, заключающаяся в продуцировании и переносе вещества и энергии из прибрежных участков в более глубокие части моря, до недавнего времени оставалась вне сферы интересов исследователей. Лишь последние 20 лет ситуация начала изменяться к лучшему. Показано, что прибрежная зона характеризуется высокой продуктивностью и во многом определяет продуктивность всей акватории не только Белого, но и многих других морей (Бигон и др., 1989; Lebedev et al., 1989; Бек, 1990 б; Бурковский, 1992; Бек и др., 2000; McLusky, 2001; Barrera-Oro, 2002 и др.).

Детальные исследования, выполненные в прибрежной части Кандалакшского залива (в эстуарии р. Черной и в губе Ермолинской), показали (Пономарев, 2004), что сообщества рыб в этих районах представлены следующими видами:

- а) в эстуарии – 2 видами колюшек *Pungitius pungitius* и *Gasterosteus aculeatus*, полярной камбалой *Liopsetta glacialis*, ледовитоморской рогаткой *Trigloopsis quadricornis* и навагой *Eleginus navaga*;
- б) в губе Ермолинской к ним добавляются европейский керчак *Myoxocephalus scorpius*, треска *Gadus morhua* и европейская бельдюга *Zoarces viviparus*.

Исходя из особенностей питания этих видов, обобщенная схема потоков органического вещества представляется следующим образом (рис. 29). Благодаря материковому стоку, прибрежные воды обогащаются органическим

веществом. Интенсификация стока в весенне-летний период способствует массовому развитию фито-, а затем и зоопланктона, служащего кормом для молоди практически всех рыб Белого моря. В это время при обильном стоке органики и развитии планктона наблюдается массовый заход трех- и девятииглой колюшки в устья рек, где происходит их нерест.

Будучи высокоэвригалинными видами, эти рыбы могут проникать вглубь эстуариев, где становятся не доступными для менее эвригалинных хищников (рогатка, керчак, навага и треска). Их потомство также растет и развивается за счет ресурсов этой части прибрежной зоны, не доступной для других видов. К концу лета взрослые колюшки и их молодь откочевывают из максимально опресненных прибрежных зон в более мористые и глубокие районы (Мухомедьяров, 1966), где становятся доступными для других видов рыб. Таким образом, оба вида колюшек являются своего рода «накопителями» и «переносчиками» органического вещества и энергии из наиболее опресненных частей эстуариев, не доступных для других видов рыб, в открытые районы моря, с последующим включением этого вещества в трофические цепи (рис. 29, А). Рост численности колюшки, как уже отмечалось ранее, наблюдающийся в последнее время (Иванова и др., 2007), приводит к интенсификации процессов транспорта энергии и вещества из опресненных прибрежных районов вглубь Белого моря.

В менее опресненной части прибрежной зоны (губа Ермолинская, мористые участки эстуария р. Черной) поступление органического вещества со сточными водами ручьев при таянии снега и за счет деструкции макрофитов также во многом обеспечивают существование сообществ обитателей этих участков акватории (рис. 29, Б).

Структура ихтиоценозов в этой зоне усложняется: повышается видовое разнообразие ихтиофауны. Если в летний период здесь откармливаются полярная камбала, треска, навага и керчак, то к зиме большинство из них откочевывает на глубину, а в прибрежной зоне зимуют только рогатка и бельдюга (Андряшев, 1954). Таким образом, многие беломорские рыбы, откармливающиеся летом в прибрежной зоне, во время зимних миграций на глубину обеспечивают транспорт в пелагиаль органического вещества, продуци-

рованного в прибрежье. Рыбы тех видов, которые остаются зимовать в этой зоне, оказываются вовлеченными в локальные циклы трансформации органического вещества.

Значимость процессов обмена веществом и энергией между прибрежными, в том числе и эстуарными экосистемами, с одной стороны, и экосистемами открытого моря, с другой, очевидна, и ее трудно переоценить. Благодаря им, не только автохтонные *ОВ*, произведенные в прибрежных участках моря, но и аллохтонная органика, приносимая реками и большей частью остающаяся в прибрежной зоне из-за деятельности «маргинальных фильтров», вовлекаются в круговорот вещества и энергии всего моря. Эти интеграционные процессы, несомненно, способствуют максимальной реализации продукционных возможностей всех беломорских экосистем. К сожалению, несмотря на результаты исследований, описанных выше, приходится в очередной раз отметить слабую изученность рассматриваемых процессов, как и многих других составляющих биоэнергетического баланса Белого моря.

Описанный феномен не есть нечто уникальное, присутствующее только Белому морю. Наоборот, показано (Ваггера-Ого, 2002), что в приантарктических водах прибрежные рыбы играют ту же роль накопителя и переносчика вещества и энергии от прибрежья в глубокие участки моря. В связи с этим можно, по-видимому, предполагать, что такая организация взаимоотношений между экосистемами прибрежья и открытого моря достаточно универсальна, однако было бы преждевременно утверждать, что она распространяется на все районы Мирового океана: для этого пока не хватает данных.

Благодаря утилизированному веществу и энергии, планктонные и бентосные животные, кроме покрытия затрат на обмен, производят продукцию, величина которой за год во всем море равна (табл. 35) соответственно  $0.63 \cdot 10^{13}$  (70 ккал под  $1 \text{ м}^2$ ) и  $0.9 \cdot 10^{13}$  (100 ккал/ $\text{м}^2$ ), а в сумме составляет  $1.53 \cdot 10^{13}$  ккал (170 ккал/ $\text{м}^2$ ). Эта продукция в виде объектов питания в свою очередь утилизируется консументами более высокого порядка, и в первую очередь рыбами. Последних можно разделить на две основные группы по характеру питания и той роли, которую они играют

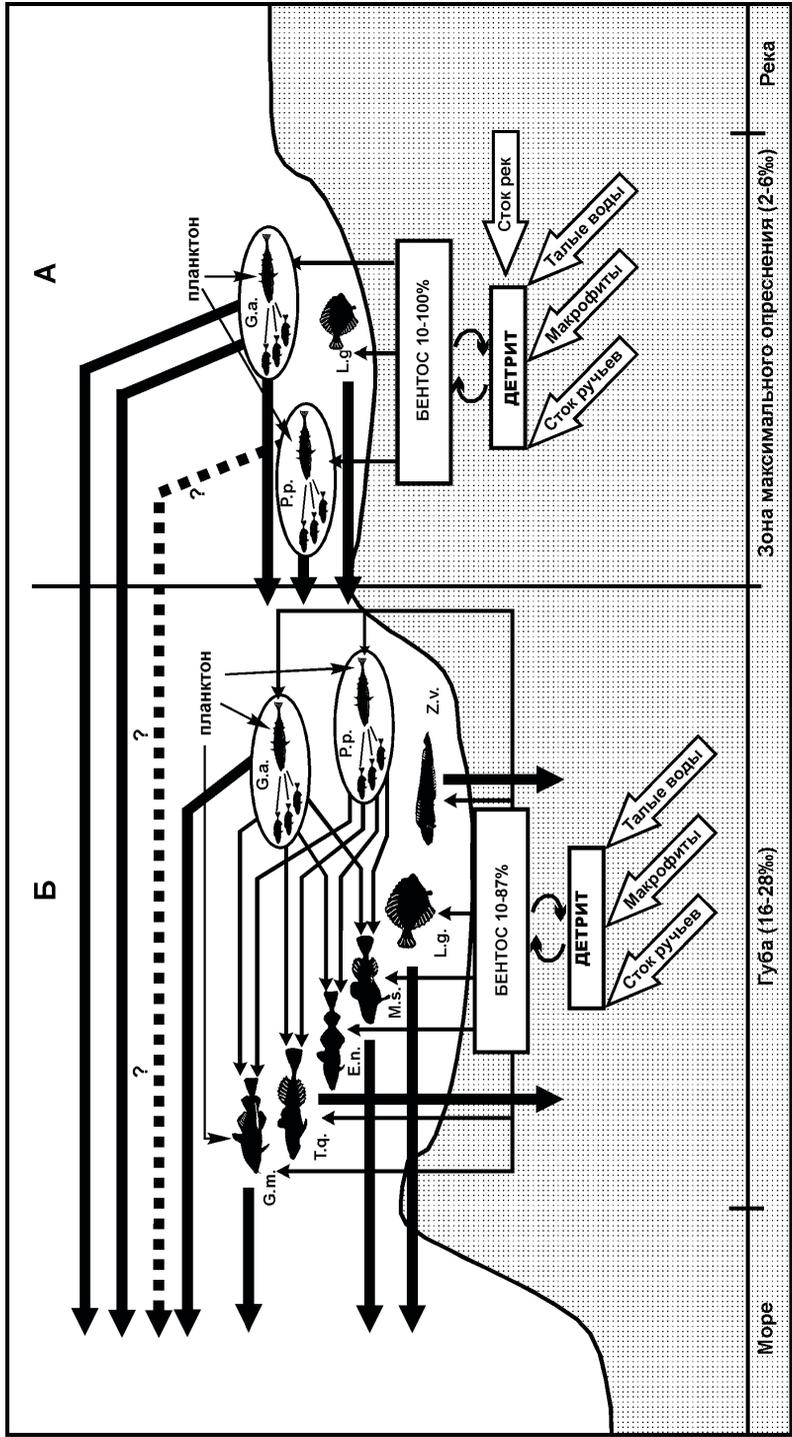


Рис. 29. Основные пути трансформации органического вещества в прибрежных экосистемах Белого моря (по: Пономарев, 2004):

**P.p.** – *Pungitius pungitius*, **G.a.** – *Gasterosteus aculeatus*, **L.g.** – *Liopsetta glacialis*, **T.q.** – *Triglops quadricornis*, **M.s.** – *Myoxocephalus scorpius*, **E.n.** – *Eleginus navaga*, **G.m.** – *Gadus morhua*, **Z.v.** – *Zoarces viviparus*.

в функционировании беломорских экосистем и промысле: планктонофагов и бентофагов. Количество рыб, имеющих преимущественно хищный тип питания, относительно невелико (Расс, 1995).

Основу ихтиофауны и промысла, как уже неоднократно отмечалось, составляют зоопланктонофаги. К ним относятся сельдь, мойва, навага, корюшка и трехиглая колюшка. При этом следует заметить, что среди перечисленных рыб во взрослом состоянии преимущественно зоопланктоном питаются лишь сельдь, мойва и трехиглая колюшка. Остальные потребляют организмы зоопланктона лишь в течение относительно короткого периода: при переходе на активное питание и некоторое время после этого, а во взрослом состоянии питаются в основном бентосными организмами (Подражанская, 1995). Пищевой конкуренции между сельдью и остальными названными выше видами практически нет. Среди трех основных рыб-зоопланктонофагов наиболее значима сельдь, на долю которой приходится наибольшая биомасса (в настоящее время – около 12 тыс. т).

Если соотнести годовую продукцию зоопланктона ( $0.63 \cdot 10^{13}$  ккал во всем море или около 70 ккал в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>) с его потреблением сельдью ( $0.7 \cdot 10^{11}$  ккал в расчете на все море или 0.77 ккал под 1 м<sup>2</sup>), то оказывается, что сравниваемые величины различаются практически на два порядка. Отсюда логично сделать вывод о том, что запасы зоопланктона используются лишь в малой степени (около 1% от продукции). Следовательно, запасы сельди в Белом море не лимитированы пищевыми ресурсами экосистем пелагиали и могут быть значительно больше нынешних, которые равны приблизительно 12 тыс. т.

Однако этот вывод не дает ответа на вопрос о том, сколько же сельди может прокормить море? Рассчитать возможные запасы сельди (и других зоопланктонофагов, в том числе таких рыб, как мойва и трехиглая колюшка) можно, исходя из уровня продукции фитопланктона. Калорийность морского фитопланктона составляет 0.25 ккал/г (см. табл.1). Следовательно, при годовой продукции фитопланктона  $6 \cdot 10^{13}$  ккал приращение его биомассы составляет порядка  $2.4 \cdot 10^{14}$  г. При соблюдении правила 10%-ной экологической эффективности (Elton, 1947; Раймонт, 1983)

годовое приращение биомассы консументов I порядка (зоопланктона) должно соответствовать  $2.4 \cdot 10^{13}$  г, а увеличение биомассы зоопланктонофагов –  $2.4 \cdot 10^{12}$  г.

Это означает, что если бы сельдь была единственным зоопланктонофагом в Белом море, то запасы зоопланктона, исходя из результатов этого расчета, могли бы обеспечить продукцию сельди в объеме приблизительно 2.5 млн. т в год. При годовом *P/V*-коэффициенте рыб, равном 0.45, такая продукция соответствует запасам сельди около 5 млн. т.

Очевидно, однако, что такое допущение некорректно. Зоопланктоном, кроме сельди, питаются другие рыбы, а также пелагические и бентосные кишечнорастворимые: гребневики, медузы, различные гидроидные и коралловые полипы (горгонарии и актинии) и некоторые другие беспозвоночные. Среди всех этих зоопланктонофагов после рыб основными потребителями зоопланктона можно в первую очередь назвать сцифоидных медуз и гребневиков. Их численность в Белом море в летние месяцы может быть весьма значительной, но, к сожалению, данных об обилии этих беспозвоночных до сих пор крайне мало, прежде всего из-за отсутствия надежных количественных методов их учета. Что касается питания медуз и гребневиков, то до сих пор исследован в основном состав их пищи, а ее количество гораздо менее изучено, во всяком случае применительно к обитателям Белого моря.

Среди имеющихся работ этого направления исследований следует в первую очередь назвать публикации В.А. Свешникова (1963) о питании беломорских медуз, Н.П. Логиновой и Н.М. Перцовой (1967) о питании гребневиков и сцифомедуз и кандидатскую диссертацию А.А. Прудковского (2006), посвященную изучению питания массовых гидромедуз Белого моря. Общий вывод, вытекающий из результатов всех этих работ, заключается в том, что массовые виды кишечнорастворимых в Белом море могут составлять существенную пищевую конкуренцию сельди, поедая значительное количество зоопланктона.

Убедительно показано, сколь велико количество пищи, потребляемое отдельными особями. Так, например, одна сцифомедуза *Aurelia aurita* в зависимости от своих размеров съедает за сутки от 40 до 187 мг зоопланктона (Логинова, Перцова, 1967). При этом, однако, не установлено,

сколько времени питаются медузы и какова их плотность, что лишает возможности оценить выедание зоопланктона этими животными.

По данным тех же исследователей один гребневик *Bolinopsis infundibulum* потреблял в сутки в среднем 0.9 мг пищи, а в их скоплениях все питающиеся особи выедали около 48.8 мг зоопланктона из 1 м<sup>3</sup> воды. Конечно, если считать, что средняя биомасса зоопланктона в Белом море составляет, как было показано выше, 200 мг/ м<sup>3</sup>, то можно заключить, что одни только гребневики данного вида выедают около 25% биомассы зоопланктона. Но считать так было бы ошибкой по нескольким причинам:

1. Пик численности гребневиков приходится только на июль–начало августа, а в остальное летнее время встречаются лишь единичные экземпляры.
2. Гребневики распространены в основном на мелководье. Пик их численности приходится на глубины порядка 5 м (Логинава, Перцова, 1967).
3. Подсчитанная плотность скоплений этих животных не позволяет сказать что-то более или менее определенное о средних показателях их обилия.

Следовательно, реально оценить пресс этих зоопланктонофагов пока нельзя. Можно лишь повторить, что они могут быть серьезными пищевыми конкурентами сельди, по крайней мере, в течение 1-2 летних месяцев и в основном в мелководных прибрежных районах Белого моря, а сельдь, как известно (см. гл.5), в летнее время откармливается главным образом в Бассейне, т.е. далеко от берегов.

Кроме того, ситуация не ограничивается только конкуренцией за пищу: и гребневики, и сцифомедузы могут в некотором количестве поедать икру и молодь рыб – сельди, мойвы и некоторых других видов (Southward, 1955; Камшилов, 1960; Свешников, 1963; Логинава, Перцова, 1967; Раймонт, 1983 и др.).

Существенную пищевую конкуренцию сельди и другим ихтиопланктонофагам могут составить и массовые беломорские гидромедузы, которые в период максимального развития выедают около 10% зоопланктона (Прудковский, 2006). Кроме того, гидроидные полипы и гидромедузы в период максимальной численности могут уничтожать

большое число личинок сельди, погибающих от контакта с их стрекательными клетками, что было установлено экспериментально (Иванченко, 1995).

Конечно, эти фрагментарные сведения не позволяют оценить потребление беломорского зоопланктона всеми зоопланктонофагами и вычленить из него долю сельди. Потребление зоопланктона – предмет конкурентных взаимоотношений различных консументов, между которыми устанавливается то или иное динамическое равновесие. На данный момент оно, по-видимому, сдвинуто в сторону не сельди, а иных потребителей зоопланктона. Последнее не означает, тем не менее, что сельдь ограничена в питании. Более высокоорганизованные, активные и подвижные рыбы легко могут выдержать конкуренцию за пищу с другими зоопланктонофагами (медузами и гребневиками), быстро находя скопления зоопланктона и реагируя на его горизонтальные и вертикальные перемещения. Существенным конкурентом сельди в этом отношении в ближайшее время станет (если уже не стала) трехиглая колюшка, количество которой резко возросло в последние годы (Иванова и др., 2007). Однако, несмотря на все эти оговорки, можно по-прежнему утверждать, что **беломорская сельдь не испытывает ограничений в количестве пищи, и ее запасы могут быть значительно (не менее, чем на порядок) больше нынешних.**

Кроме того, можно сделать еще один вывод. Суть его заключается в том, что в нынешней ситуации, когда запасы сельди крайне малы, продукция зоопланктона потребляется в основном медузами и гребневиками, для которых созданы благоприятные кормовые условия. Если при этом в Белое море тем или иным способом (например, с балластными водами судов) проникнет какой-нибудь вселенец-зоопланктонофаг (например, гребневик или медуза), ситуация может стать неуправляемой и вызовет катастрофические последствия не только для пелагических экосистем, но и для моря в целом. Подобное предположение – не чисто гипотетический вариант. Такие случаи хорошо известны. Так, например, отсутствие хищников и паразитов в новом биотопе создало предпосылки для интенсивного развития популяции вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidyi*, который питается рачковым планктоном, икрой и личинками рыб. Его

появление (в 1980 г.) и последующее массовое развитие в Черном, Азовском и Каспийском морях в последние десятилетия привели к подрыву кормовой базы рыб-планктонофагов и резкому падению их вылова (Шиганова и др., 2003; Виноградов, 2006; Комакин, Егоров, 2006). Недавно гребневики этого вида были обнаружены впервые сначала в Балтийском (Javidpour et al., 2006), а затем и в Северном море (Voersma et al., 2007).

Подобные случаи инвазии – феномен достаточно обычный для различных организмов, не только гребневиков. Не останавливаясь подробно на обсуждении этих вопросов, отметим, что такие случаи зарегистрированы и в Белом море, где, например, недавно в эстуарии Северной Двины был обнаружен китайский мохнорукий краб *Eriochelir sinensis* (Бергер и др., 1999; Berger, Naumov, 2002; Наумов, Бергер, 2004). Этот вселенец проник в Белое море из Балтики, мигрируя по водоемам бассейнов обеих морей и преодолевая по суше расстояния между отдельными озерами и реками.

Если ситуация с «желейным» макрозоопланктоном пока остается лишь предполагаемой, то резкое увеличение численности трехиглой колюшки в Белом море в последние годы – реальный факт. Нынешнее обилие этого вида обусловлено, на наш взгляд, двумя причинами:

- 1) частичным восстановлением зарослей zostеры, в которой колюшки делают свои гнезда и выводят молодь;
- 2) обилием зоопланктона, являющегося основным источником пищи для трехиглой колюшки.

Рост обилия трехиглой колюшки вызывает существенные изменения не только путем повышения пищевой конкуренции среди планктонофагов. Не менее важно, что при этом происходят (или должны происходить, но пока еще не подтверждены фактическим материалом) многие другие экосистемные перестройки.

Колюшка, как уже сообщалось выше, является объектом питания многих рыб Белого моря (трески, бычков, сельди, поедающей в числе прочего и молодь колюшки, и некоторых других видов рыб). Неурожайные для колюшки годы сильно сказываются на запасах промысловых рыб (Подражанская, 1995).

Следовательно, есть все основания ожидать, что увеличение обилия трехиглой колюшки, наблюдающееся самые последние годы, должно в первую очередь отразиться соответствующим образом на изменении ее доли в рационе рыб ряда видов. Такие факты начинают накапливаться.

По неопубликованным и еще подлежащим уточнению данным П.Н. Ершова летом (июль–август) 2007 г. трехиглая колюшка была обнаружена в желудках 54.8% вскрытых экземпляров крупной трески (длина тела не менее 30 см), пойманных в губах Чупа и Кив в Кандалакшском заливе. Доля колюшек в пищевом комке составляла 53% от массы съеденной пищи. При этом число трехиглых колюшек, обнаруженных в желудках одной треской, менялось от особи к особи в пределах от 1 до 34 экз.

Исследования, проведенные в этом же районе Белого моря осенью предыдущего года, показали (Фукс, 2007), что трехиглая колюшка не входила в число 19 пищевых объектов, обнаруженных в желудках трески\*. Сравнение результатов этих двух работ свидетельствует о том, что пищевые отношения трески достаточно пластичны и очень быстро перестраиваются, реагируя на изменения ситуации в экосистемах моря. Подобная пластичность питания характерна и для других рыб (Подражанская, 1995).

Аналогичные изменения затрагивают и морских птиц. Трехиглая колюшка играет особенно важную роль в питании самой многочисленной из морских птиц Белого моря – полярной крачки. Как показано многолетними наблюдениями (Бианки и др., 1995), массовое гнездование крачек возможно в Кандалакшском заливе при значительных подходах трехиглой колюшки к берегам. В 60–90-х годах прошлого столетия, когда численность колюшки была очень низкой, крачки гнездились в малом числе. В наши дни ситуация с обилием полярной крачки должна измениться на противоположную. Такой прогноз представляется достаточно реалистичным, однако произойдет это или нет, и если произойдет, то насколько быстро, покажет будущее.

Вторая группа рыб (бентофаги) базируется в своем питании на продукции макрзообентоса, составляющей за год

---

\* Размеры исследованных рыб не указаны. (Прим. автора).

во всем море около  $0.9 \cdot 10^{13}$  ккал ( $100$  ккал/ $m^2$ ). Из этого рыбами-бентофагами в течение года потребляется всего  $0.5 \cdot 10^{11}$  ккал ( $0.55$  ккал / $m^2$ ), т.е. менее  $0.5\%$  от продукции зообентоса. Даже если к этому добавить годовое выедание бентосных организмов птицами ( $0.75 \cdot 10^{10}$  ккал в расчете на все море или  $0.08$  ккал/ $m^2$ ) и морскими млекопитающими ( $0.24 \cdot 10^{10}$  ккал или  $0.03$  ккал/ $m^2$ ), то и тогда эта суммарная величина, равная  $6.0 \cdot 10^{10}$  ккал ( $0.66$  ккал/ $m^2$ ), будет меньше  $1\%$  от годовой продукции донных беспозвоночных.

Конечно, при этом не следует забывать, что из наших расчетов полностью исключены многие виды рыб (бычки, маслюк, бельдюга и др.): их запасы совершенно не исследованы. Однако, если даже предположить, что они не меньше таковых у ранее названных рыб-бентофагов, то и в этом случае потребление бентоса будет слишком мало, чтобы лимитировать развитие бентосоядных рыб в Белом море.

**Следовательно, эта группа рыб также не лимитирована имеющимися запасами зообентоса и его продукцией.**

Как уже неоднократно отмечалось (см. гл. 2) в Белом море в летнее время существенно прогреваются лишь верхние слои воды. На глубинах более  $50-60$  м температура воды не поднимается выше  $0^\circ\text{C}$  в течение всего года. В связи с этим большие глубины, занимающие центральную часть моря, на долю которых приходится почти половина площади всей акватории, оказываются не пригодными для основных донных и придонных рыб (навага, треска, камбаловые, зубатка и корюшка). Благоприятны для их откорма мелководья, зона которых наиболее обширна в заливах, но и на этих участках значительные площади имеют низкую кормность. Кроме того, большая доля биомассы бентоса в Белом море приходится на моллюсков, в первую очередь двустворчатых, а они – основа корма лишь немногих видов, в первую очередь таких специализированных зообентофагов, как зубатка и камбаловые. Многие другие бентосоядные рыбы потребляют лишь мелких моллюсков, да и то в небольших количествах. Они предпочитают питаться полихетами и ракообразными.

Таким образом, хоть биомасса беломорского бентоса и его продукция достигают значительных величин, но его кормовое значение относительно невелико (Кудерский,

1966; Кудерский, Скарлато, 1986). По-видимому, именно по этой причине многие рыбы-бентофаги в больших количествах потребляют в качестве дополнительных источников питания различных рыб, имеющих гораздо большую питательную ценность (калорийность), чем бентосные организмы (Подражанская, 1995; Тарвердиева, 2000).

Определение уровня рыбопродуктивности – одна из важнейших задач (если не самая важная), которую необходимо решить для организации рационального использования биоресурсов интересующих нас водоемов. Попыток ее решения не так много.

Анализ многочисленных данных, произведенный Г.Г. Винбергом и его учениками, соавторами и последователями (Winberg, 1972; Бульон, Винберг, 1981; Алимов, 1989, 2004; Бульон, 1994), показал, что уровень вылова рыбы в различных пресных водоемах составляет обычно около 0.1–0.12% от продукции фитопланктона. В некоторых озерах и водохранилищах он повышается до 0.3%, а максимального уровня (0.4–2.2%) достигает в прудах.

Подобный анализ в отношении морских водоемов базируется на гораздо меньшем фактическом материале. В.В. Бульон и Г.Г. Винберг (1981) рассчитали, что в Мировом океане вылов рыбы составляет наименьшую долю от продукции фитопланктона: 0.01–0.02%. По их данным в таких внутренних морях, как Балтийское, Азовское, Черное, Каспийское, Аральское и залив Мэн в Атлантическом океане, этот показатель не превышает 0.1%. П.А. Моисеев (1969) рассчитал, что в морях уровень вылова рыбы не превышает 0.04–0.05% от величины первичной продукции\*. В Охотском море в годы максимального вылова рыбы это соотношение выражалось величиной около 0.02% (Шунтов, 1985). Близкие данные (0.03%) для некоторых морей привел в своей работе и В.В. Бульон (1994). Таким образом, по данным разных авторов и для разных морей рассматриваемый показатель варьирует от 0.02 до 0.1% при средней величине около 0.06%.

В соответствии с этими представлениями можно рассчитать возможный годовой вылов рыбы в Белом море. Он эквивалентен энергетически  $1.2 \cdot 10^{10}$ – $6.0 \cdot 10^{10}$  ккал при сред-

---

\* Имелась в виду продукция фитопланктона. (Прим. автора).

ней величине около  $3.6 \cdot 10^{10}$  ккал. Если исходить из средней калорийности рыб около 1.1 ккал/г, то их общий вылов в Белом море должен составлять в среднем около 32 тыс. т в год. При самых низких и самых высоких величинах коэффициента, используемого для анализа, вылов рыбы будет составлять соответственно 11 и 54 тыс. т в год, однако такой расчет приемлем лишь в том случае, когда основу вылова составляют рыбы средней калорийности. Что касается беломорских промыслов, то добыча сельди в периоды их максимального расцвета (табл. 38) составляла около 80% от общего вылова рыбы. Если принять это соотношение разных видов рыб в промысле за основу, то получится, что уловы сельди, рассчитанные, исходя из ее более высокой калорийности и среднего значения используемого коэффициента, могли ежегодно составлять около 15 тыс. т. При минимальном и максимальном значении этого коэффициента они должны быть равны соответственно 5 и 26 тыс. т.

**Таким образом, на основании результатов этих расчетов можно сделать вывод о том, что вылов рыбы в Белом море может быть больше нынешнего примерно в 10 раз.\***

К этому следует добавить еще один вывод. По-видимому, максимальные уловы рыбы, достигавшие примерно 170 лет назад суммарно около 40 тыс. т в год, из которых на долю только сельди приходилось 32–34 тыс. т (табл. 38), превышали допустимый уровень изъятия. В основном это касалось беломорской сельди. Можно предполагать, что столь значительный «перелов» как раз и привел к первоначальному подрыву ее запаса, в то время, по-видимому, максимального.

---

\* Все построения базируются на одном фундаментальном предположении, по сути дела никем и никогда не подтвержденном. Оно заключается в априорной уверенности, что продуктивность основных элементов экосистем пелагиали и бентали моря в период максимальных промыслов (т.е. примерно полтора – два столетия назад) была такой же, как сейчас. Основанием для такого предположения могут (но лишь косвенно) служить обсуждавшиеся ранее (см. гл. 2) результаты многолетнего (в одном случае 200-летнего) климатического мониторинга и данные 50-летнего круглогодичного мониторинга видового разнообразия и показателей обилия зоопланктона, а также основных гидрологических параметров в устьевой части губы Чупа.

В свою очередь это послужило одной из первоначальных причин резкого снижения уровня промысла сельди (и вообще всей рыбы) в Белом море.

Таблица 38

**Максимальный уровень промысла в Белом море**

(по: Житний, 2007)

Объект промысла	Добыча за год
Макрофиты	12 тыс. т
Сельдь	32-34 тыс. т
Навага	2.5 тыс. т
Семга	1.1 тыс. т
«Второстепенные» рыбы *	2-3 тыс. т
Гренландский тюлень	485 тыс. шт.
Кольчатая нерпа	3-5 тыс. шт.
Белуха	850 шт.

\*В таблице не указаны наблюдавшиеся эпизодически максимальные уловы сайки (8 тыс. т в год) и пинагора (1.5 тыс. т в год), о которых говорилось ранее (см. гл.5).

Помимо бентосных организмов, выедаемых за год птицами ( $0.75 \cdot 10^{10}$  ккал в расчете на все море или 0.08 ккал под  $1 \text{ м}^2$ ) и морскими млекопитающими ( $0.24 \cdot 10^{10}$  ккал – на все море или  $0.03 \text{ ккал/м}^2$ ), эти животные, находящиеся на вершине пищевой пирамиды, выедают большое количество рыбы. Популяциями обитающих в Белом море морских млекопитающих (кольчатой нерпы и белухи) за год выедается количество рыбы, эквивалентное  $1.17 \cdot 10^{10}$  ккал (см. табл. 36). Общий запас рыб соответствует энергетически  $4.0 \cdot 10^{10}$  ккал, а их годовая продукция эквивалентна  $1.8 \cdot 10^{10}$  ккал (см. табл. 35). Следовательно, морскими млекопитающими за год выедается количество рыбы, составляющее 65% от продукции или 29% от запаса рыб.

На долю птиц-ихтиофагов приходится в год около 1 тыс. т съеденной рыбы (см. табл. 36), что в энергетическом выражении в расчете на все море равно  $1.1 \cdot 10^9$  ккал и составляет около 3% от запаса и 6% от годовой продукции рыб. Для сравнения укажем (табл. 39), что в последние годы учтенный вылов рыбы в Белом море, не превышающий 2 тыс. т в год, составляет около 6% от запаса рыб и 12% от ихтиопродукции.

**Потребление рыбы в Белом море**

Потребители	Количество рыбы, потребленной за год		
	общая масса, тыс. т	доля продукции, %	доля запаса, %
Человек	2	12	6
Морские млекопитающие	10.6	65	29
Морские птицы	1	6	3
Сумма	13.6	83	38

Анализируя приведенные материалы (табл. 39), не следует забывать, что доли продукции и запасов рыб, изымаемых людьми из Белого моря, рассчитаны на основании только учтенных уловов, сведения о которых соответствуют данным промысловой статистики (Отчет СевПИПРО, 2003; Доклад..., 2004, 2005; Житний, 2007). Как уже неоднократно подчеркивалось, эти данные не учитывают объем местного (любительского) вылова рыбы, который по различным экспертным оценкам (Яковенко, 1995 и др.) может быть в 2–3 раза выше указанных выше величин, однако и в этом случае, при увеличении вылова в 3–4 раза, доля вылова рыбы человеком будет меньше суммарного потребления рыбы морскими птицами и млекопитающими.

На основании результатов проведенного сравнения сам собой напрашивается лежащий на поверхности вывод о том, что хорошо бы уменьшить долю морских млекопитающих и птиц в добыче рыбы, сведя их количество к минимуму, и тогда уловы значительно возрастут. К сожалению, подобных примеров «борьбы с природой» и ее переделки на памяти человечества значительно больше, чем хотелось бы. (Вспомним хотя бы историю уничтожения бизонов в Америке и воробьев в Китае. Ни к чему хорошему это не привело, да и не могло привести). Экологическое равновесие нельзя сдвинуть и нарушить искусственными воздействиями на экосистемы без катастрофических последствий. Тем не менее доля человека в вылове рыбы в Белом море может быть постепенно увеличена. При этом подобное увеличение должно естественным образом следовать (но не опережать) за повышением запасов рыбы в результате принятых мер по устранению нарушений их воспроизводства и организации рационального промысла.

Невольно возникает еще один вопрос: почему на Белом море не вылавливается даже то количество рыбы, которое могло бы ежегодно добываться, исходя из нынешнего состояния запасов и современных способов регулирования промысла путем определения общего допустимого улова – ОДУ (табл. 40)?

Таблица 40

**Общий допустимый улов (ОДУ) и уровень промысла**  
(с изменениями по: Отчет СевПИПРО, 2003; Житний, 2007)

Объект промысла	ОДУ на 2005 г.	Промысел за год, % от ОДУ
Ламинарии	29.4 тыс. т	11
Фукоиды	1.7 тыс. т	15
Сельдь	2.0 тыс. т	40
Навага	1.0 тыс. т	50
Гренландский тюлень	45.1 тыс. шт.	89
Кольчатая нерпа	1.3 тыс. шт.	45
Белуха	600 шт.	0

Тот же самый вопрос можно задать не только в отношении вылова рыб, но и применительно к промыслу водорослей и морских млекопитающих в Белом море.

Ответ на эти вопросы можно найти, проанализировав состояние промысловой базы и общую демографическую ситуацию на Белом море. Сделать это помогают, в частности, материалы ФГУ «Карелрыбвод» о том, как в течение XX–начале XXI вв. изменялся промысел рыбы по Карельскому берегу от г. Кемь до границы Мурманской области (Липатов, 2007). Показано, что с 1900 по 1910 гг. от Кеми до Ругозерской губы располагалось 160 сельдяных, сиговых и сёмужьих тоней. С 1927 г. и до середины 80-х годов прошлого столетия база промысла росла и совершенствовалась. Внедрялись траля, кошельковые, закидные и ставные невода, кильноты, лампы, дрейфтерные сети, мерёжи и др., что привело к укрупнению участков. Традиционные орудия лова (тайник, убег, гарва и др.) тоже применялись. Промысел вёлся по всему побережью и в открытом море (218 участков в 1952 г.). За последние 15 лет промбаза резко сократилась. Применяются сети, наважьи и сельдяные заколы и мерёжи. Лов ведётся на

46 участках (всего около 70 тоней). Промысел морских мелкопитающих полностью прекратился с 1996 г., хотя лимиты на их добычу выделяются.

Таким образом, в указанном районе беломорского побережья в течение столетия наблюдалось изменение распределения промысловой базы от равномерного с традиционными орудиями лова к сосредоточенному на наиболее уловистых участках с применением высокоэффективных орудий. В настоящее время промысел угнетён. Большая часть побережья не используется, качественный состав уловов изменился в сторону снижения доли лососёво-сиговых видов рыб.

Не останавливаясь подробно на дальнейшем анализе этой проблемы, отметим, что она детально рассмотрена рядом исследователей (Стасенков, 1995; Зеленков и др., 1995; Отчет СевПИНРО, 2003; Житний, 2007 и др.), указывающих в качестве одной из основных причин нехватку рыбаков и снижение промысловых усилий. Согласно имеющимся данным (Якобсон, 1914) количество рыбаков на участке от дер. Поньгома до устья р. Поной в период перед Первой Мировой войной превышало 9 тыс. человек. В целом на всем побережье Белого моря их было около 30 тысяч (Житний, 2007). В наше время число беломорских рыбаков, участвующих в промысле (без учета любительского лова рыбы), не превышает 2 тыс. человек. Резко сократилось и число орудий лова, используемых на промысле сельди, наваги и других рыб (Стасенков, 1995; Зеленков и др., 1995; Отчет СевПИНРО, 2003; Житний, 2007 и др.).

В целом, проанализировав динамику количества рыбаков на Белом море и изменения числа выставяющихся орудий лова, указанные выше авторы пришли к следующим выводам:

1. Число рыбаков, участвующих в промысле сельди, наваги и других рыб, примерно за 100 лет сократилось в десятки раз.
2. Сходным образом изменилось число используемых орудий лова.
3. Многие промысловые организации (например, рыболовецкие колхозы «Север», «Северный полюс» и другие) из года в год сокращали объем добычи тех или иных объектов или вовсе прекратили его в последнее время по экономическим причинам.

Отмеченные тенденции изменения беломорских промыслов совпадают с демографической и социально-экономической ситуациями в регионе. Всего за 20 лет (с 1950 по 1970 гг.) численность населения поморских деревень сократилась в 3 с лишним раза. В последующие 12 лет она уменьшилась еще на 28% по отношению к численности населения в 1970 г. (Васильев, Куранов, 1985). Многие рыболовецкие фактории, промысловые участки и тони заброшены. Большинство поморских деревень (Кереть, Семжа, Сон-остров и многие другие), существовавшие сотни лет, уже прекратили свое существование или медленно вымирают. В тех деревнях, которые еще как-то держатся, все больше пожилых людей и все меньше детей и молодежи. Из-за отсутствия работы и плохих жилищных и бытовых условий молодые люди перебираются в города, покидая берега Белого моря навсегда или возвращаясь на родину лишь на короткий период во время летних отпусков.

Исправить эту ситуацию можно только с помощью комплексной системы мероприятий, направленных на восстановление запасов и промысла основных объектов, изменения условия работы и быта рыбаков и их семей, повышения закупочных цен на добываемую рыбу, морского зверя и водорослей, развития иных видов местных промыслов и ряда других социально-экономических мер. Все это вместе взятое требует прежде всего коренного изменения отношения не только государства, но и каждого из нас к некогда богатому и процветающему краю, каким было Беломорье всего лишь 100–150 лет назад.

В качестве одной из основных мер, направленных на восстановление уровня беломорских промыслов и создание новых рабочих мест для населения, может быть названо развитие марикультуры различных рыб (сельди, радужной форели, горбуши и, возможно, зубатки и кумжи) и водорослей (прежде всего – ламинарии сахаристой). По-видимому, к этому списку можно будет в дальнейшем добавить и другие объекты, если будут отработаны методы их культивирования, однако пока биотехнология марикультуры разработана (и в той или иной степени апробирована на практике) лишь для названных выше видов.

Все эти вопросы будут вкратце обсуждены в «Заключении» при анализе путей выхода из промысловой депрессии и восстановления промыслового потенциала Белого моря.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные материалы изложены. Настало время подвести итоги и попытаться представить, что нового содержится в книге, что это добавляет к известному ранее и как соотносится с нашими прежними представлениями о Белом море, его биологических ресурсах, продукционных и промысловых возможностях.

Состав животного и растительного мира моря изучен достаточно хорошо, хотя и по сей день обнаруживаются виды, не описанные ранее как элементы его биоты. При этом к их числу относятся как редко встречающиеся и ранее не зарегистрированные виды, так и недавно вселившиеся в Белое море (Горбушин, 1993; Berger, Naumov, 2002; Ильяш и др., 2003; Наумов, Бергер, 2004; Флячинская, Лезин, 2007 и др.).

Для ряда крупных таксонов в составе фитопланктона и криофлоры в последние годы показано, что по числу видов они не уступают таковым в Баренцевом море, однако в целом Белое море значительно беднее по видовому разнообразию макрозоопланктонных и макробентосных организмов, числу видов рыб, морских млекопитающих и птиц. Подтверждением этому положению могут служить данные (табл. 40), взятые из недавно опубликованного списка видов свободноживущих беспозвоночных животных в морях российского сектора Арктики (Sirenko, 2001).

Материалы этой таблицы наглядно демонстрируют обедненность беломорской фауны по сравнению с баренцевоморской, однако при этом было бы неверным на их основании утверждать, что Белое море богаче остальных арктических российских морей по видовому составу. Причина такой осторожности в выводах заключается в том,

что остальные моря на сегодняшний день изучены во флоро-фаунистическом отношении не столь хорошо, как Баренцево и Белое.

Таблица 40

**Число видов свободноживущих беспозвоночных  
в арктических морях России**

(с сокращениями по: Sirenko, 2001)

Море	Число видов
Белое	1817
Баренцево	3245
Карское	1671
Лаптевых	1427
Восточно-Сибирское	1011
Чукотское	1168

Давно утвердившееся представление о фаунистической бедности Белого моря (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Зенкевич, 1963 и др.) длительное время дополнялось выводами о его низкой продуктивности (Зенкевич, 1947, 1963; Ижевский, 1961 и др.). Фаунистическая и промысловая бедность не дифференцировались, хотя они относятся к разным уровням системной организации биологических явлений и должны анализироваться самостоятельно (Кудерский, Скарлато, 1986).

Согласившись с утверждениями о том, что многие географические и экологические факторы, а также их сочетания способствуют флоро-фаунистической обедненности Белого моря, следует признать существование ряда условий, определяющих весьма высокий уровень количественного развития основных биологических элементов и достаточно высокую продукцию экосистем пелагиали и бентали моря. К их числу относятся

- относительная мелководность, хорошее прогревание в течение весеннее–осеннего периода верхних слоев воды,
- достаточно высокое содержание биогенных элементов и их быстрая регенерация,
- высокое содержание кислорода и активные гидродинамические процессы.

При относительно невысоком видовом разнообразии планктон и бентос характеризуются высокими биомассами и плотностями популяций, значительно превосходящими средний уровень аналогичных показателей обилия как Мирового океана в целом, так и других морей не только Арктики, но и бореальной зоны. В связи с этим до сих пор бытующее мнение о «количественной бедности» Белого моря (Зенкевич, 1947, 1963; Эпштейн, 1957, 1963; Ижевский, 1961 и др.), основанное на недостаточно полных и фрагментарных данных, следует считать ошибочным.

Белое море (согласно большинству приведенных ранее показателей уровня трофности) следует причислить к мезотрофным водоемам. Для него характерны высокая продукция бактериопланктона, фитопланктона, криофлоры и фитобентоса, а также значимая аллохтонная составляющая, обусловленная обильным речным стоком. По нашим расчетам суммарная активность этих составляющих процессов первичного продуцирования органического вещества дает за год продукцию, эквивалентную энергетически 3.5-3.6 тыс. ккал под  $1\text{ м}^2$ . Вместе с аллохтонной компонентой, приносящей еще около 100 ккал/ $\text{м}^2$  в год, это создает достаточно мощный источник энергии для таких консументов, как планктонные и бентосные беспозвоночные животные. При этом следует напомнить, что часть энергии они получают и через детритную цепь.

Существенный вклад в эту же копилку энергии вносят дополнительно и растворенные органические вещества, непосредственно абсорбируемые через покровы тела различными моллюсками, полихетами, иглокожими и др. Оценить размеры этой составляющей пока можно лишь очень приблизительно. По имеющимся крайне скудным данным было рассчитано (Andrews, Williams, 1971), что гетеротрофная утилизация растворенного органического вещества обеспечивает морским организмам количество энергии, эквивалентное половине продукции фитопланктона. Если допустить, что эти величины приемлемы и в нашем случае, то окажется, что за счет абсорбции *POB* беломорские бентосные и планктонные организмы получают дополнительно около 340 ккал / $\text{м}^2$ . Возможно, для Белого моря данный источник энергии более или менее значим, но то, что он су-

ществует и функционирует, можно считать установленным (Хлебович и др., 1982).

Таким образом, даже без детритного вклада, для определения которого, к сожалению, пока не хватает данных, для питания зоопланктона и зообентоса может использоваться количество пищи, эквивалентное примерно 4 тыс. ккал /м<sup>2</sup>, из которого за год этими консументами выедается приблизительно пятая часть: 0.8 тыс. ккал /м<sup>2</sup>.

Если соотнести годовую продукцию планктонных и бентосных организмов с их потреблением рыбами (планктонофагами и бентофагами соответственно), то оказывается, что продукция энергии планктонных и бентосных организмов и ее утилизация указанными консументами не сбалансированы: продукция превосходит потребление примерно на два порядка.

Исходя из этого, можно заключить, что нынешние запасы рыб не только не лимитированы количеством пищи, но и могут быть больше приблизительно на порядок. Следовательно, современная промысловая бедность Белого моря обусловлена не его исходной низкой продуктивностью, как принято считать, а иными причинами.

Подтверждением этого положения может служить сопоставление данных о максимальных и нынешних объемах промысла. Как следует из материалов, приведенных в табл. 38 (см. гл. 7), максимальная добыча разных объектов, зарегистрированная в разное время в течение XIX–XX столетий, давала в год около 12 тыс. т (влажная масса) водорослей, 40 тыс. т рыбы и до 500 тыс. голов морских млекопитающих. В последние 5–10 лет в Белом море за год добывается 2–3 тыс. т водорослей, около 2.5 тыс. т рыбы и не более 50 тыс. голов морских млекопитающих (гренландского тюленя и кольчатой нерпы). Следовательно, беломорские промыслы в наше время сократились по сравнению с максимальным уровнем в 5 (водоросли), 17–20 (рыбы) и 10 раз (морские млекопитающие). При этом наиболее значительное падение добычи произошло в отношении сельди (почти в 50 раз), семги (16 раз) и гренландского тюленя (12 раз).

Как показывает анализ данных о многолетней динамике добычи макрофитов, рыб и морских млекопитающих, соотнесенных с соответствующими изменениями запасов этих объектов, основные причины нынешней депрессии

промыслов обусловлены рядом причин (Житний, 2007). Среди них наиболее значимы «перелов» и нарушения процессов воспроизводства ряда рыб (сельдь, семга, сиг и др.), обусловленные прежде всего неблагоприятной обстановкой на нерестилищах, преградами (плотины гидроэлектростанций, завалы из бревен и т.п.) на пути нерестовых миграций проходных и полупроходных рыб и нарушениями размерно-возрастной и половой структуры промысловых популяций за счет преимущественного вылова нерестовых рыб.

Вместе с естественными причинами (например, гибелью зостеры в 1960 г.) это создало общее максимально неблагоприятное сочетание воздействий на промысловые ресурсы Белого моря, приведших к затянувшейся, очень значительной депрессии промыслов. В последнее время по ряду показателей (постепенное восстановление запасов зостеры, наметившийся рост запасов сельди, резкий рост обилия трехиглой колюшки, частичная и/или полная нормализация состояния популяций макрофитов, гренландского тюленя и др.) можно констатировать некоторый реальный, хотя еще и не очень значительный рост промыслового потенциала Белого моря.

На этом фоне особенно настораживает тот факт, что в течение последних лет ежегодная добыча практически всех объектов беломорских промыслов была в несколько раз меньше ОДУ (см. гл. 7, табл. 40). Даже навагу, запасы которой остаются относительно стабильными более 100 лет, промыслили в количестве, равном примерно 50% от выделенных квот вылова. Недостаточно используются и запасы большинства видов «второстепенных» рыб прибрежной зоны моря (Отчет СевПИПРО, 2003; Житний, 2007).

Недоиспользование квот вылова обусловлено резким сокращением промысловых усилий из-за ряда социально-экономических причин:

1. Сокращение поморского населения в деревнях и поселках на побережье Белого моря, которое привело значительному уменьшению числа не только рыбаков, но используемых орудий лова.
2. Отсутствие или слабое развитие соответствующей инфраструктуры (дороги, транспортные средства, школы, магазины, больницы, пункты хранения и переработки сырья), неустроенность быта рыбаков

и их семей, отсутствие занятости в свободное от промысла время у рыбаков и всего поморского населения.

3. Низкие закупочные цены на основные виды промысловой продукции и чрезмерно высокие цены на горюче-смазочные материалы, орудия лова, оборудование и транспортные средства (автомобили, снегоходы и др.), аренду вертолетов, приобретение промысловых судов.

Полностью осваивать ОДУ с такой промысловой нагрузкой, какая складывается во всех районах Белого моря, невозможно. Изменить положение можно лишь путем увеличения промысловых усилий за счет вовлечения в промысел значительно большего числа рыбохозяйственных организаций и частных лиц.

Сокращение промыслов рыболовецкими колхозами, единично еще оставшимися на Белом море, частично компенсируется в наши дни лицензионным ловом, который осуществляется частными лицами, однако его масштабы, объем и состав добываемых объектов и пути реализации продукции не могут быть проанализированы из-за отсутствия необходимой информации.

Наглядной иллюстрацией к сказанному выше могут служить результаты недавнего обследования жизни поморов в 30 сельских населенных пунктах Республики Карелия, Мурманской и Архангельской областей (Плюснин, 1997). В этом аналитическом обзоре показано, что почти все виды промыслов – частное дело людей, но необходимый компонент их жизнеобеспечения. Цена лицензий непомерно высока: реально никто не может оплатить такое число лицензий, которые бы в достаточной степени обеспечили потребности семьи. В результате всем жителям приходится быть браконьерами – кому в большей, а кому в меньшей степени. Это обстоятельство искажает результаты опроса населения о видах промыслов и объеме добычи: приводимые респондентами данные сильно занижены. По видимому, реально промыслы всех видов составляют более трети доходов поморской семьи.

Основной вид промыслов – лов рыбы в прибрежной зоне. Соленая рыба – главный источник пищи зимой для многих семей. В тех селах, где есть транспортная связь с

железной дорогой, с республиканскими автодорогами, – это еще и очень важный источник денежных доходов от продажи рыбы, особенно семги, кумжи и сига.

Сбор водорослей уже в начале 90-х годов прошлого столетия перестал быть прибыльным по разным причинам. За предшествующий период люди привыкли к тому, что, проработав напряженно всей семьей в течение 1–2 летних месяцев, они обеспечивали себя деньгами на год. Сейчас они вынуждены переориентироваться на сбор ягод, грибов и лекарственных растений.

Охота, по отзывам респондентов, составляет очень малую долю бюджета домашних хозяйств, хотя для многих семей это, по-видимому, – важный источник мяса. Морской зверовой промысел и различные виды кустарного производства практически отсутствуют. Даже шитье карбасов оказывается сейчас крайне редким: во всех опрошенных селах было указано только на 2 человек, которые изредка шьют лодки.

На этом фоне резким контрастом выглядит ситуация на северо-востоке Норвегии (Финмаркен). Этот район сходен по природным условиям с Белым морем. Здесь на участке береговой линии протяженностью 460 км функционируют 1917 промысловых участков (около 4 участков на 1 км). Общий улов рыбы в стране за период с 1910 по 1982 гг. вырос в 5 раз (Бьеркнесс, Вог, 1981).

Неполное использование водных биоресурсов – не только беломорская, но общероссийская проблема. В докладе, прочитанном 1 декабря 2005 г. и размещенном в Интернете на сайте правительства России, министр сельского хозяйства А. В. Гордеев отметил следующие факты:

- К середине 80-х годов XX века ежегодные уловы рыбы и других рыбных продуктов в нашей стране достигали 11.4 млн.т. По уловам мы занимали поочередно вместе с Японией то первое, то второе место среди других стран. При этом потребление рыбных продуктов на душу населения достигало 22 кг в год.
- В начале 90-х годов вылов начал падать, и в наши дни опустился до уровня 60-х годов прошлого века. Душевое ежегодное потребление составляет 10.5 кг, что в 2 раза ниже рекомендованной нормы.

По мнению докладчика причины такой ситуации заключаются в следующем:

- 1) низкая экономическая эффективность хозяйствующих субъектов отрасли и недостаточная эффективность контроля государства за использованием водных биоресурсов;
- 2) дисбаланс между установленными объемами вылова и производственными мощностями их изъятия, высокая степень износа основных производственных фондов (главным образом флота: 65% судов эксплуатируются сверх нормативного срока);
- 3) низкое финансовое и техническое обеспечение рыбохозяйственной науки;
- 4) не отвечающая современным требованиям система регулирования водных биоресурсов, их промысла и оборота продукции. Из общего объема ОДУ (3.4 млн. т), осваивается только 2.5 млн.т, т.е. 60%. Полностью осваивается ОДУ только по 35 видам наиболее ценных объектов из 250. Общий недолов водных биоресурсов составляет в водах РФ ежегодно около 1.5 млн. т;
- 5) слабое развитие аквакультуры в России на фоне высокой динамики ее роста в мире.

Очевидно, что большинство причин низкого уровня промыслов во всей России, названных А. В. Гордеевым и в той или иной степени подтверждаемых другими авторами при анализе состояния российского рыболовства (Дворянков, 2000), соответствуют ситуации на Белом море.

К сказанному трудно что-то добавить. Несомненно, что без принятия соответствующих контрмер противостоять указанным демографическим и социально-экономическим тенденциям не удастся. Без существенного увеличения объема материальных и финансовых вложений невозможны не только устранение сложившейся ситуации, но даже ее частичное улучшение.

Весьма значимую роль в восстановлении запаса важнейших промысловых объектов и повышении уровня промысловой продукции Белого моря должна сыграть оптимизация условий воспроизводства этих организмов. Еще од-

ним крайне важным и эффективным направлением в рыбохозяйственной деятельности может и должно стать развитие марикультуры.

Аквакультура быстро развивается во всем мире (Мамонтов, 2003; Котенев и др., 2005; Шилин, Саранчова, 2005; Алексеев, 2006; Алексеев и др., 2006). По данным ФАО (рис. 30) в 2003 г. было выращено 42.3 млн.т гидробионтов на сумму около 61 млрд. долларов США. Наиболее значима аквакультура Китая, где в 2003 г. было произведено 30 млн. т продукции, более половины которой приходилось на марикультуру. В России в этом же году за счет аквакультуры получено всего около 100 тыс. т продукции (в основном пресноводной рыбы), хотя по экспертной оценке (Н.К.Воробьева, В.В. Макаров, П.А. Моисеев и др.) потенциальные возможности марикультуры в нашей стране составляют от 1.5 до 2 млн. т в год.

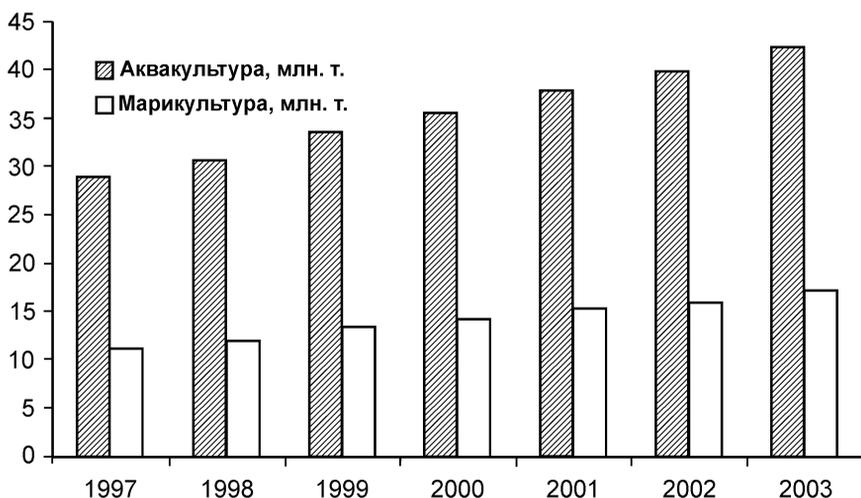


Рис. 30. Мировая продукция (без водных растений) аквакультуры (по: Алексеев и др., 2006)

В нашей стране развитию аквакультуры стали уделять внимание, начиная лишь со второй половины прошлого столетия. При этом основные работы были связаны с выращиванием карпов, форели и других рыб в пресных водоемах. Теоретические и прикладные аспекты марикультуры начали разрабатываться позже. В этом участвовали не только институты рыбной отрасли, но и академические учреждения и университеты. Работы велись преимущест-

венно на Черном море, морях Дальнего Востока и на Белом море, которое стало одним из основных водоемов, где во второй половине прошлого столетия интенсивно развивалась марикультура различных гидробионтов. Эти работы на первых порах вызвали скептическое отношение из-за полярного положения моря и незначительных уловов. В результате выполнения Государственной научно-технической программы (раздел «Проект «Белое море», которым руководил директор Зоологического института АН СССР академик АН СССР О.А. Скарлато) было показано, что марикультура – наиболее эффективный путь восстановления промыслового потенциала Белого моря. В числе наиболее перспективных для культивирования были названы ламинария сахаристая, мидия съедобная, радужная форель, беломорская сельдь, зубатка, треска, кумжа, ледовитоморский сиг и акклиматизированная в Белом море дальневосточная горбуша.

Не ставя перед собой задачи подробно описать результаты культивирования перечисленных объектов, останавливаюсь на них лишь в самых общих чертах. Желающие получить дополнительную информацию найдут ее в тех работах, на которые ниже будут даны соответствующие ссылки.

### **Мидия**

Мидию культивируют во многих странах (Скарлато и др., 1985). Общее количество мидий, выращиваемых за год, достигает по данным FAO около 1.5 млн. т сырца (Кулаковский, 2000). Научные основы культивирования мидий в Белом море были заложены исследованиями сотрудников Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (Кулаковский, Кунин, 1983; Скарлато и др., 1985; Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003), а их апробация и внедрение в практику осуществлялись в процессе организации плантаций по выращиванию мидий сначала ВРПО «Севрыба» под руководством М.И. Каргина, а позже – Беломорской базой гослова (Житний, 2007).

Разработанная биотехнология позволила не только успешно выращивать мидий на подвесных субстратах круглогодично, включая зиму, когда море покрыто льдом, но и эффективно бороться с хищниками – морскими звез-

дами. Культивируемые в толще воды мидии, в отличие от литоральных, быстро росли (Кулаковский, 2000) и были практически не заражены паразитами (Кулачкова, 1985). Первая плантация было организована в губе Чупа Канда-лакшского залива. За 4 года с площади 1 га получено около 300 т товарной мидии. Показано, что при благоприятных условиях выращивание мидий до товарного размера (длина 50 мм) можно сократить до 3 лет. На основании изучения океанологических условий в шхерном районе Кандалакшского залива были выбраны акватории (Сон-остров, губа Никольская, пролив Оборина Салма и губа Подволочье), где организовали мидиевые хозяйства общей площадью 32 га. Предприятиями ВРПО «Севрыба» была разработана технология постройки плотов-носителей, подобраны соответствующие материалы, выпущены опытные партии консервов «Мидия копченая в масле», «Мидия натуральная», производилось варено-мороженое мясо, налажена переработка раковин на известковую муку для птицефабрик. Дочернее предприятия института Гипрорыбфлот (фирма «ЭКОС») разработало технологию и производство из мидий гидролизата, прошедшего испытания в Институте им. Пастера и признанного эффективным противовирусным препаратом. Для получения гидролизата выращивание мидий можно сократить вдвое.

Сейчас, несмотря на огромную проделанную работу и прекрасные результаты, плантации ликвидированы, и культивирование мидий прекращено практически полностью. Только в Сон-острове осталось небольшое хозяйство, площадью около 2 га. В 2007 г. оно перешло во владение частной фирмы, которая собирается не только возродить плантацию по культивированию мидий, но и увеличить общий объем их выращивания в Белом море.

## **Сельдь**

В 1960 г., как уже неоднократно отмечалось, в Белом море произошла массовая гибель морской травы зостеры, густые заросли которой располагались чуть ниже нуля глубин вдоль Карельского и Поморского берегов (Гемп, Паленичко, 1956; Гемп, 1962; Колеватова, 1963). После гибели зостеры беломорская сельдь стала откладывать икру на литоральные во-

доросли (фукоиды), где она в массе гибла. Гибель икры достигала в ряде случаев почти 100%. В этой ситуации было необходимо разработать рыбоводные мероприятия по восстановлению эффективности процессов воспроизводства сельди, предложив подходящие искусственные субстраты, на которые бы сельдь откладывала икру.

Первые попытки, давшие хорошие результаты, заключались в использовании елового лапника в качестве нерестового субстрата (Кауфман, Русанова, 1965), однако метод имел существенный недостаток: вырубку ели и трудоемкость постановки нерестилиц.

Спустя 10 лет другими сотрудниками Беломорской биологической станции Зоологического института РАН и ПИНРО (Иванченко, 1975, 1983; Душкина и др., 1981; Зеленков, Иванченко, 1987; Иванченко, Похилюк, 1995) были разработаны и в течение 30 с лишним лет успешно апробированы искусственные нерестилища для беломорской сельди, изготовленные из мелкоячеистой капроновой дели. Они значительно повышали эффективность воспроизводства этой основной беломорской промысловой рыбы. Икра сельди, отложенная на такой искусственный субстрат, находящийся в толще воды и не обсыхающий в отлив, выживала на 95–98% (Лукин, 1987; Иванченко, Похилюк, 1995; Трошков, Фролов, 1998). Такие работы проводили в губах Чупа и Палкина (Кандалакшский залив), а также в районе Кий-острова (Онежский залив). Как показали контрольные обловы, концентрации личинок сельди в этих районах были значительно повышены.

Искусственные нерестилища с успехом использовались не только на Белом море, но и в Охотском море (Бееенко, Богаткин, 1985), однако, несмотря на их высокую эффективность, последние 20 лет искусственные нерестилища в Белом море не выставляются, а наметившуюся тенденцию постепенного увеличения запаса сельди следует отнести на счет естественного восстановления зарослей зостеры (Вехов, 1995), а не рыбоводных мероприятий.

## **Радужная форель**

Товарное выращивание радужной форели (туводная форма), известной также под названием *стальноголового лосося* (проходная форма), или *микижи*, развито в разных

странах Северной Америки, Австралии, Азии, Европы и в Новой Зеландии. Оно имеет продолжительную историю. Форель долгое время выращивали только в пресных водоемах. Культивирование этих рыб в морских садках началось относительно недавно.

На Белом море оно было начато в 1983–1985 гг. сотрудниками ПИНРО (Воробьева и др., 1985). Позже этими работами занялись СевПИНРО, Петрозаводский государственный университет (вместе с норвежским институтом «Акваплан–Нива») и хозяйствующие структуры в разных районах Белого моря: в губах Чупа, Палкина и на Сон-острове (Кандалакшский залив), а также в Унской губе (Двинский залив) и Кемьском районе Карелии (Воробьева, Альтов, 1987; Альтов, 1990; Воробьева, Лазарева, 1997, 2005; Кулида и др., 1998; Воробьева, 2002). При выращивании в морских садках использовался отечественный посадочный материал массой от 100 до 230 г. Результаты культивирования форели были различны в разных местах в зависимости от условий выращивания, качества кормов и посадочного материала. Один из лучших результатов дало выращивание форели у мыса Картеш (губа Чупа) с мая по октябрь 1996 г. Навеска товарной рыбы достигала 1.3–1.5 кг (Akvarplan-niva report, 1997).

Развитие товарного форелеводства в Белом море лимитируется отсутствием достаточно продуктивного маточного стада и полноценных отечественных кормов.

## **Ламинария**

В России культивирование ламинариевых водорослей осуществлялось в Японском, Баренцевом и Белом морях. На Белом море опытное хозяйство по выращиванию ламинарии площадью около 2 га функционировало в районе Соловецких островов, где была отработана биотехнология культивирования ламинарии сахаристой, являющаяся приоритетом России (Макаров, 1982; Блинова, Макаров, 1987). В результате полного цикла выращивания в течение 2 лет выход продукции составил около 70 т сырца с 1 га.

Результаты этих работ показали, что развитие марикультуры ламинарии сахаристой на искусственных субстратах может со временем сократить использование есте-

ственных зарослей. При этом, однако, следует отметить, что, несмотря на простоту технологии и отсутствие больших затрат, этот метод выращивания ламинарии не используется промышленностью.

## **Горбуша**

Попытки акклиматизации горбуши в различные регионы северной Атлантики предпринимались еще в начале XX столетия, но они не дали положительных результатов (Davidson, Hutchinson, 1938; Hutchinson, Dymond, 1940; Bigelov, Schreder, 1953; Lear, 1980).

Идея о вселении в Белое море горбуши принадлежит, по-видимому, академику К.М. Бэру, как об этом пишет в своей монографии А.Ф. Карпевич (1975). Впоследствии акклиматизация горбуши была обоснована В.В. Кузнецовым (1953), показавшим, что виды с коротким жизненным циклом имеют в Белом море существенные преимущества и отличаются повышенным темпом роста и более высокой плодовитостью.

Решение о начале работ по интродукции дальневосточных лососей в Белое море было принято Минрыбпромом СССР еще в 1956 г. Массовые перевозки икры (на стадии пигментации глаз) сначала кеты, а затем и горбуши осуществлялись преимущественно из южных частей естественного ареала этих видов. После инкубации икры на рыбзаводах личинок выпускали в количестве от 6 до 36 млн. экз. в год (Азбелев, 1960; Азбелев, Яковенко, 1963), однако многие годы возврат производителей был очень мал, и устойчивые местные стада не удавалось создать в основном из-за чрезвычайно низкой эффективности естественного воспроизводства горбуши в беломорских реках (Комышная, 1979; Комышная, Смирнов, 1981).

В 1985 г. на беломорские рыболовные заводы была доставлена небольшая партия икры горбуши «нечетной линии» из Магаданской области, а в 1998 г. оттуда же было завезено немного икры горбуши «четной линии». После этого в течение 10 лет наблюдались устойчивые подходы горбуши «нечетной линии», несмотря на отсутствие подпитки икрой из нативного ареала. В отдельные годы учетные уловы достигали 900–960 т, а неучтенные были значитель-

но выше (Яковенко, 1995; Житный, 2007 и др.). Выполненные исследования свидетельствуют об идущем процессе натурализации и формировании в Белом море ранненерестующего стада горбуши. Популяция горбуши «четной линии» пока не сформировалась. В настоящее время рыбы этой линии характеризуются существенными генетическими изменениями по сравнению с донорской популяцией и отличаются от особей «нечетной» линии (Гордеева, Салменкова, 2001).

Численность стада «нечетной линии» горбуши, дававшего высокие уловы, поддерживалась в основном за счет инкубации икры от местных производителей на беломорских рыбоводных заводах. Все эти работы практически прекращены. Для завершения процесса натурализации горбуши необходимо (Алексеев и др., 2004; Дорофеева и др., 2005) возобновить инкубацию икры на рыбоводных заводах; обеспечить пропуск производителей горбуши на нерестилища, регулируя их численность в соответствии с приемной мощностью нерестилищ в конкретной реке; завозить икру «четной» линии из Магаданской области; организовать мониторинговые исследования взаимоотношений горбуши с аборигенными видами (семгой, кумжей и др.); использовать модульные технологии МГУ для воспроизводства горбуши в беломорских реках; придать юридический статус беломорской горбуше. Для координации работ по ее акклиматизации и рациональному использованию запаса необходимо создать ассоциацию «Горбуша».

### **Другие виды рыб**

Наряду с рыбами, указанными выше, существенную роль в жизни поморского населения играют такие виды, как треска, зубатка, кумжа, сиг и др. В последние десятилетия разработаны и успешно апробированы технология бикультуры мидии и зубатки, а также технология искусственного воспроизводства и выращивания ряда рыб (кумжи, зубатки и др.), в том числе и с помощью специальных модулей, которые целесообразно внедрить в практику мариккультуры на Белом море (Павлов, Новиков, 1986; Кулида и др., 2001, 2005; Воробьева, Лазарева, 2005 и др.).

Развитие марикультуры в любом регионе вообще и на Белом море, в частности, требует комплексного подхода (Скарлато, Алексеев, 1983; Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003; Алимов и др., 2005; Алексеев и др., 2006; Житний, 2007), заключающегося не только в финансировании, но и в дальнейшей разработке теории марикультуры и совершенствовании соответствующих биотехнологий выращивания. Необходимы существенные усилия по подготовке кадров, созданию специального оборудования, налаживанию переработки и сбыта получаемой продукции и др. При этом необходимо также подчеркнуть, что в условиях столь своеобразного водоема, каким является Белое море с его исторически сложившимися связями в экосистемах, необходима особая осторожность в проведении любых мероприятий, направленных на преобразование и восполнение биологических ресурсов, повышение промыслового потенциала моря. Многие вопросы, стоящие перед научными и рыбохозяйственными организациями, до сих пор весьма далеки от своего решения.

Так, например, мы очень мало знаем о том, каковы воздействия хозяйств по марикультуре мидий, радужной форели и других гидробионтов на окружающие экосистемы? В попытках ответить на этот вопрос сделаны только первые шаги (Кулаковский, 2000; Иванов, 2006; Примаков и др., 2006). До сих пор неизвестно, как определить «емкость» моря, установить, сколько и каких объектов можно в нем культивировать без того, чтобы не нанести ущерб беломорским экосистемам и не нарушить взаимоотношения, сложившиеся как внутри, так и между ними. Нет ясности и с эффектом, который дает интродукция в Белое море дальневосточной горбуши (Зубченко и др., 2004). Необходимо, в частности, разобраться с вопросом о взаимоотношениях вселенца с ценным аборигенным видом, каким является атлантический лосось (семга). Не приведут ли проводимые мероприятия к ухудшению ситуации с воспроизводством семги в реках беломорского бассейна? Последнее (воспроизводство семги) и без того находится в весьма плачевном состоянии.

В целом комплекс мероприятий с учетом имеющихся биологических обоснований и проверенных на практике рыбохозяйственных биотехнологий, направленных на по-

вышение промысловой продуктивности и рациональный промысел, можно представить следующим образом:

- рациональная эксплуатация запасов промысловых объектов;
- проведение мероприятий по восстановлению уровня воспроизводства ценных промысловых объектов путем охраны нерестилищ и мест нагула личинок и молоди, их очистки, устранению препятствий на пути нерестовых миграций промысловых рыб, созданию и использованию искусственных нерестовых субстратов и нерестилищ;
- строительство новых и модернизация старых рыбободных заводов;
- развитие марикультуры водорослей, рыб и беспозвоночных животных;
- совершенствование законодательства, правовых, экономических и социальных отношений, направленное на восстановление промыслов и возврат местного населения на берега Белого моря.

Все мероприятия по восстановлению промыслового потенциала Белого моря будут успешными только при тесном контакте с научными организациями и проведении следующих исследований: мониторинг состояния среды; выяснение основ рациональной эксплуатации биоресурсов и развития марикультуры; оптимизация процессов искусственного воспроизводства лососевых рыб с целью восстановления численности естественных популяций; разработка научных основ создания полифункциональных комплексов аквакультуры (например, зубатка–мидия и треска–ламинария), адаптированных к конкретным океанографическим условиям.

Белое море сегодня осталось единственным морем, полностью принадлежащим России. Несмотря на свои небольшие размеры, оно находится в ведении трех субъектов федерации, которые до сих пор никакой созидательной активности применительно к биоресурсам Белого моря не проявляют. Основная организационная и финансовая роль (хотя бы на первых этапах) в развитии марикультуры на Белом море должна принадлежать недавно вновь созданному Комитету по рыбному хозяйству, который в состоянии привлечь к этому научные организации, местные ад-

министрации и население. Хочется верить, что намечающийся (пока, правда, только на словах) интерес руководства страны к развитию аквакультуры (доклад министра сельского хозяйства А.В.Гордеева 1 декабря 2005 г., выступление первого вице-преьера Правительства РФ Д.А. Медведева при посещении о. Сахалина летом 2006 г.) может возрождению марикультуры на Белом море.

Однако до сих пор все перечисленные разработки и их внедрение в практику рыбохозяйственных мероприятий ведутся в основном на голом энтузиазме. Они тормозятся (если не сказать – блокируются) нынешней экономической ситуацией, не способствующей внедрению новых технологий, развитию различных форм малого бизнеса и возврату населения на берега Белого моря. С ведома правительства закрываются научные программы (как, например, проект «Белое море»), сокращаются научные кадры и уменьшается и без того мизерное финансирование научных исследований.

Если отношение не изменится (не на словах, а на деле), то не только отдельные деревни, но и все Белое море так и останется «неперспективным», а мы будем по-прежнему прикрываться успокаивающими совесть ложными представлениями о его исходной низкой продуктивности и низком промысловом потенциале.

Выход надо искать не в шумной компании по штурму очередной высоты: достичь этой вершины труднее, чем взойти на Эверест или опуститься на дно Северного Ледовитого океана. В данном случае требуются значительные средства и многолетние комплексные усилия по изменению всей ситуации на Белом море: экологической, демографической и экономической, и начинать надо с изменения отношения к природе, с образования наших детей и внуков, которым жить после нас. Может быть, тогда кому-нибудь из наших потомков все-таки удастся полакомиться деликатесной беломорской сельдью и отведать беломорской семги, а не покупать в супермаркете рыбу, выращенную в Норвегии, в морских садках.

Завершая, приведу слова поморов о жизни на Белом море. Эта цитата заимствована из замечательной книги С. В. Максимова « Год на Севере » (с. 22), впервые изданной более 100 лет назад:

*«К морю сели близко, хлебушко не родится.  
Что в море упроемыслим, то и наше...»*

Сначала я планировал использовать эти слова в качестве эпиграфа, но потом решил, что они больше подойдут к послесловию.

Хочется верить, что все написанное заставит хоть кого-то из прочитавших книгу задуматься о том, а что же мы завтра «в море упроемыслим», если не будем ничего делать, спокойно наблюдая за тем, как из года в год сокращаются беломорские промыслы и умирают «неперспективные» по-морские деревни?

## ЛИТЕРАТУРА

- Абаев В. Ю.* Влияние культивируемых мидий на экосистемы Анапского шельфа Черного моря: Автореф. канд. дис. – Краснодар, 2001. 18 с. (Цит. По: Иванов, 2006).
- Агатова А.И., Дафнер Е.В., Торгунова Н.И.* Биохимический состав органического вещества в водах Белого моря и скорости регенерации биогенных элементов в летний период // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. – М.: ВНИРО, 1994. С. 53–76.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Кирпичев К.Б.* Органическое вещество донных осадков Кандалакшского залива Белого моря // Геохимия. 2002. № 7. С. 734–741.
- Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.* Органическое вещество в водах высоких широт Баренцева и Норвежского морей // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. – М.: Научный мир, 2001. С. 205–220.
- Агатова А.И., Торгунова Н.И.* Количество и биохимический состав органического вещества в воде Кандалакшского залива Белого моря // Океанология, 1998. Т. 38. № 5. С. 673–677.
- Азбелев В.В.* О научно-исследовательских работах по повышению акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей // Научно-технический бюллетень ПИНРО. 1960. № 4 (14). С. 15–19.
- Азбелев В.В., Яковенко М.Я.* Материалы по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей // Труды ПИНРО, 1963. Вып.15. С. 7–26.
- Алев В.Р.* Поездки на реки Мезень и Кулой с Сояной в 1913 г. // Материалы по познанию русского рыболовства. – Петроград, 1916. Т. 5. 51 с.
- Алексеев А.П.* Мировое рыболовство и аквакультура в конце XX – начале XXI века // IX Съезд Гидробиол. о-ва РАН. – Тольятти: Изд-во Самарского НЦ РАН. 2006, Т. 1. С. 11–13.
- Алексеев А.П., Бергер В.Я., Никоноров С.И.* Перспективные направления развития марикультуры на Белом море // Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов. Первая международная конференция. М.: ВНИРО, 2006. С. 95–98.

- Алексеев А.П., Дорофеева Е.А., Кулачкова В.Г., Никоноров С.И. Горбуша в Белом море: проблема ждет решения // Сб. материалов VII междунар. конфер. «Акватерра». – СПб, 2004. С. 45–149.
- Алексеева Я.И. Беломорское рыболовство с конца XVIII в. по 1920-е годы // Всерос. науч. конфер. «Исторический опыт научно-промысловых исследований в России». – М.: ВНИРО, 2002. С. 22–25.
- Альтов А.В. Садковое выращивание форели в Белом море и перспективы его развития // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1990. С. 8–9.
- Алимов А.Ф. Исследование биотических балансов экосистем пресноводных водоемов в СССР // Гидробиол. журн., 1987. Т. 23. № 2. С. 3–9.
- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Наука, 1989. 152 с.
- Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26. № 4. С. 3–12.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Алимов А.Ф. Продукционная гидробиология и функционирование экосистем // Новые идеи в океанологии. – М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 264–279.
- Алимов А.Ф., Алексеев А.П., Бергер В.Я., Кулачкова В.Г. Итоги и направления исследований Белого моря в 2002 – 2004 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 2005. С. 14–26.
- Алтухов К.А. Биология ранних стадий развития кандалакшской сельди // Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1957. С. 185–226.
- Алтухов К.А. К биологии размножения мойвы *Mallotus vilosus* (Muller) в Белом море // Вопросы ихтиологии, 1977. Вып. 3 (104). С. 469–475.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедьяров Ф.Б., Надежин В.М., Новиков П.И., Паленичко З.Г. Рыбы Белого моря. – Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1958. 162 с.
- Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Андрияшев А.П. Некоторые добавления к системе вертикального зональности морской донной фауны // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л.: Наука, 1974. С. 6–7.
- Антипова Т.В. Распределение биомассы бентоса Баренцева моря // Труды ПИНРО, 1975. Вып.35. С.121–124.
- Антипова Т.В., Герасимова О.В., Слонова С.А. Распределение зоопланктона Белого моря и его роль в питании промысловых рыб // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 78–80.
- Аронович Т.М., Дорошев С.И., Спекторова Л.В. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. – Мурманск: ПИНРО, 1974. С. 9–11.

- Аржанова Н.В., Грузевич А.К., Сапожников В.В. Гидрохимические условия в Белом море летом 1991 г. // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. – М.: ВНИРО, 1994. С. 25–52.
- Арсеньев В.А. Атлас морских млекопитающих СССР. – М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.
- Артемова К.Ф. Об элементарных популяциях беломорской сельди // Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1975. С. 92–94.
- Артемова К.Ф., Карнов А.К. Оценка сходства беломорской и баренцево-морской трески по данным биохимической генетики // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 203–204.
- Бабаян В.К. Стратегия управления рыболовством с помощью ОДУ // Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов. Первая международная конференция. – М.: ВНИРО, 2006. С. 39–41.
- Бабков А.И. Краткая гидрологическая характеристика Губы Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. – Л.: ЗИН АН СССР, 1982. Т. 27 (35). С. 3–16.
- Бабков А.И. Гидрология Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. 96 с.
- Бабков А.И., Голиков А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 103 с.
- Бабков А.И., Прыгункова Р.В. Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л.: Наука, 1974. С. 99–100.
- Байтаз О.Н. Сравнительная характеристика количественных и продукционных показателей бактериопланктона губы Дальнеземецкой и юго-восточной части Баренцева моря // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. – М.: Наука, 1990. С. 78–87.
- Барсуков В.В. Беломорская зубатка (*Anarchichas lupus maris-albi* Barsukov) // Вопросы ихтиологии, 1956. Вып. 6. С. 129–135.
- Беенко Ю.К., Богаткин Ю.Н. Выживание эмбрионов охотоморской сельди *Clupea pallasii pallasii* (Val.) на искусственных нерестилищах // Сельдевые северной части Тихого океана. – Владивосток, 1985. С. 30–39.
- Бек Т.А. Прибрежная зона в экосистеме Белого моря // Журн. общей биологии, 1990 а. Т.51. №1. С. 116–124.
- Бек Т.А. Трофическая структура прибрежного сообщества Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря. – М., 1990 б. С. 55–70.
- Бек Т.А., Глазов Д.М. Формирование выбросов макрофитов на литорали полуострова Киндо // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 57–58.
- Бек Т.А., Колбасов Г.А., Соколов К.В. Экосистема Белого моря, как связка массопотоков суша/океан // Вековые изменения морских экосистем Арктики. Климат, морской перигляциал, биопродуктивность. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 26–28.

- Беклемишев К.В., Валовая Н.А., Иванова В.Л., Майер Е.М., Пантюлин А.Н., Семенова Н.Л., Сергеева О.М. Новые представления об океанологической и биологической структуре Белого моря // Докл. АН СССР, 1975. Т. 224. №1. С. 209–211.
- Беклемишев К.В., Пантюлин А.Н., Семенова Н.Л. Биологическая структура Белого моря. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря // Труды Беломор. биол. станции МГУ, 1980а. Т. 5. С. 20–28.
- Беклемишев К.В., Семенова Н.Л., Малютин О.И. Факторы, определяющие биологическую структуру Белого моря // Биология моря, 1980б. № 1. С. 8–20.
- Белая Т.И., Федоров В.Д. Гидробиологические и гидрохимические особенности Белого моря как условия, определяющие уровень его первичной продукции // Комплексные исследования природы океана. – М., 1972. Вып. 3. С. 184–211.
- Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1, 2. 500 с.
- Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. – Л.: Наука, 1986. 214 с.
- Бергер В.Я. Продукционный потенциал и промысловая бедность Белого моря // 30 лет МБС СПбГУ: итоги и перспективы. – СПб.: СПбГУ, 2005. С. 7–24.
- Бергер В.Я. Белое море: современное состояние экосистем и пути рационального использования биологических ресурсов // 9-я Международ. конф. «Акватерра». – СПб., 2006 а. С. 64–67.
- Бергер В.Я. Продуктивность и промысловые возможности Белого моря // Матер. X научн. конф. Беломорской биологической станции МГУ. – М.: «Гриф и К», 2006 б. С. 27.
- Бергер В.Я. Продуктивность и промысловая бедность Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 95–98
- Бергер В.Я., Брызгин В.Ф., Наумов А.Д. Китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* - новый элемент фауны Восточной Фенноскандии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. – Петрозаводск, 1999. С. 20.
- Бергер В.Я., Галкина В.Н., Примаков И.М. 2007. Продуктивность планктона Белого моря // Сборник научн. трудов ГосНИОРХ. – СПб., 2007. Вып. 337. С. 600–609.
- Бергер В.Я., Наумов А. Д. Рассказы о Белом море. – Петрозаводск: Карелия, 1992. 130 с.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д. История освоения и изучения Белого моря // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 7–40.
- Бергер В.Я., Наумов А.Д., Лоренц Г.К., Лукин Л.Р. Физико-географическая характеристика Белого моря // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 47–51.

- Бергер В.Я., Наумов А.Д., Сухотин А.А.* Заключение // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995 а. Ч. 2. С. 207–215.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д., Сухотин А. А.* Энергетический баланс беломорских экосистем // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995 б. С. 13–15.
- Бергер В.Я., Примаков И.М.* Оценка уровня первичного продуцирования в Белом море // Биология моря, 2007. Т.33. № 1. С.54–58.
- Бергер В.Я., Примаков И.М., Усов Н.В., Кутчева И.П.* Мониторинг пелагиали в губе Чупа Белого моря // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов Российских морей северо-европейского бассейна. – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2004. Вып. 1. Гл. 7. С. 215–222.
- Бианки В.В.* Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // Труды Кандалакшского госуд. заповедника, 1967. Вып. 6. С. 1–365.
- Бианки В.В.* Птицы // Океанологические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. – Мурманск: ПИНРО, 1991. С. 191–201.
- Бианки В.В., Бойко Н.С.* Воронья губа – биологический полигон // II Междунар. семинар «Рациональное использование прибрежной зоны Северных морей». – Кандалакша. Матер. докл. – СПб.: Изд-во РГМИ, 1998. С. 35–42.
- Бианки В.В., Бойко Н.С., Нинбург Е.А., Шкляревич Г.А.* Питание обыкновенной гаги Белого моря // Экология и морфология гаг в СССР. – М., 1979. С. 126–170.
- Бианки В.В., Бойко Н.С., ШUTOVA Е.В.* Птицы и их роль в экосистемах Белого моря // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 152–179.
- Бианки В.В., Ильина Т.А.* Годовое потребление энергии и вещества птицами Белого моря // Орнитология. – М.: МГУ, 1991. Вып. 25. С. 3–4.
- Бианки В.В., Карпович В.Н.* Влияние аномальной ледовитости Белого моря и Мурмана в 1966 г. на птиц и млекопитающих // Зоол. журн., 1969. Т. 48. № 6. С. 871–876.
- Бианки В.В., Карпович В.Н., Пилипас Н.И., Татаринкова И.П.* О суточной потребности в пище некоторых морских птиц Севера // Труды Кандалакшского государ. заповедника. – Мурманск, 1975. Вып. 9. С. 100–128.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. – М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Бьеркнесс В., Вог А.* Миграции и статистика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в районе Финмаркена, Северная Норвегия // Вопросы ихтиологии, 1981. Т. 21. Вып. 1. С. 57–62.
- Блинова Е.И., Макаров В.Н.* Инструкция по биотехнике культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в Баренцевом море. – М.: ВНИРО, 1987. 34 с.

- Бобров Ю.А.* Сравнительное изучение первичной продукции Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1980. 24 с.
- Бобров Ю.А., Савинов В.М.* Первичная продукция Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 85–86.
- Бобров Ю.А., Шмелева В.Л.* Исследование первичной продукции в Баренцевом море. // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. – Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1985. С. 105–110.
- Бобров Ю.А., Максимова М.П., Савинов В.М.* Первичная продукция фитопланктона // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 92–114.
- Богоров В.Г.* Материалы по биологии *Sopropoda* Баренцева и Белого морей // Бюл. Гос. океаногр. ин-та, 1932. Вып. 4. С. 2–13.
- Богоров В.Г.* Биологические сезоны полярного моря // Докл. АН СССР, 1938. Т.19. № 8. С. 639–642.
- Богоров В.Г.* Планктон Мирового океана. – М.: Наука, 1974. 320 с.
- Богоров В.Г.* Жизнь океана. – М.: Знание, 1969. 62 с.
- Богоров В.Г., Виноградов М.Е., Воронина Н.М., Канаева И.П., Сутова И.А.* Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана // Докл. АН СССР, 1968. Т. 182. № 5. С. 1205–207.
- Богуслав И.* Взгляд на беломорские промыслы и предположения об их устройстве // Труды Вольного эконом. о-ва, 1846. Ч. 1. С. 260–280. (Цит. по: Белое море, 1995).
- Большой энциклопедический словарь. Биология.* – М.: «Большая российская энциклопедия», 2001. 864 с.
- Бондаренко М.В.* Характер распространения зоопланктона в Белом море в начале лета 1991 г. // Комплексные исследования экосистем Белого моря. – М.: ВНИРО, 1994. С. 92–94.
- Бойко Н.С., Шкляревич Ф.Н.* Численность и распространение массовых видов морских млекопитающих в Кандалакшском заливе // Неохраняемые объекты морского рыболовства и перспективы их использования. – Мурманск, 1997. С. 17–19.
- Бондарев В.А.* Численность и распределение белухи в Белом море в летний период по данным судовых визуальных съемок в 2002 и 2003 гг. // IV Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч. 1. С. 75–76.
- Бондарчук Л.Л.* Диатомовые водоросли прибрежных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – М.: Наука, 1980. С. 63–73.
- Бондарчук Л.Л.* Микрофитобентос // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 142–145.
- Брейтфус Л.Л.* Морской зверобойный промысел в Белом море и Ледовитом океане // Труды экспедиции для научно-промыслового исследования у берегов Мурмана. – СПб., 1905. С. 1–45 (Цит. по: Мишин, 2001).

- Брейтфус Л.А.* Список станций и работ Мурманской научно-промысловой экспедиции с парохода «Андрей Первозванный» в Баренцевом и Белом морях в 1899–1904 гг. – СПб., 1906. 77с.
- Бродский К.А., Павитикс Е.А.* Планктон центральной части Арктического бассейна (по сборам дрейфующей станции «Северный Полюс») // Вопросы географии, 1976. Т. 101. С. 148–167.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А.* Биологическая продуктивность морских водоемов // Зоол. журн., 1936. Т. 15. Вып. 1. С. 13–25.
- Бугаев В.Ф.* Эффективность действующих мероприятий по охране и воспроизводству семги в Белом море в пределах Республики Карелия // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 15–16.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бульон В.В.* Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах // Труды Зоол. ин-та РАН, 1994. Т. 216. С. 189–220.
- Бульон В.В., Винберг Г.Г.* Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. – Л.: Наука, 1981. С. 5–10.
- Бурыкина Е.А.* Особенности формирования внутривидовых группировок у морских рыб на примере беломорской трески: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2006. 22 с.
- Бурковский И.В.* Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. – М.: Наука, 1992. 208 с.
- Бурковский И.В.* Морская биоценология. Организация сообществ и экосистем. – М.: КМК, 2006. 232 с.
- Вагнер Н.П.* О беспозвоночных Белого моря // Труды СПб о-ва естествоиспытателей, 1885. Т. 16. Вып. 2. С. 62–64.
- Васильев А.М., Куранов Ю.Ф.* Социально-экономические проблемы освоения биологических ресурсов Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 30–37.
- Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И.* Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993г. // Океанология, 1994. Т. 34. № 5. С. 693–704.
- Вейко Е. В.* Изучение сезонной динамики фитопланктона в течение работ по культивированию мидий в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 1. С. 31–37.
- Вехов В.Н.* Современное состояние zostеры в Белом море // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 176–187.
- Vize В.Ю.* Моря Советской Арктики. – М.–Л.: Изд-во Главсевморпути, 1948. 546 с.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. – Минск: Изд-во Белорус. госуд. ун-та, 1960. 328 с.
- Винберг Г.Г.* (ред.) Методы определения продукции водных животных. – Минск: Вышэйшая школа, 1968. 245 с.
- Винберг Г.Г.* Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. – Гомель, 1986. С. 20–61.

- Винберг Г.Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол., 1983. Т. 44. № 1. С. 3–42.
- Виноградов А.П.* Введение в геохимию океана. – М.: Наука, 1967. 215 с.
- Виноградов М.Е.* Вертикальные миграции зоопланктона и их роль в питании глубоководной пелагической фауны // Труды Ин-та океанологии АН СССР, 1955. Т. 13. С. 75 – 83.
- Виноградов М.Е.* Межгодовая изменчивость взаимодействия гребневиков-вселенцев в Черное море // IX съезд гидробиол. о-ва РАН. – Тольятти, 2006. Т. 1. С. 82.
- Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Компоненты цикла углерода в арктических морях России и поток  $C_{org}$  из фотического слоя // Океанология, 2000. Т. 40. 2. С. 221–233.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А.* Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. – М.: Наука, 1987. 240 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П., Гагарин В.И.* Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // Океанология, 1994. Т.34. № 5. С. 716–723.
- Виноградов М.П.* Морские млекопитающие Арктики // Труды Арктического ин-та, 1949. Т. 202. 208 с.
- Виркетис М.А.* К вопросу о распределении зоопланктона в Бассейне и Горле Белого моря // Труды Ин-та по изучению Севера, 1928. Вып. 40. С. 305 – 328.
- Возжинская В.Б.* Продуктивность макрофитобентоса Белого моря // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. – М.: Наука, 1971. С. 283–287.
- Возжинская В.Б.* Сезонные изменения макрофитобентоса Кандалакшского залива Белого моря // Экология исследований шельфа. – М.: Наука, 1980. С. 85–93.
- Возжинская В.Б.* Донные макрофиты Белого моря. – М.: Наука, 1986. 188 с.
- Возжинская В.Б., Коренников С.П., Пронина О.А.* // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 146–154.
- Воробьева Н.К.* Инструкция по товарному выращиванию форели в прибрежных водах Белого моря. – Мурманск: ПИНРО, 2002. 17 с.
- Воробьева Н.К., Альтов А.В.* Перспективы культивирования радужной форели в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 2. С. 265–267.
- Воробьева Н.К., Лазарева М.А.* Особенности массонакопления разных форм форели при товарном выращивании в прибрежной зоне Белого моря. // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования. – Мурманск, 1997. С. 23–25.
- Воробьева Н.К., Лазарева М.А.* О бикультуре радужной форели и мидии съедобной в прибрежных водах Белого моря // IV Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч.1. С. 88–90.

- Воробьева Н.К., Рождественская А.Д., Сорокин А.А. Перспективы выращивания форели и кижуча в садках на Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 211.
- Воронина Н.М., Менишуткин В.В., Цейтлин В.Б. Математическое моделирование пространственно-временного распределения и возрастной структуры популяций антарктических копепоид // Океанология, 1979. Т. 19. № 1. С. 122–131.
- Воронина Н.М., Менишуткин В.В., Цейтлин В.Б. Вторичная продукция мезопланктона Антарктики // Первичная и вторичная продукция морских организмов. – Киев: Наукова думка, 1982. С. 70–80.
- Воронков П.П. Подсчет первичной продукции моря методом баланса питательных солей // Труды научно-исслед. учреждений ГМС СССР, 1941. Сер. 5. Вып. 2. С. 195–217.
- Вшивцев А.С., Драганов М.А. Полупроходной сиг *Coregonus lavaretus pidschian* Gmel. реки Варзуги // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. – Л., 1987. С. 84–87.
- Галкина В.Н. Роль массовых видов животных в круговороте органических веществ в прибрежных водах северных морей: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 23 с.
- Галкина В.Н., Буряков В.Ю., Рура А.Д. Количественное распределение фито- и бактериопланктона в районе Сон-острова Белого моря // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. – Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 40–9.
- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон. // Труды ЗИН РАН, 1993. Т. 253. С.101–109.
- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.А. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология, 1982. Т. 22. № 2. С. 321–324.
- Гальцова В.В. Свободноживущие нематоды, как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря // Нематоды и их роль в мейобентосе. – Л.: Наука, 1976. С. 165–272.
- Гемп К.М. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море // Труды Всесоюзн. совещ. работников водоросл. промысл. СССР. – Архангельск, 1962. Т.1. С. 15–31.
- Гемп К.М. Разведение анфельции в Белом море // Отчет СевПИНРО. – Архангельск: СевПИНРО, 1969. 164 с.
- Гемп К.М., Паленичко З.Г. Водоросли Белого моря. – Петрозаводск: Госиздат КФССР, 1956. 56 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В. Биопродуктивность океана. – М.: Агропромиздат, 1990. 237 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1, 2. – М.: Гидрометеоздат, 1991.

- Голиков А.П. К оценке воспроизводства щенков гренландского тюленя в Белом море // IV Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч.1. С. 100–102.
- Головкин А.Н. Роль птиц в морских экосистемах // Итоги науки и техники. Сер. «Зоология позвоночных». – М., 1982. Т.2. С. 97–157.
- Головкин А.Н., Гаркавая Г.Л., Галкина В.Н., Соловьева А.А. Роль метаболитов мидий в биогеохимической системе побережья северных морей // Взаимодействие между водой и живым веществом. – М.: Наука, 1979. Т. 2. С. 82–84.
- Головкин А.Н., Гаркавая Г.П. О роли процессов экскреции птиц в экосистемах побережья островов Кандалакшского залива // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 180–184.
- Горбушин А.М. О видовом составе моллюсков рода *Hydrobia* (Gastropoda, Prosobranchia) в Белом море // Зоол. журн., 1993. Т. 71. Вып. 9. С. 47–56.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А. Генетические изменения у горбуши, интродуцированной в бассейн Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 2001. С. 132–134.
- Гошева Т.Д., Слонова С.А. Питание и обеспеченность пищей личинок беломорской сельди *Clupea harengus pallasii maris-albi* Berg. // Вопросы ихтиологии, 1975. Т.5. № 3. С. 463–472.
- Грезе В.Н. Вторичная продукция морей и океанов // Общая экология, биоценология, гидробиология: Биологическая продуктивность водоемов. – М: ВИНТИ, 1973. Т.1. С.102–136.
- Грезе В.Н. Использование пищи на рост и продукция в популяциях морских копепод // Биология моря, 1983. № 2. С. 20–25.
- Гренландский тюлень. Современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей. – Мурманск: КНЦ РАН, 2001. 215 с.
- Гришанков А.В., Нинбург Е.А. Общая характеристика супралиторали // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч.1. С. 193–196.
- Гурьянова Е.Ф. Белое море и его фауна. – Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1948. 132 с.
- Гутбейн Л.Г. Динамика численности, биомассы и продукции бактериопланктонного сообщества бухты Ласпи // Экология моря, 1990. Вып. 36. С. 16–20.
- Данилевский Н.Я. Рыбные и звериные промыслы в Белом и Ледовитом морях // Исследования о состоянии рыболовства в России. – СПб., 1862. Т. VI. 257 с.
- Дворянков В.А. Рыболовство России накануне перемен. – М., 2000. 184 с.
- Дементьев А.А., Зубакин Г.К. Современные колебания параметров среды в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 37–38.

- Денисенко С.Г., Титов О.В. Распределение зообентоса и первичная продукция планктона в Баренцевом море // *Океанология*, 2003. Т. 43. № 1. С. 78–88.
- Денисенко С.Г. Многолетние изменения зообентоса в Печорском море // *Известия РГО*, 2006. Т. 138. Вып. 2. С. 37–48.
- Денисов Н.Е., Денисова Н.И. Изучение пространственной структуры и скорости восстановления зарослей макрофитов Кандалакшского залива Белого моря // *Морская альгология и макрофитобентос*. – Киев: Наукова думка, 1979. С. 42–43.
- Дерюгин К.М. Новая форма трески из оз. Могильного // *Труды Петроградского о-ва естествоиспытателей*. – Петроград, 1920. Вып. 1. С. 26–28.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // *Исследования морей СССР*. № 7 – 8. – Л., 1928. 512 с.
- Дишин Д.К. Основные направления ихтиологических и рыбохозяйственных исследований // *Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море*. – Л.: ЗИН АН СССР, 1987. С. 77–98.
- Дмитриев Н.А. Биология и промысел сельди в Белом море. – М.: Пищепромиздат, 1946. 88 с.
- Добровольский А.А., Залогин Б.С. Моря СССР (природа, хозяйство). – М.: Мысль, 1965. 351 с.
- Доклад об основных результатах научных рыбохозяйственных исследований, выполненных в рамках Отраслевого плана научно-технического обеспечения развития рыбного хозяйства России в 2003 году. Раздел 1.11. Белое море и юго-восточные районы Баренцева моря. – М.: Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству, 2004. С. 203–224.
- Доклад по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов Мурманской области в 2004 г. – Мурманск, 2005. 99 с.
- Доманский Я.В., Смоляр А.Д. По бесовым следам. – Л.: Изд-во Эрмитажа, 1962. 247 с.
- Дорофеев С.В., Фрейман С.Ю. Опыт количественного учета запасов беломорского стада гренландского тюленя методом аэрофотографирования // *Труды НИРХ*, 1928. Т. 2. Вып. 4. 280 с.
- Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Кулачкова В.Г., Зеленников О.В., Иванова Т.С. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря*. – Петрозаводск, 2005. С. 105–109.
- Дружинина О.В., Марасаева Е.Ф. Зоопланктон Баренцева моря (весна-лето 2003 г.) // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна*. – Апатиты: КНЦ РАН, 2004. С. 204–214.
- Душкина Л.А. Пигментация личинок морских сельдей рода *Clupea* на ранних стадиях развития в связи с вопросами динамики численности // *Биология беломорской сельди*. – Л.: Наука, 1975. С. 227–254.

- Душкина Л.А., Зеленков В.М., Иванченко О.Ф., Логинова Г.М. Искусственные нерестилища как способ повышения численности личинок малопозвонковой сельди *Clupea pallasii* Val. (на примере сельди Белого моря) // Труды ПИНРО, 1981. Вып. 45. С. 45–55.
- Европейцева Н.В. Расовый анализ беломорской трески. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1937. 98с.
- Елисов В.В., Балькова Л.В. Оценка водо- и теплообмена Белого и Баренцева морей // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 42–43.
- Елсукова Р.Р. Мойва // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995 а. Ч. 2. С. 77–78.
- Елсукова Р.Р. Корюшка // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995 б. Ч. 2. С. 79–84.
- Ермольчев В.А., Иванченко О.Ф., Похилюк В.В. Гидроакустические исследования запасов сельди Белого моря осенью 1986 г. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 2. С. 294–296.
- Ермольчев В.А., Иванченко О.Ф., Мамылов В.С., Новиков Г.Г., Похилюк В.В. Гидроакустические исследования запасов сельди и трески в Белом море: результаты и перспективы // Итоги изучения беломорской сельди. – Л.: ЗИН РАН, 1990. С. 100–110.
- Ермольчев В.А., Похилюк В.В. Гидроакустические исследования распределения и численность сельдей Белого моря осенью 1984 г. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 220–222.
- Ершов П.Н. Некоторые черты экологии проходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* в период нагула в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопросы ихтиологии, 1989. Т. 29. С.105–112.
- Ершов П.Н., Дирин Д.К. Сиг // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 88–103.
- Житина Л.С., Михайловский Г.Е. Ледовая и планктонная флора Белого моря как объект мониторинга // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. – М., 1990. С. 41–49.
- Житний Б.Г. Роль «второстепенных» рыб в промысловом потенциале Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 2005 а. С. 114–119.
- Житний Б.Г. Биологические ресурсы Белого моря. Теоретические и прикладные основы их восстановления и рационального использования: Автореф. дис. докт. биол. наук. – М.: МГУ, 2005 б. 43 с.
- Житний Б.Г. Биологические ресурсы Белого моря и их промысловое использование. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 270 с.
- Жоров В.А., Берсеньева Г.П. Связь гидрохимических характеристик с распределением хлорофилла «а» в Черном море // Гидробиол. журн., 1982. Т. 18. № 2. С. 58–62.

- Загибуженко Н.И.* Донная фауна водоемов рыбхозов (прудов и малых водохранилищ) степной зоны Украины и мероприятия по ее увеличению: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1969. 17 с.
- Заика В.Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных. – Киев: Наукова думка, 1972. 146 с.
- Залеских Л.М.* Исследования миграций ледовитоморской наваги // Рыбное хозяйство, 1980. № 12. С. 29–31.
- Залеских Л.М., Стасенков В.А.* Об условиях, определяющих динамику численности и рационального использования стад промысловых рыб.: Тез. докл. Всесоюзн. конфер. – М., 1982. С. 134–136.
- Зацепин В.И., Риттих Л.А.* Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море // Труды ПИНРО, 1968. Вып. 23. С. 527–545.
- Зеленков В.М.* Белое море как водоем промышленной марикультуры // Рыбное хозяйство, 2006. №4. С. 56–57.
- Зеленков В.М., Гермашев О.В.* Промысловые ресурсы Белого моря и возможности их использования // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 26–30.
- Зеленков В.М., Иванченко О.Ф.* Основные направления производственных испытаний способов интенсификации воспроизводства беломорской сельди // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 2. С. 380–383.
- Зеленков В.М., Похилюк В.В., Стасенков В.А.* Сельдь // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН. 1995. Ч. 2. С. 14–28.
- Зеленков В.М., Стасенков В.А.* Состояние запасов промысловых объектов Белого моря и возможности их использования // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 28–30.
- Зенкевич Л.А.* Материалы по питанию рыб Баренцева моря // Доклады первой сессии Океанограф. ин-та, 1931. Т. 4. (Цит. по: Заика, 1972).
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря. – М.: Советская наука, 1947. 558 с.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. – М.–Л.: Государ. изд-во биологической и медицинской литературы, 1934. 504 с.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Коложный С.М.* Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на европейском севере России. Петрозаводск – Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Иванов М.В.* Влияние хозяйств промышленного выращивания мидий на естественные экосистемы в условиях Белого моря: Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – СПб.: ЗИН РАН, 2006. 248 с.
- Иванова М.Б.* Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. – Л.: Наука, 1985. 222 с.

- Иванова Т.С., Полякова Н.А., В.В. Корбулин, Лайус Д.Л. Популяционная изменчивость трехиглой колюшки Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. С.51–52.
- Иванченко О.Ф. Искусственное разведение и выращивание беломорской сельди // Биология беломорской сельди. – Л.: ЗИН РАН, 1975. С. 276–293.
- Иванченко О.Ф. Основы марикультуры беломорской сельди. – Л.: Наука, 1983. 40 с.
- Иванченко О.Ф. Распределение личинок беломорской сельди (*Clupea pallasii maris-albi* Berg) в юго-восточной части Кандалакшского залива и анализ некоторых факторов, определяющих их численность // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 20–23.
- Иванченко О.Ф. Похилюк В.В. Марикультура беломорской сельди // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 200–206.
- Ивлев В.С. Биологическая продуктивность водоемов // Успехи соврем. биол., 1945. Т.19. С. 99–120.
- Ивлев С. Использование беломорских водорослей // Хозяйство Севера, 1929. № 2/3. С. 84–91.
- Ижевский Г.К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. – М., 1961. 216 с.
- Ильяхи Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. – М.: Янус-К, 2003. 168 с.
- Кабанова Ю.Г. О первичной продукции в Кандалакшском заливе Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – М.: Наука, 1980. С. 118–124.
- Камшилов М.М. Количество планктонных организмов в поверхностных водах Баренцева и Белого морей // Докл. АН СССР, 1951. Т. 76. № 1. С. 131–132.
- Камшилов М.М. Некоторые новые данные о зоопланктоне Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 305–314.
- Камшилов М.М. Зимний зоопланктон Белого моря // Докл. АН СССР, 1952. Т. 85. № 6. С. 1403–1406.
- Камшилов М.М. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner.) в прибрежной зоне восточного Мурмана // Труды Мурман. биол. ст., 1958. Т. 4. С. 45–55.
- Камшилов М.М. Питание *Beroe cucumis* Fabr. // Докл. АН СССР, 1960. Т. 102. № 2. С. 399–402.
- Камышная М.С. Воспроизводство горбуши в районах акклиматизации // Биология и воспроизводство лососевых рыб. – М., 1979. С. 61–107.
- Камышная М.С., Смирнов А.И. Воспроизводство горбуши, интродуцированной в бассейны Баренцева и Белого морей // Современные проблемы ихтиологии. – М.: Наука, 1981. С. 196–225.

- Кауфман З.С., Русанова М.Н.* Опыт применения искусственных нерестилищ для сельди в Белом море // Вопросы ихтиологии, 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 479–482.
- Карамушко О.В., Карамушко Л.И.* Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза. – Апатиты: КНЦ РАН, 1995. 220 с.
- Карневич А.Ф.* Теория и практика акклиматизации водных организмов. – М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Карнов А.К., Криксунов Е.А., Новиков Г.Г.* К вопросу о возможности промысловой эксплуатации беломорской трески // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 231–223.
- Карнов А.К., Осипов А.Г., Новиков Г.Г.* Треска Белого моря. Изменчивость по белковым структурам // Вопросы ихтиологии, 1984. Т. 24. Вып. 4. С. 552–560.
- Карпович В.Н.* Кандалакшский заповедник. – Мурманск.: КНЦ РАН, 1984. 158 с.
- Киселев И.А.* Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. – Л., 1925. Вып. 2. С. 1–43.
- Клепиковский Р.Н., Лисовский А.С.* Результаты наблюдений кольчатой нерпы, морского зайца и атлантического моржа в акваториях Белого и юго-восточной части Баренцева морей в апреле 2004 г. // IV Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч. 1. С. 187–189.
- Клейнеберг С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Трасевич М.Н.* Белуха: попытка монографического исследования. – М.: Наука, 1964. 456 с.
- Клумов С.К.* Сайка и ее значение для некоторых жизненных процессов в Арктике // Известия АН СССР, 1937. Сер. биол. № 1. С. 175–178.
- Кляшторин Л.Б., Бергер В.Я., Бабков А.И., Прыгункова Р.В.* Глобальные изменения климата и динамика численности морского и пресноводного планктона северного региона // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 33.
- Кляшторин Л.Б., Любушкин А.А.* Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. – М.: ВНИРО, 2005. 235 с.
- Книпович Н.М.* К вопросу о зоогеографических зонах Белого моря // Вестн. естествозн, 1891. № 6 – 7. С. 201–208.
- Книпович Н.М.* Отчет о плавании в Ледовитом океане на крейсере II ранга «Наездник» летом 1893 года // Труды СПб о-ва естествоиспытателей, 1894. Т. 24. Вып. 1. С. 1–46.
- Книпович Н.М.* О рыбных и морских звериных промыслах Архангельской губернии. – СПб. 1897. (Цит. по: Кузнецов, 1960).
- Книпович Н.М.* Основы гидрологии Европейского Ледовитого океана // Записки по общей географии Импер. Рос. географ. о-ва, 1906. Т. 42. 1510 с. (Цит. по Наумов, 2006).
- Книпович Н.М.* Гидрология морей и солоноватых вод. – М.–Л.: Пищепромиздат, 1938. 514 с.

- Кобелев Е.А. Камбалы // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 62–66.
- Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И. Первичная продукция // Биология океана. – М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 183–247.
- Кокин К.А., Кольцова Т.А., Хлебович Т.В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Ботан. журн., 1970. Т. 50. № 4. С. 499–509.
- Колеватова Г.А. Некоторые результаты наблюдений над зарослями zostеры в районе губы Чупа // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 149–152.
- Комакин А.М., Егоров С.Н. Многолетняя динамика и прогноз развития популяции вселенца *Mnemiopsis leidy* в Каспийское море // IX съезд гидробиол. о-ва РАН. – Тольятти: Изд. Самар. НЦ РАН, 2006. Т. 1. С. 82.
- Кондаков А.А. Краткая история исследований серого тюленя возле Мурманского побережья // Экология птиц и тюленей на северо-западе морей России. – Апатиты: КНЦ РАН, 1997. С. 153–170.
- Кондаков А.А., Краснов Ю.В. Морские млекопитающие // Экосистемы пелагической зоны морей Западной Арктики. – Апатиты, 1996. С. 30–36.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. 470 с.
- Копылов А.И., Пастернак А.Ф., Моисеев Е.В. О потреблении зоофлагеллят планктонными организмами // Океанология, 1981. Т.21. Вып. 2. С. 375–379.
- Коренников С.П. Сырьевые ресурсы водорослевой промышленности Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 153–154.
- Коренников С.П., Макаров В.Н. Проблемы оценки запасов и рационального использования макрофитов Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 1. С. 33–36.
- Коржев В.А. Моделирование динамики численности популяции гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus*) // Морские млекопитающие Голарктики. – М.: КМК, 2004. С. 260–265.
- Корнеева Г.А., Романкевич Е.А., Харченко С.В. Изучение ферментативных процессов в донных осадках юго-восточной части Атлантического океана // Изв. АН., 1992. сер. биол. Т. 6. С. 925–930.
- Корсак М.Н. Первичная продукция в различных районах Белого моря // Гидробиол. журн., 1977. Т.13. №. 4. С. 13–16.
- Корякин А.С. Пищевое поведение птенцов обыкновенной гаги // Экология птиц морских островов и побережья Кольского полуострова. – Мурманск: КНЦ РАН, 1989. С. 27–40.
- Корякин А.С., Краснов Ю.В., Татаренкова И.П., Шкляревич Ф.Н. Структура популяции обычной гаги *Somateria mollissima* в северо-западной части СССР // Зоол. журн., 1982. Т. 61. С. 1107–1110.

- Кособокова К.Н.* Калорийность некоторых представителей планктона Центрального арктического бассейна и Белого моря. // *Океанология*, 1980. Т. 20. Вып. 1. С. 129–136.
- Кособокова К.Н.* Расчет продукции массовых растительных копод Центрального арктического бассейна // *Океанология*, 1986. Т. 26. Вып. 6. С. 994–997.
- Кошечкин Б.И.* Новейший структурный план северо-восточной части Балтийского кристаллического щита // *Природа и хозяйство севера*. – Апатиты: КНЦ РАН, 1976. Вып. 4. С. 3–11.
- Котенев Б.Н., Дергалева Ж.Т., Бурлаченко И.В., Яхонтова И.В.* Основные тенденции развития аквакультуры в мире и в России // *Повышение эффективности использования биологических ресурсов Мирового океана*. – М.: ВНИРО, 2005. С. 125–126.
- Коханов В.Д.* Особенности летней миграции синьги в различных районах Белого моря // *Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц*. – Тарту, 1983. № 16. С. 14–22.
- Краснов Ю.В.* Морские млекопитающие Белого моря. – Чупа, 2005. 20с.
- Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н.* Колониальные морские птицы Мурмана. – СПб.: Наука, 1995. 224 с.
- Кречков Г.* Белуший промысел в Двинской губе // *Северное хозяйство*, 1924. № 3/4. С. 30–32.
- Криксунов Е.А., Похилук В.В., Куга Т.И., Зеленков В.М.* Опыт количественного исследования состояния запаса, промысла и воспроизводства беломорской сельди // *Итоги изучения беломорской сельди*. – Л.: ЗИН АН СССР, 1990. С. 119–140.
- Крисс А.Е.* Морская микробиология. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. 422 с.
- Крисс А.Е.* Микробиологическая океанография. – М.: Наука, 1976. 269 с.
- Крупник И.И.* Арктическая этноэкология. – М., 1989. 270 с.
- Кудерский Л.А.* Об условиях откорма донных рыб в Белом море // *Труды Карел. отд. ГосНИОРХ*, 1966. Т. 4. Вып. 2. С. 189–198.
- Кудерский Л.А., Русанова М.Н.* Питание донных рыб в западной части Белого моря // *Вопросы гидробиологии водоемов Карелии*, 1964. Т. 15. С. 221–301.
- Кудерский Л.А., Скарлато О.А.* Эколого-географические и исторические факторы, определяющие фаунистическую и промысловую обедненность Белого моря // *Сб. научн. тр. ГосНИОРХ*. – Л., 1986. Вып. 252. С. 19–30.
- Кудинова-Пастернак Р.К.* К вопросу о взаимодействии биофильтров с водными массами // *Вопросы географии*, 1951. С. 26.
- Кузнецов А.П.* Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). – М.: Наука, 1980. 244 с.
- Кузнецов В.В.* Численность гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) беломорской популяции по данным аэросъемок // *Морские млекопитающие Голарктики*. – М.: КМК, 2004. С. 310–313.
- Кузнецов В.В.* О путях повышения рыбопродуктивности Белого моря // *Труды Всесоюзн. конф. по вопросам рыбного хозяйства*. – М., 1953. С. 538–554.
- Кузнецов В.В.* Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1960. 322 с.

- Кузнецов В.В.* Многолетние колебания численности сельди и другие периодические явления в Белом море // Труды совещания по динамике численности рыб. – М., 1961. Вып. 13. С. 216–227.
- Кузнецов Л.Л.* Функциональные характеристики криофлоры в морях европейского бассейна Арктики // Жизнь и среда полярных морей. – М., 1989. С. 89–91.
- Кузнецов Л.Л.* Продукция фитоценозов и трансформация биогенных веществ экосистеме Баренцева моря: Дис. докт. биол. наук. – М.: МГУ, 2002. 315 с. (Цит. по: Ильяш и др., 2003).
- Кулаковский Э.Е.* Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Житний Б.Г., Газдиева С.В.* Культивирование мидий на Карельском побережье Белого моря. – Петрозаводск, 2003. 160 с.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.А.* Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. – Л.: Наука, 1983. 36 с.
- Кулачкова В.Г.* Паразиты мидии съедобной – объекта марикультуры в Белом море // Исследования мидий Белого моря. – Л.: ЗИН РАН, 1985. С. 88–98.
- Кулида С.В.* Лосось реки Мезень // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 240–242.
- Кулида С.В., Зеленков В.М., Ермаков С.В., Тимофеев В.И.* Культивирование смолтов форели в солоноватых водах Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1998. С. 208–210.
- Кулида С.В., Зеленков В.М., Тимофеев В.И.* Опыт выращивания заводской беломорской кумжи в различных условиях // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 2001. С. 207–209.
- Кулида С.В., Тимофеев В.И.* Кумжа рек юго-восточной части Белого моря, перспективы ее искусственного разведения // IV Междун. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч. 1. С. 233–235.
- Кучаева Л.Н., Ананьева Т.И., Маслов Ю.И., Михайлов А.А., Дроевский О.Е.* Исследование биохимического состава морской взвеси в районах экспериментальных мидиевых хозяйств на Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. – Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 33–39.
- Лагунов И.И.* Семейство лососевых // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. – Л.: ПИНРО, 1952. С. 76–92.
- Лайус Д.Л.* Популяционная структура беломорской сельди: данные карбиологического анализа // Результаты исследования беломорской сельди. – СПб.: ЗИН РАН, 1990. С. 113–125.
- Лайус Д.Л.* «Является ли беломорская сельдь единым стадом или нет?»: к истории вопроса // Всерос. научн. конф. «Исторический опыт научно-промысловых исследований в России». – М.: ВНИРО, 2002. С. 132–134.

- Лайус Д.А., Дмитриева З.В., Крайковский А.В., Юрченко А.Ю., Лайус Ю.А., Александров Д.А.* Исторические данные как источник информации о динамике популяций атлантического лосося бассейна Белого моря: методология и case studies // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 2005 а. С. 187–191.
- Лайус Д.А., Лайус Ю.А., Дмитриева З.В., Крайковский А.В., Александров Д.А.* Использование архивных данных по истории рыболовства для исследования влияния климата на популяции промысловых рыб Белого и Баренцева морей в XVII–XVIII вв. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. – Вологда, 2005 б. Ч. 1. С. 247–249.
- Лепехин И.И.* Путешествия академика Ивана Лепехина (дневные записки). – СПб.: Имп. Акад. Наук, 1805. 54 с.
- Лепская В.А., Зеленков В.М., Стасенков В.А.* Современное состояние запасов промысловых рыб Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН. 1995. С. 133.
- Линко А.К.* Наблюдения над медузами Белого моря // Труды СПб о-ва естествоиспытателей, 1900. Т. 29. Вып. 4. С. 137–149.
- Липатов Д.С.* Распределение рыболовства на Белом море (от Кеми до границы Мурманской области) в течение XX и начала XXI веков // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 68–69.
- Лисицин А.П.* Маргинальный фильтр океанов // Океанология, 1994. Т. 34, № 5. С. 735–747.
- Лисицин А.П.* Нерешенные проблемы океанологии Арктики // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. – М.: Научный мир, 2001. С. 31–74.
- Лисицин А.П.* Новые возможности четырехмерной океанологии и мониторинга второго поколения – опыт двухлетних исследований на Белом море // Актуальные проблемы океанологии. – М.: Наука, 2003. С. 503–556.
- Лисицин А.П., Шевченко В.П., Буренков В.И., Копелевич О.В., Васильев Л.Ю.* Взвесь и гидрооптика Белого моря – новые закономерности количественного распределения и гранулометрии // Актуальные проблемы океанологии. – М.: Наука, 2003. С. 556–608.
- Лобашев М.Е.* Генетика. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1963. 432 с.
- Логина Н.П., Перцова Н.М.* Некоторые данные по экологии питания пелагических кишечнорастных Белого моря // Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. – Л.: Наука, 1967. С. 21–28.
- Лощия Белого моря.* – Л.: Мин. обороны СССР, 1983. 343 с.
- Луканин В.В., Бабков А.И.* Весенние изменения солености и температуры поверхностных слоев Белого моря и их влияние на распределение организмов // Биоценозы губы Чупа Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 94–98.

- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Общая характеристика сублиторали // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 212–215.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Исследование бентоса Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. – Л.: ЗИН АН СССР, 1987. С. 51–63.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидии в Белом море. // Журн. общ. биол., 1989. Т. 50, № 3. С. 366–371.
- Луканин В.В., Ошурков В.В., Бергер В.Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1983. С. 49–55.
- Лукин А.Р. Условия существования нерпы в начальный период постнатального развития // Биология моря, 1980. Вып. 5. С. 33–37.
- Лукин А.Р. Об интенсификации воспроизводства сельди и организации стационарных комплексных наблюдений в основных районах ее нереста в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 2. С. 332–335.
- Лукин А.Р., Снеговская С. В. Сезонные изменения покрытия Белого моря льдом // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 52–54.
- Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Таксономический состав фитопланктона и история изучения фитопланктона Баренцева моря // Фитопланктон Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ РАН, 1992. С. 17–51.
- Макаров В.Н. Инструкция по биотехнике культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в Белом море. – Мурманск, 1982. 60 с.
- Макаров В.Н. Прогнозирование изменений запасов и объемов промышленного изъятия водорослей // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. – Апатиты: КНЦ РАН 1998. 628 с.
- Максимов С.В. Год на Севере. – Архангельск: Северо-зап. кн. изд-во, 1984. 607с.
- Максимова М.П. Органическое вещество и биогенные элементы в водах Белого моря: Автореф. дисс. канд. химич. наук. – Петрозаводск, 1960. 17с.
- Максимова М.П. Критерии оценки обеспеченности фитопланктона питательными солями. // Труды ВНИРО, 1977. Т. 119. Вып. 2. С. 6–15.
- Максимова М.П. Продукция и деструкция органического вещества в Белом море // Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов. – Л.: Географ. о-во СССР, 1984 а. С. 121.
- Максимова М.П. Изменение характеристик органического вещества в Белом море за 26-летний период (1956 – 1982 гг.) // Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов. – Л.: Географ. о-во СССР, 1984 б. С. 121–122.

- Максимова М.П. Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. – М.: Гидрометеиздат, 1991. Т. 2. С. 8–193.
- Максимова М.П. Сравнительная гидрохимия морей // Новые идеи в океанологии. – М.: Наука, 2004. С. 164–189.
- Максимова М.П. Владимирский С.С. Органический углерод в водах Белого моря в летний период 1984 г. // Океанология, 1982. Т. 28. № 5. С. 753–758.
- Максимова М.П., Дацко В.Г. Ориентировочный баланс органического вещества в водах Белого моря // Труды Карел. фил. АН СССР, 1961. Вып. 31. С. 12–131.
- Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* в губе Чупа // Исследование мидий Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 22–35.
- Максимович Н. В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *M. arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чупа. // Вестн. ЛГУ, 1978а. Сер. биол. № 21. С. 28–36.
- Максимович Н. В. Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых *Mytilidae* Белого моря. // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. – Л.: Наука, 1978 б. С. 105–107.
- Максимович Н. В. Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря. // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Исслед. фауны морей. 33 (41). – Л. Наука, 1985. С. 179–185.
- Максимович Н.В. О закономерностях организации популяций морских двустворчатых моллюсков: Автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб.: ЗИН РАН, 2004. 48 с.
- Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Продукционные свойства поселений *Mascoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция. // Вестник ЛГУ, 1993. Сер. 3, Вып. 1 (№ 3). С. 3–11.
- Мамонтов Ю.П. Аквакультура в России // Рыбное хозяйство, 2003. №3. С. 46–49.
- Мантейфель Б.П. Сайка и ее промысел. – Архангельск: ОГИЗ, 1943. 32 с.
- Мантейфель Б.П. Навага Белого моря и ее промысел. – Архангельск: ОГИЗ, 1945. 44 с.
- Мартинова Д.М. (2004) Питание массовых видов копепод надсемейства *Centropagoidea* в Белом море: Автореф. дис. канд. биол. наук. – СПб.: ЗИН РАН, 2004. 24 с.
- Марциновский И.В. Йодное дело на Севере // Хозяйство Севера, 1930. № 2. С. 80–98.
- Марти Ю.Ю. Семейство сельдевых // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. – Мурманск: ПИПРО, 1952. С. 42–75.
- Матишов Г.Г. Кризис экосистемы Баренцева моря. Пути восстановления. – Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 1990. 50 с.
- Матишов Г.Г. Антропогенная деструкция экосистем Баренцева и Норвежского морей. – Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 1993. 116 с.

- Матишов Г.Г. (ред.) Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 1994. 150 с.
- Матишов Г.Г., Огнетов Г.Н. Белуха *Delphinapterus leucas* арктических морей России. Биология, экология, охрана и использование ресурсов. – Апатиты: КНЦ РАН, 2006. 295 с.
- Махмудов А.М. О калорийности зообентоса среднего и южного Каспия // Гидробиол. журн., 1966. Т. 11. Вып. 2. С. 31–36.
- Махотин В.В., Бурькин Ю.Б., Новиков Г.Г. Треска Белого моря *Gadus morhua maris-albi* Derjugin: биология размножения и развития // Вопросы ихтиологии, 1986. Т. 26. Вып. 1. С. 74–79.
- Мейен С.В. Нетривиальная биология // Журн. общ. биол., 1990. Т. 51. № 1. С. 4–14.
- Мельников И.А. Характеристика органических компонентов океанического сестона: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 1974. 25 с.
- Мельников И.А. Экосистема арктического морского льда. – М.: Наука, 1989. 191 с.
- Менделеев Д.И. К познанию России. – СПб.: Изд-во Суворина, 1906. 160 с.
- Мережковский К.С. Диатомовые водоросли Белого моря // Труды СПб о-ва естествоиспытателей, 1878. Т. 9. С. 425–446.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Задачи и методы изучения использования кормовой базы рыбой. – Л.: Наука, 1984. 198 с.
- Милоградов П.П. Предисловие // Труды Архангельского водоросл. ин-та, 1938. Т. 1. С. 3–7.
- Митибаева О.Н., Тимошенко Ю.К., Огнетов Г.Н. Морские млекопитающие // Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. – Мурманск: КНЦ РАН, 1991. С. 160–166.
- Михайловский Г.Е., Житина Л.С. Криопланктонная флора Белого моря и ее сезонная динамика, выявленная методом корреляционного анализа // Океанология, 1989. Т. 29. №5. С. 796–803.
- Михеев В.П., Сорокин Ю.И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общ. биол., 1966. Т. 27. С. 467–471.
- Мицкевич И.Н., Намсараев Б.Б. Численность и распределение бактериопланктона в Карском море в сентябре 1993 г. // Океанология, 1994. Т. 34. № 5. С. 704–708.
- Мишин В.А. Роль гренландского тюленя в экосистемах Белого и Баренцева морей // Гренландский тюлень. Современный статус вида и его роль в экосистемах Белого и Баренцева морей. – Мурманск: КНЦ РАН, 2001. Гл. 4. С. 154–181.
- Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. – М.: Агропромиздат, 1989. 367 с.
- Мордасова Н.В., Вентцель М.В. Особенности распределения фитопигментов и биомассы фитопланктона в Белом море в летний сезон // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. – М.: ВНИРО, 1994. С. 83–91.

- Морозова-Водяницкая Н.В. Эпидемическое заболевание морской травы – зоостеры в Черном море // Природа, 1939. № 1. С. 35–39.
- Мухомедъяров Ф.Б. Биология и промысел второстепенных промысловых рыб Карельского побережья // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 2. С. 131–143.
- Мухомедъяров Ф.Б. Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) Кандакшского залива Белого моря // Вопросы ихтиологии, 1966. Т. 6. Вып. 3 (40). С. 454–467.
- Мухомедъяров Ф.Б. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1975 а. С. 38–52.
- Мухомедъяров Ф.Б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения // Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1975 б. С. 109–125.
- Назаренко Ю.И. Беломорская популяция гренландского тюленя (*Phoca groenlandica* Etl.): учеты численности и результаты охраны // Тр. первого междунар. териол. конгресса. – М., 1974. Ч. 2. С. 60–61.
- Назаренко Ю. И. Биология и промысел беломорской популяции гренландского тюленя // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 1984. С. 109–117.
- Назаренко Ю. И. Исследования кольчатой нерпы в связи с проблемами их питания // Морские млекопитающие. – Архангельск, 1986. С. 289–291.
- Назаренко Ю.И., Белобородов А.Г. Материалы к определению яловости самок гренландского тюленя // Териология. – Новосибирск: Наука, 1974. Т. 2. С. 312 – 317.
- Назаренко Ю.И., Яблоков А.В. Эволюция методов оценки численности *Histiophoca groenlandica* и некоторые спекуляции о состоянии запасов тюленей // Зоол. журн., 1962. Т. 41. С. 1875–1882.
- Налетова И.А., Сапожников В.В. Биогенные элементы и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // Океанология, 1993. Т. 33. № 3. С. 195–200.
- Наумов А.Г. Чекунова В.И. Энергетические потребности ластоногих (Pinnipedia) // Океанология, 1980. Т. 20. Вып. 3. С. 534–537.
- Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Эколого-фаунистический анализ: Автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб.: ЗИН РАН, 2004. 48 с.
- Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. – СПб.: ЗИН РАН, 2006. 367 с.
- Наумов А.Д., Бергер В.Я. Колонизация Белого моря различными видами: естественная и антропогенная составляющая // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.: КМК, 2004. С. 222–231.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. Особенности гидрологического режима в северной части Белого моря // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы и фауна. – Л.: ЗИН РАН, 1991. С. 13–30.

- Наумов А.Д., Федяков В.В.* Основные ассоциации беломорского макробентоса, распределение трофических группировок беломорского макробентоса // *Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас.* – Мурманск: ПИНРО, 1991 а. С.175–179.
- Наумов А.Д., Федяков В.В.* Вечно живое Белое море. – СПб.: Изд-во СПб дворца творчества юных, 1993. 335 с.
- Невесский Е.Н., Медведев В.С., Калинин В.В.* Белое море: Седиментогенез и история развития в голоцене. – М.: Наука, 1977. 236 с.
- Немировская И.А.* Органические соединения в маргинальном фильтре Северной Двины // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей североευропейского бассейна.* – Апатиты: КНЦ РАН, 2004. С. 128–153.
- Несветова Г.И.* Предварительные данные о гидрохимическом режиме вод в районе мидиевых хозяйств Сон-острова Белого моря // *Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море.* – Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 27–32.
- Несветова Г.И.* Гидрохимические условия функционирования экосистемы Баренцева моря: Автореф. дис. докт. географ. наук. – СПб.: Ин-т озеравед. РАН, 2003. 50 с.
- Нижегородова Л.Е., Теплинская Н.Г., Ковалева Н.В.* Новые данные о микробном населении Черного моря // *Биология моря*, 1981. № 1. С. 24–28.
- Николаев И.И.* Материалы к систематике и биологии ершоватки Белого моря // *Вопросы ихтиологии*, 1955. Вып. 4. С. 57–62.
- Николаева Г.Г.* Размерно-весовая характеристика и энергетический эквивалент массы тела ритропанопеуса // *Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлантического океана.* – М.: Ин-т океанол. АН СССР, 1980. С. 145–147.
- Никольский Г.В.* Частная ихтиология. – М.: Сов. наука, 1950. 436 с.
- Новиков Г.Г.* Треска // *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования.* – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 51–62.
- Новиков Г.Г.* Зубатка // *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования.* – СПб.: ЗИН РАН. 1995 а. Ч. 2. С. 67–76.
- Новиков П.И.* Атлантический лосось. Биология промысел и искусственное разведение. – Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1953. 135с.
- Новиков П.И.* Биологические показатели, интенсивность отлова и численность стада семги р. Печоры в 1962 г. // *Вопросы ихтиологии*, 1965. Т. 5. Вып. 1. С. 201–205.
- Огнетов Г.Н.* Динамика численности и распределения белухи в Белом море // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.* – Кандалакша, 1987. Ч. 2. С. 343–344.
- Огнетов Г.Н.* Белуха // *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования.* – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 115–128.

- Огнетов Г.Н. Материалы к динамике численности кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) в Белом море // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 2002. С. 395–405.
- Огнетов Г.Н., Матишов Г.Г., Воронцов А.В. Кольчатая нерпа арктических морей России. – Мурманск: КНЦ РАН, 2003. 38 с.
- Огнетов Г.Н., Потелов В.А. Динамика заходов белухи в Белое море // Экология, 1978. Т. 4. С. 78–85.
- Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.
- Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. – Мурманск: ПИНРО, 1991. 221с.
- Орлова Э.Л. Роль промысла и хищников в формировании запасов рыб // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты: КНЦ РАН, 1994. С. 42–45.
- Орлова Э.Л., Пахомова. Н.А. Краткая характеристика прибрежного района и его сырьевых ресурсов // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты: КНЦ РАН, 1994. С. 30 – 34.
- Остапеня А.П. Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем. – Л.: Наука, 1979. С. 257–271.
- Отчет СевПИНРО о научно-исследовательской работе. – Архангельск: СевПИНРО, 2003. 152 с. (Цит. по: Житний, 2007).
- Охоцкий С., Ранк Х., Торбицкий Х. Первичная продукция и биомасса фитопланктона морей Балтики // Экосистемы Балтики. – Гдыня, 1980. Ч.2. С. 300–315.
- Павлов Д.С., Новиков Г.Г. К разработке биотехники разведения беломорской зубатки *Anarchichas lupus maris-albi* Berg. Опыт получения зрелых половых продуктов, инкубации икры и выращивая молоди // Вопросы ихтиологии, 1986. Т. 26. № 4. С. 540–548.
- Паленичко З.Г. Треска (*Gadus morhua maris-albi*) // Рыбы Белого моря. – Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1958. С. 92 – 98.
- Панкрусиев Г.А. Мезолит и неолит Карелии. – Л. 1978. Т. 1. 136 с.
- Пантюлин А.Н. Некоторые особенности структуры вод Белого моря // Труды Беломор. биол. станции МГУ, 1974. Т. 4. С. 7–13.
- Парсонс Т.Р., Такахашаи М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищ. пром., 1982. 432 с.
- Педашенко Н.А. Отчет о состоянии и деятельности Соловецкой биологической станции в 1897 г. // Труды СПб о-ва естествоиспытателей, 1897. Т. 28. Вып. 7. С. 224-57.
- Перцов Н.А., Флинт В.Е. Питание гаги Кандалакшского заповедника и роль ее в динамике литоральной фауны //Труды Беломор. биол. станции МГУ, 1963. Т.2. С.7–28.
- Перцова Н.М. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря // Труды Беломор. биол. ст. МГУ. 1962. Т. 1. С. 35 – 50.
- Перцова Н.М. Зоопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Труды Беломор. биол. станции МГУ. – М., 1970. Т. 3. С. 34–45.

- Перцова Н.М. Распределение зоопланктона в Бассейне и Кандалакшском заливе Белого моря // Исследования фауны морей. – Л.: Наука, 1980. Т. 13 (21). С. 4–55.
- Перцова Н.М. Жизненные циклы массовых видов копепод планктона Белого моря: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – М., 1984. 22 с.
- Перцова Н.М., Кособокова К.М. Соотношение полов и размножение *Pseudocalanus minutus* (Kroyer) // Океанология, 1996. Т. 35. № 5. С. 747–757.
- Перцова Н.М., Прыгункова Р.В. Зоопланктон // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 115–141.
- Печень-Финенко Г.А. Пищевая ценность детрита для морских планктонных животных // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. – Л.: Наука, 1987. С. 142–151.
- Пешеходько В.М., Титлянов Э.А. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами в нормальных и экстремальных условиях // Взаимодействие между водой и живым веществом. – М.: Наука, 1979. Т. 2. С. 70–75.
- Пилипас Н.И. Гетеротрофные микроорганизмы Белого и Баренцева морей и их биохимическая активность. // Вопросы загрязнения и самоочищения Белого и Баренцева морей. – Апатиты, 1977. С. 29–39.
- Плюснин Ю.М. Поморы. Современное состояние сельских общин побережья Белого моря. – Новосибирск, 1997. 55 с.
- Подражанская С. Г. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Белого моря // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 103–114.
- Покровская Т.Н. Географическая изменчивость и биология наваги рода *Eleginus* // Труды Ин-та океанологии, 1963. Т. 31. С. 19–110.
- Пономарев С.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб прибрежных экосистем Кандалакшского залива Белого моря: Автореф. канд. дис. канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2004. 24 с.
- Пономарева Л.А., Цихон-Луканина Е.А., Сорокин Ю.И. О потреблении фитопланктона и бактерий тропическими эвфаузидами // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. – М.: Наука, 1971. С. 81–89.
- Попов Л.А. Кольчатая нерпа как индикатор нарушения баренцевоморских экосистем // Труды Всесоюз. конф. по рациональному использованию биол. ресурсов украинских и внутренних морей СССР. – М., 1989. С. 306–312.
- Попов Л.А., Назаренко Ю.И. Морж в Белом море // Природа, 1977. Т. 7. С. 145.
- Попов Н.И., Федоров К.Н., Орлов В.М. Морская вода. Справочное руководство (состав, термодинамические характеристики, химические равновесия, химические свойства). – М.: Наука, 1979. 221с.
- Попов С.В. Названия студеных берегов. – Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1990. 192 с.
- Потелов В.А., Огнетов Г.Н. Состав группировок *Delphinapterus leucas* Pall. // Первый междунар. териол. конгресс. – М., 1974. Т. 2. С. 39.

- Потелов В.А., Огнетов Г.Н., Митибаева О.Н.* Морские млекопитающие восточных районов Карского моря и рекомендации по их хозяйственному использованию // IX Всесоюзн. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. С. 326–327.
- Потелов В.А., Нурдой Е.С., Фольков Л.П., Бликс А.С., Бондарев В.А.* О пищевых миграциях гренландского тюленя беломорской популяции по данным спутниковой телеметрии // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 189–191.
- Привольнев Т.И.* Промысел атлантического лосося в реках Ковда и Кереть // Рыбное хозяйство Карелии, 1933. Т. 2. С. 64–90.
- Примаков И.М.* Особенности распределения и жизненные циклы массовых форм зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. – СПб.: ЗИН РАН, 2002. 24 с.
- Примаков И.М.* Структура планктонного сообщества в устьевой части губы Чупа: опыт многомерного анализа // Труды Биол. НИИ СПбГУ, 2004а. Вып. 51. С. 138–152.
- Примаков И.М.* Гидрологический режим и первичная продукция в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря // Материалы VI научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». – СПб.: СПбГУ, 2004 б. С. 52–60.
- Примаков И.М., Бергер В.Я.* Продукция зоопланктонных ракообразных в Белом море // Биология моря, 2007. Т.33. №5. С. 356–360.
- Примаков И.М., Лезин П.А., Иванов М.В., Кулаковский Э.Е.* Пути оптимизации марикультуры мидий в Белом море. – М.: КМК, 2006. 72 с.
- Пронина О.А.* Основные направления исследований сырьевой водорослевой базы на Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 191–193.
- Пронина О.А.* Современное состояние сырьевых ресурсов водорослей Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск, 2001. С. 20–22.
- Прошкина-Лавренко А.И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1963. 148 с.
- Прыгункова Р.В.* Изменения численности массовых планктонных ракообразных Белого моря за 1961 и 1962 гг. // Исслед. фауны морей. – Л.: Наука, 1967. Вып. 7(15). С. 203–209.
- Прыгункова Р.В.* Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. – Л.: Наука, 1974. С. 4–55.
- Прыгункова Р.В.* Задачи и перспективы изучения зоопланктона как элемента экосистем Белого моря и кормовой базы рыб // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Кандалакша, 1987. Ч. 1. С. 57–61.

- Прыгункова Р.В.* Об исследованиях зоопланктона на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. – Л.: ЗИН АН СССР, 1987 а. С. 30–50.
- Прыгункова Р.В.* Многолетние изменения численности калянуса и уловов сельди в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 27–28.
- Прудковский А.А.* Питание некоторых массовых видов гидромедуз в Белом море: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2006. 25 с.
- Пуцаева Т.Я.* Кормовая база и питание личинок сельди в губе Палкина Белого моря в 1978г // Труды ПИНРО, 1981. Вып. 45. С. 82–87.
- Рабинерсон А.И.* Материалы по исследованию беломорской сельди (данные 1923 – 1924 гг.) // Труды Ин-та по изучению Севера, 1925. Вып. 25. С. 1–145.
- Разумов А.С.* Микробиальный планктон воды // Труды Всесоюзн. гидробиол. о-ва АН СССР, 1962. Т. 12. С. 60–199.
- Расс Т.С.* Общая характеристика ихтиофауны // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 3–13.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. – М.: Легкая и пищ. пром. 1983. 568 с.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.* Экология микроорганизмов пресных водоемов. – Л.: Наука, 1974. С. 1–194.
- Романенко Ф.А., Шиловцева О.А.* Изменения температурного режима на побережье Белого моря в XIX – XX вв. // Материалы X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ. – М.: «Гриф и К», 2006. С. 185–189.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Цикл углерода в арктических морях России. – М.: Наука, 2001. 267 с.
- Романкевич Е.А., Данюшевская А.И., Беляева А.Н., Русанов В.П.* Биогеохимия органического вещества арктических морей. – М.: Наука, 1982. 239 с.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений.* Под ред. А.В. Цыбань. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. 192 с.
- Румянцев В.Д., Гришина Г.А., Хураськин Л.Ц., Юсупов М.К.* Опыт оценки годового потребления пищи популяцией каспийского тюленя // Морские млекопитающие. Тезисы докладов VII Всесоюзного совещания. – М., 1978. С. 283.
- Русанова М.Н.* Питание наваги в губах Карельского побережья Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 119–126.
- Русанова М.Н., Хлебович В.В.* О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 гг. // Океанология, 1967. Т. 7. № 1. С. 164–167.
- Савваитимский А.П.* Итоги рыболовства и зверодобычи // Сов. Арктика, 1935. № 1. 70 с. (Цит. по: Кузнецов, 1960).

- Савинов В.М. Новые данные о первичной продукции Баренцева моря // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. – Апатиты, 1987. С. 66–70.
- Сапожников В.В. (ред.) Комплексные исследования экосистемы Белого моря. – М.: Наука, 1994. 123 с.
- Сапожников В.В. Морская гидрохимия в XXI веке // Новые идеи в океанологии. Т.1. Физика, химия, биология. – М.: Наука, 2004. С. 15–167.
- Сапожников В.В. Проблемы контроля состояния экосистем наиболее продуктивных районов Мирового океана // Повышение эффективности использования биологических ресурсов Мирового океана. – М.: ВНИРО, 2005. С. 76–77.
- Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив) Белого моря // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М., 1991. С. 111–119.
- Световидов А.Н. О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдей // Труды ихтиологической комиссии АН СССР. – М., 1953. Вып. 1. С. 99–109.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. Распределение и численность нерпы (*Pusa hispida*) и морского зайца (*Eryngnatus barbatus*) в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 139–141.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. Весеннее распределение атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus* L. в Белом море по материалам судовых наблюдений в 2005 – 2006 гг.) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 213–216.
- Светочева О.Н. Особенности питания рыбой нерпы (*Pusa hispida*) в Белом море // Морские млекопитающие Голарктики. – М., 2004. С. 498–504.
- Свешников В.А. Питание медуз как возможных конкурентов беломорской сельди // Труды Беломор. биол. станции МГУ, 1963. Т. 2. С. 246–249.
- Семенова А.В. Генетическая изменчивость малопозвоноковых сельдей рода *Clupea* северо-восточной Атлантики: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2004. 24 с.
- Сечин Ю.И. Некоторые вопросы прогнозирования уловов рыбы // Вопросы ихтиологии, 1985. т. 25. Вып. 5. С. 763–769.
- Сидоров М. О китоловстве и влиянии его на рыбную ловлю у берегов Архангельской губернии. – СПб., 1879. 165 с. (Цит. по: Кузнецов, 1960).
- Слонова С. А. Питание беломорской сельди *Clupea harengus maris-albi* // Вопросы ихтиологии, 1977. Т. 17. Вып. 6. С. 1077–1082.
- Скарлато О.А., Алексеев А.П. Пути повышения биологической продуктивности Белого моря // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1983. С. 5–13.

- Скарлато О.А., Каргин М.И., Киприянов И.С., Несветов В.А., Житний Б.Г., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.А. Марикультура мидий Белого моря. – Петрозаводск, 1985. 31 с.
- Скопинцев Б.А. Органическое вещество в природных водоемах // Труды ГОИН, 1950. Вып. 7 (9). С. 1–290.
- Смирнов Н.А., Федоров В.Д., Федоров В.В. Функционально-экологическое описание сезонного развития фитопланктона Белого моря // Журн. общ. биол., 1989. № 3. С. 22–35.
- Смирнов Н.П., Воробьев В.Н., Качанов С.Ю. Североатлантическое колебание и климат. – СПб., 1998. 122 с. (Цит. по: Филатов, 2004).
- Смирнова А.И., Терзиев Ф.С., Яковлева Н.П., Арсенчук М.О. Закономерности разномасштабной изменчивости элементов гидрометеорологического режима Белого моря, фоновые оценки их колебаний на современном этапе // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Беломорск, 2001. С. 2–29.
- Солдатов В.К. Рыбы реки Печоры // Труды Северн. научно-промысл. экспедиции. – М.–Петроград, 1924. Вып. 17. 73 с.
- Солдатова И.Н. Соленость воды как фактор, определяющий жизнедеятельность азовского понтогаммаруса // Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлантического океана. – М.: Ин-т океанол. АН СССР, 1980. С. 70–112.
- Сонина М.А. Треска Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.–Л., 1957. Вып. 1. С. 230–242.
- Сорокин А.А., Ванюхина Б.И., Касабов Р.В. Атлас распределения водорослей Белого моря как промысловое пособие по их рациональной эксплуатации // Природная среда, проблемы изучения и охраны биологических ресурсов морей СССР. – Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 47–49.
- Сорокин А.А., Ванюхина Б.И. Ландшафтные исследования при картировании промысловых макрофитов, их распределение и запасы // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 155–175.
- Сорокин Ю.И. Численность и продукция бактерий в толще воды центральной части Тихого океана // Океанология, 1971. Т. 11. № 1. С. 105–116.
- Сорокин Ю.И. Первичная продукция морей и океанов // Итоги науки и техники (общая экология, гидробиология, биоценология). – М.: ВИНТИ АН СССР, 1973 а. С. 7–46.
- Сорокин Ю.И. Бактериальная продукция в водоемах // Итоги науки и техники (общая экология, гидробиология, биоценология). – М.: ВИНТИ АН СССР, 1973 б. С. 47–101.
- Сорокин Ю.И. О механизме потребления растворимых органических веществ водными беспозвоночными // Журн. общ. биол., 1977. Т. 38. № 2. С. 185–197.
- Сорокин Ю.И. Черное море. – М.: Наука, 1982. 216 с.
- Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И. Количественная характеристика бактериопланктона юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана. – М., 1984. 333 с.

- Спангенберг Е.П., Леонович В.В. Птицы северо-восточного побережья Белого моря // Труды Кандалакшского государственного запovedника. – Мурманск, 1960. Вып. 2. С. 213–336.
- Стасенков В.А. Навага // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч.2. С. 29-50.
- Стасенков В.А. Состояние и проблемы рыбных промыслов в 1980–1990-х гг. // Проблемы изучения и рационального использования природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 37–41.
- Стасенкова Н.И. О заходах беломорской сельди в юго-восточные районы Баренцева моря по материалам 2002–2003 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 2005. С. 297–300.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т.5. Вып. 4. С.213–227.
- Сурков С.С. Распределение и запасы лысуна в Белом море. – Мурманск: ПИНРО, 1957. 60 с.
- Суценья Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. – Киев: Наукова думка, 1972. 195 с.
- Суценья Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. – Минск: Наука и техника, 1975. 207 с.
- Суценья Л.М., Хмелева Н.Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных // Докл. АН СССР, 1967. Т. 176. № 6. С.1428–1431.
- Суценья Л.М., Финенко З.З. Содержание взвешенного органического вещества в водах тропической Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами // Океанология, 1966. Т. 6. Вып. 5. С. 835–847.
- Талиев Д.Н. К познанию трески Белого моря // Известия Лен. ихтиол. ин-та, 1931. Т. 11. Вып. 2. С. 102–148.
- Тамбовцев Б.М. Сайка // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. – Л., 1952. С. 157–161.
- Тамбовцев Б.М. Биологические обоснования промысла беломорской сельди // Труды ПИНРО, 1956. Вып. 9. С. 234–242.
- Тамбовцев Б.М. Биология и современное состояние промысла беломорской сельди // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып.1. С. 44–73.
- Тамбовцев Б.М. О заходе атлантической сельди *Clupea harengus harengus* L. в Белое море // Труды ПИНРО, 1966. Вып. 17. С. 223–236.
- Тамбовцев Б.М. География рыбных промыслов Белого моря // Природа и хозяйство Севера. – Апатиты, 1971. С. 169–175.
- Тарвердиева М.И., Подражанская С. Г., Гнетнева Л.В. Питание сельди (*Clupea harengus maris-albi* Berg.) в разных районах моря // Морские гидробиологические исследования. – М.: Наука, 2000. С. 170–185.
- Теплинская Н.Г. Процессы бактериальной продукции и деструкции органического вещества в северных морях. – Апатиты: КНЦ РАН, 1990. 106 с.

- Теплинская Н.Г. Бактериопланктон // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 63–78.
- Теплинская Н.Г., Москвина М.И. Экологические группы в сапрофитном бактериопланктоне Баренцева и Белого морей // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. – Апатиты: КНЦ РАН, 1987. С. 71–83.
- Тимакова М.Н. Питание и пищевые взаимоотношения наваги и корюшки Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.–Л., 1957. Вып. 1. С. 185–221.
- Тимонов В.В. К вопросу о гидрологическом режиме в Горле Белого моря // Исследования русских морей, 1925. № 104. Вып. 1. С. 8–57.
- Тимонов В.В. О водообмене Белого и Баренцева морей // Труды Ин-та по изучению Севера. 1929. Т. 40. Вып. 1. С. 269–298.
- Тимонов В.В. Схема общей циркуляции вод бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод // Труды Гос. океанограф. ин-та, 1947. Вып. 1. С. 118–131.
- Тимонов В.В. Главные особенности гидрологического режима Белого моря // Сборник памяти Ю.Ю. Шокальского. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 206–236.
- Тимохина А.Ф. Продукция массовых видов зоопланктона в Норвежском море // Труды ПИНРО, 1968. Вып. 23. С. 173–192.
- Тимошенко Ю.К. К вопросу о питании гренландского тюленя // Сб. научно-исслед. работ. – Архангельск, 1963. С. 48–52.
- Тимошенко Ю.К. Состояние исследований и перспективы промысла кольчатой нерпы в Белом, Баренцевом и Карском морях // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 1984. С. 104–109.
- Тимошенко Ю.К. Гренландский тюлень // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995 а. Ч. 2. С. 131–146.
- Тимошенко Ю.К. Кольчатая нерпа // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995б. Ч. 2. С. 147–149.
- Тимошенко Ю.К. Редкие и находящиеся под угрозой вымирания виды ластоногих // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995в. Ч. 2. С. 150–151.
- Тимошенко Ю.К. Современное состояние беломорской популяции гренландского тюленя // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 200–201.
- Тимошенко Ю.К. Динамика возрастного состава беломорской популяции гренландского тюленя // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 2002. С. 443–454.
- Томилин А.Г. Морские млекопитающие и их биоценотические связи с другими группами морской фауны // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. – М.: Наука, 1970. С. 169.

- Трошков В.А. К характеристике зоопланктона Горла Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 129–130.
- Трошков В.А., Фролов С. Б. Особенности нереста сельди в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря в 1998–1996 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 202–203.
- Трошков В.А., Фролов С. Б. К оценке продукционных возможностей пелагиали Двинского залива Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 2005. С. 310–313.
- Трошков В.А., Слонова С.А. Зоопланктон Белого моря и его роль в питании беломорской сельди // Биологические ресурсы побережья российской Арктики. – М.: ВНИРО, 2000. С.150–164.
- Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Известия ГосНИОРХ, 1972. Т. 71. С. 71–128.
- Усачов П.И. Фитопланктон в районе Северного Полюса // Труды Всесоюзн. гидробиол. о-ва. 1961. Т. 11. С. 189–208.
- Федоров В.Д. Доминирующие формы фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР, 1969. Т. 188. №3. С. 694 – 696.
- Федоров В.Д. Сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения их структуры // Ботан. журн., 1970. Т. 55. № 5. С. 626–637.
- Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биологические науки, 1987. № 8. (Цит. по: Федоров, 2004).
- Федоров В.Д. Изменения в природных биологических системах. – М.: РАГС, 2004. 368 с.
- Федоров В.Д., Бобров Ю.А. Сезонные изменения некоторых показателей продуктивности фитопланктона Белого моря // Известия АН СССР, 1977. Сер. биол. № 1. С. 104–112.
- Федоров В.Д., Корсак М.Н., Бобров Ю.А. Некоторые итоги изучения первичной продукции фитопланктона Белого моря // Гидробиол. журн., 1974. Т. 10. № 5. С. 9–14.
- Федоров В.Д., Смирнов Н.А., Кольцова Т.И. Сезонные комплексы фитопланктона Белого моря и анализ индексов сходства // Известия АН СССР, 1982. Сер. биол. № 5. С. 715–721.
- Федоров В.Д., Ильяш Л.В., Кольцова Т.И., Сарухан-Бек К.К., Смирнов Н.А., Федоров В.В. Экологические исследования фитопланктона // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб., 1995. Т. 1. С. 79–91.
- Федосеев Г.А. Некоторые итоги и современные проблемы изучения ластоногих // Зоология позвоночных. Т. 6. Морские млекопитающие. – М. 1974. С. 87–137.
- Федяков В.В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. – Л.: ЗИН РАН, 1986. 126 с.
- Федяков В.В., Шереметьевский А.М. Характеристика биоценозов илисто-песчаной литорали губы Чупа белого моря // Труды ЗИН РАН, 1991. Т. 233. С. 148–157.

- Филатов Н.Н. (ред). Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 224 с.
- Филатов Н.Н., Тержевик А.Ю., Литвиненко А.В., Дружинин П.В., Нелов И.А., Савчук О.П. Исследования Белого моря и его водосбора как социо-эколого-экономической системы // Водные ресурсы европейского севера России: итоги и перспективы исследований. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 436–462.
- Финенко З.З., Остапеня А.П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного Тихого океана. – М., 1971. С. 241–250. (Цит. по: Печень-Финенко, 1987).
- Флячинская Л.П., Лезин П.А. Ларватор и бентос. Неидентифицируемые личинки двусторчатых моллюсков в Белом море // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 141–142.
- Фукс Г.В. Некоторые черты биологии беломорской трески в районе мыса Картеш и ближайших островов // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. С.143– 144.
- Халаман В.В., Бергер В.Я. Плавающие водоросли и ассоциированная с ними фауна в Белом море // Океанология, 2006. Т. 46. № 6. С. 689–695.
- Харвей Х.В. Современные успехи химии и биологии моря. – М.: Госиздат иностр. лит., 1948. 224 с.
- Хайлов К.М. Прижизненные выделения органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны //Труды Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР, 1964а. Т. 5. № 9. С. 49–53.
- Хайлов К.М. О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду // Ботан. журн., 1964 б. Вып. 43. № 3. С. 338–342.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. – Киев: Наукова Думка, 1971. 252 с.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука, 1974. 230 с.
- Хлебович В.В., Комендантов А.Ю., Яковишина Л.Я. Соленостная зависимость поглощения растворенного в воде глицина беломорскими и япономорскими *Mytilus edulis* // Зоол. журн., 1982. Т. 61. Вып. 5. С. 783–787.
- Хлебович Т.В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. – Л.: Наука, 1974. С. 56–64.
- Хмызникова В.Я. Распределение количества планктона в Бассейне Белого моря как показатель гидрологических полюсов тепла и холода // Труды Гос. океаногр. ин-та, 1947. Т. 1(13). С. 155–168.
- Хорн Р. Морская химия (структура воды и химия гидросферы). – М.: Мир, 1972. 400 с.
- Хузин Р.Ш. Эколого-морфологический анализ различий и перспективы промысла гренландского тюленя беломорской популяции. – Мурманск, 1972. 174 с.

- Цыбань А.В., Теплинская Н.Г., Пфейфере М.Ю., Баринова С. П. Микробиологическая индикация качества морской среды // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. – Л., 1981. С. 14–24.
- Чапский К.К. Тюлени подсемейства Phocinae и их хозяйственное значение: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Л.: ЗИН АН СССР, 1948. 20 с.
- Чапский К.К. Некоторые экологические обоснования сезонной динамики ареала беломорской популяции гренландского тюленя // Труды совещания по экологии и промыслу морских млекопитающих. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 12. С. 150–163.
- Чекунова В.И., Рыкова Т.И. Энергетические потребности антарктического рачка *Euphasia superba Dana* // Океанология, 1974. Т. 14. Вып. 3. С. 526–531.
- Чернов В.К. Водоросли Белого моря. – Петрозаводск: Госиздат КФССР, 1945. 45 с.
- Численко Л.Л. Роль Harpacticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитаги Белого моря // Зоол. журн., 1961. Т. 11. Вып.7. С. 983–996.
- Численко Л.Л. Гарпактициды (Copepoda: Harpacticoida) Карельского побережья Белого моря // Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. – Л.: Наука, 1967. С. 48–196.
- Чудинова Е.А. Распределение содержания растворенного кислорода, pH и фосфатов в губе Палкина Белого моря (по результатам экспедиционных исследований) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 50–52.
- Чуксина Н.А. Об обеспеченности пищей личинок беломорской сельди в 1967–1968 гг. // Матер. рыбохоз. исслед. северного бассейна, 1970. Вып. 16. Ч. 2. С. 153–157.
- Шереметевский А.М. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной камчатки и Новосибирского мелководья. – Л.: Наука, 1987. 135 с.
- Шерстков А.С. Новые данные по биологии полярной камбалы Онежского залива Белого моря // IV Междун. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». – Вологда, 2005. Ч.2. С.253–256.
- Шерстюк В.В. Калорийность кормовых организмов Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн, 1971. Т. 7. № 6. С. 99–103.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Булгакова Ю.В., Мирзоян З.А., Мартынюк М.А. Гребневики вселенцы *Mnemiopsis leidi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Черного моря // Известия РАН, 2003. Сер. биол. № 2. С. 225–235.
- Шилин М.Б., Саранчова О.Л. Полярная аквакультура. – СПб.: Изд-во РГГМУ, 2005. 172 с.
- Ширшов П.П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовыми условиями // Труды Архангел. ин-та, 1937. Т. 82. С. 47–113.
- Шокальский Ю.М. Океанография. – Петроград, 1917. 616 с.

- Шошина Е.В. Фукусовые водоросли // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. – Апатиты: КНЦ РАН, 1998. 628 с.
- Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря. – М.: Агропромиздат, 1985. 224 с.
- Щеголева Е.Н. Долгосрочные прогнозы весенних ледовых явлений на Белом море // Труды Центр. ин-та прогнозов. – М., 1958. Вып. 76. С. 31–43.
- Эпштейн Л.М. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 315–342.
- Эпштейн Л.М. Зоопланктон Белого моря и его значение в питании сельди // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. – М.–Л., 1963. Вып. 1. С. 98–104.
- Яблоков А.В., Назаренко Ю.И. Поддержание оптимальной возрастной структуры – основа рациональной эксплуатации популяции гренландского тюленя (*Pagophoca groenlandicus*) // Экология, 1986. № 2. С. 51–56.
- Яблонская Е.А. Пищевые цепи населения южных морей СССР // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. – М.: Наука, 1971. С. 12–31.
- Яблонская Е.А., Луконина Н.К. К вопросу о продуктивности Аральского моря. Интенсивность образования продукции зоопланктона // Океанология, 1962. Т. 2. № 2. С. 298 – 304.
- Якобсон Р.П. Отчет по обследованию рыболовных угодий Александровского и Кемского уездов Архангельской губернии // Материалы к познанию русского рыболовства, 1914. Т. 3. Вып. 2. 110 с.
- Яковенко М.Я. Беломорская популяция гренландского тюленя и перспективы ее эксплуатации // Труды ПИНРО, 1967. Вып. 21. С. 6–18.
- Яковенко М.Я. Состояние запасов и перспективы промысла морских млекопитающих в Белом море // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. – Л.: ЗИН АН СССР, 1983. С. 80–88.
- Яковенко М.Я. Горбуша как объект рыболовства в беломорском бассейне // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 35–38.
- Яшнов В.А. Планктическая продуктивность северных морей СССР // К 135-летию юбилею Московского общества испытателей природы. – М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1940. С. 1–86.
- Agatova A.I., Torgunova N.I., Lapina N.M., Kirpichev K.B. Organic matter and Its Biochemical Composition in various Ecosystems of the White Sea // Oceanology, 2003. Vol. 43. P. 573-584.
- Akvaplan-niva report. – Tromso, 1996. № 412.684.01. 78 pp.

- Anderson J.W. The uptake and incorporation of glycine by the gills of *Rangia cuneata* (Gray) (Mollusca: Bivalvia) in response to variations in salinity and sodium // Physiological ecology of estuarine organisms. Columbia: Univ. South. Calif. Press. 1975. P. 90–12.
- Andrews P., Williams P.J.L. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. III. Measurements of the oxidation rates and concentrations of glucose and amino acids in sea water // J. mar. biol. Ass. U.K. 1971. Vol. 51. P. 111–125.
- Asmus H. Secondary production of an intertidal mussel bed community to its storage and turnover components. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 39. P. 251–266.
- Atkinson E.G., Wacasey J.W. Sedimentation in Arctic Canada: particulate organic carbon flux to a shallow marine benthic community in Frobisher Bay // Polar Biology. 1987. Vol. 8. P. 3–7.
- Barrera-Oro E. Review. The role of fish in the Antarctic marine food web: Difference between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic peninsula // Antarct. Sci. 2002. № 4. Vol. 14. P. 293–309.
- Bartberger C.A., Pierce S.K. Relationships between ammonia excretion rates and hemolymph nitrogenous compounds of a eurihaline bivalve during low salinity acclimation // Biol. Bull. 1976. Vol. 150. №1. P. 1–14.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg – Tromso: Derzavets Publisher. 2001. 157 pp.
- Berger V., Kosobokova X. Zooplankton // White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg – Tromso: Derzavets Publisher. 2001. P. 31–40.
- Berger V.Ja., Naumov A.D. General features of the White Sea // Berichte zur Polarforschung. 2000. №. 359. P. 3–13.
- Berger V.Ja., Naumov A.D. Biological invasions in the White Sea // Invasive aquatic species of Europe. 2002. P. 235–239.
- Berger V.Ja., Naumov A.D., Usov N.V., Zubaha M.A., Smolyar I., Tatusko R., Levitus S. 36-Years Time-Series (1963–1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea. St. Petersburg–Silver Spring. 2003. 362 pp.
- Bergreen U., Hansen B., Kiorboe T. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa*: Implications for the determination of copepod production // Mar. Biol. 1988. Vol. 99. P. 341–352.
- Bernard R.F. Physiology and mariculture of some northeastern Pacific bivalve mollusks // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 63. 1983. 24 pp.
- Beukema J.J., de Vlas J. Population parameters of the lugworm *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. // Netherlands J. of Sea Research. 1979. Vol. 13 (3/4). P. 331–353.
- Bigelow H.B., Schroeder W.C. Fishes of the Gulf of Maine // Bull. Fish and Wildlife Serv. 1953. Vol. 53. № 74. 577 pp.
- Blegvad H. An epidemic disease of the eelgrass (*Zostera marina* L.) // Rep. Dan. Biol. 1934. Vol. 39. P. 72–79.

- Boersma M., Malzahn A.M., Greve W., Javidpour J.* The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea // Helgoland marine research. 2007. Vol. 61. № 2. P. 153–155.
- Borgman U., Loveridge C., Cove R.* A rapid method for the estimation of and some factors affecting copepod production rates in the Burlington Canal // J. Fish. Res. Board. Can. 1979. Vol. 36. № 10. P. 1256–1264.
- Boynton W.R., Hall C.A., Falkowski P.G.* Phytoplankton productivity in aquatic ecosystems // Physiological plant ecology. Berlin-N.Y.: Springer-Verlag. 1983. P. 305–327.
- Boysen-Jensen P.* Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909–1917 // Rep. Danish. Biol. Stat. 1919. Vol. 26. P. 1–44.
- Brey T., Arntz W. E., Pauly D., Rumohr H.* *Arctica (Cyprina) islandica* in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance. // J. exp. mar. biol. ecol. 1990. Vol. 136. P. 217–235.
- Bush A.O., Fernandez J.C., Esch G.W., Seed J.R.* Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. 2001. 566 pp.
- Butcher R.* Report on the present condition of the eel-grass on the coast of England, based on survey during August to October (1933) // Journ. Du Conseil. 1934. Vol. 9. №1. P. 34–41.
- Chambers M. R., Milne H.* The production of *Macoma balthica* (L.) in Ythan Estuary // Estuar. Coast. Mar. Sci. 1975. Vol. 3. P. 443–455.
- Conover R.J.* Assimilation of organic matter by zooplankton // Limnol. and Oceanogr. 1966. Vol. 11. № 3. P. 338–345.
- Crawford C.M., MacLeod C.K.A., Mitchell I.M.* Effects of shellfish farming on the benthic environment // Aquaculture. 2003. Vol. 224. P. 117–140.
- Dahlback B., Gunnarson L. A.* Sedimentation and sulphate reduction under a mussel culture // Mar. Biol. 1981. Vol. 63. P. 269–275.
- Dahle S., Savinov V., Savinova T.* Contaminants // White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg – Tromso: Derzavets Publisher. 2001. P. 123–136.
- Davidson F.A., Hutchinson S.J.* The geographic distribution and environmental limitations of the pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // Bull. U.S. Bur. Fish. 1938. Vol. 48. № 28. P. 667–692.
- Dauvin J.C.* Life cycle, dynamics and productivity of Crustacea–Amphipoda from the western English Channel. 5 *Ampelisca sarsi* Chevreux. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1989. Vol. 128. P. 31–56.
- Dexter R.* Restoration of the *Zostera* faciation at the cape // Ann. Massachusetts Ecology. 1950. Vol.31. № 2. P. 115–121.
- Dunbar M.J.* Arctic marine ecosystems // Oceanus. 1986. Vol. 29. № 1. P. 36–40.
- Elton Ch.* Animal Ecology. New York. 1947. 3d ed. 715 pp.
- Ferguson J.C.* Uptake and release of free amino acids by starfishes // Biol. Bull. 1971. Vol.141. P. 122–129.
- Finenko Z.Z., Zaika V.E.* Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea // Mar. Food Chains. Edinburg: Oliver and Boyd. 1970. P. 32–44.

- Fischer-Piette E., K. Heim et K. Lami.* Note preliminaire sur une maladie bacterienne des Zosteres // Comptes rendus hebdomadarires des seances de L'Academie des sciences. Paris. 1932. № 195. P. 115–121.
- Fuhram J.A.* Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: The microbial food web // Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. 1992. P. 361–383.
- Fuhram J.A., Noble R.T.* Viruses and protests cause similar bacterial mortality in coastal seawater // Limnol. Oceanogr. Vol. 40. № 7. 1995. P. 1236–1242.
- Furgal C. M., Innes S., Vovaes K.M.* Characteristics of ringed seal *Phoca hispida*, subhivern structure and breeding habitat and the effects on predation // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74. № 5. P. 858–874.
- Galaktionov K.V.* Marine and coastal birds // White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg – Tromso: Derzavets Publisher. 2001a. P. 77–86.
- Galaktionov K.V.* Marine mammals // White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg–Tromso: Derzavets Publisher. 2001b. P. 87–94.
- Galkina V.N.* Microflora of bottom sediments of the White Sea Basin // Trudy Zool. Ins. Ross. Acad. Nauk. 2000. Vol. 286. P. 35–40.
- Galkina V.N.* Microflora of bottom sediments of the White Sea Basin // Экологические исследования беломорских организмов. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 22–24.
- Graf G.* Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community // Nature. 1989. Vol. 341. P. 437–439.
- Gulland C. L.* Fish stock assesment. Chichister. 1983. 315 pp.
- Haug T., Kroyer A., Nilssen K., Ugland K., Aspholm P.* Harp seal (*Phoca groenlandica*) invasion in Norwegian coastal waters: age composition and feeding habits // ICES Journal of Marine Science. 1991. Vol. 48. P. 363–371.
- Haug T., Nilssen K., Oien N., Potelov V.* Seasonal distribution of harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Barents Sea // Polar Research. 1994. Vol. 13. P. 163–172.
- Hellebust I.A.* Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton // Limnol. and Oceanogr. 1965. Vol. 10. № 2. P. 176–184.
- Humboldt A.* Essai sur la geographie des plantes, accompagne d'une tableau physique des regions equinoxiales. 1805. Paris. 500 pp. (Цит. по: Бабков, Голиков, 1984).
- Hunstmann A.* Disease in eel-grass // Biol. Board. Canad. 1933. Vol. 31. P. 11.
- Hutchinson S.J., Dymond J.R.* Pacific salmon non established in Atlantic waters // Science. 1940. Vol. 91. № 2367. P. 447–449.
- Jarre A.* Distribution and growth of *Diastylis rathkei* (Crustacea: Cumacea) in Kiel Bay, Western Baltic. // Meersforsch. Vol. 32. 1989. P. 204–217.
- Javidpour J., Sommer U., Shiganova T.A.* First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Baltic sea // Aquat. Invasions. 2006. Vol.1. P. 295–298.
- Jenkins W.A.* Oxygen utilization rates in North Atlantic subtropical gyre and primary production in oligotrophic systems // Nature. 1982. Vol. 300. P. 246–248.

- Jorgensen N.O.G.* Annual variation of dissolved free primary amines in estuarine water and sediments // *Oecologia*. 1979. Vol.40. № 2. P. 207–217.
- Kaitala S., Shavykin A., Volkov V.* Environmental GIS database for the White Sea // *Proc. Open source GIS–Grass users conference*. 2002. Trento. P. 11–13.
- Kiorboe T., Nielsen T.G.* Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate coastal ecosystem. 1. Copepods // *Limnol. and Oceanogr.* 1994. Vol. 39. № 3. P. 493–507.
- Kleiber M.* The fire of life. 1975. New York. 453 pp.
- Krogh A.* Dissolved substances as food of aquatic organisms // *Biol. Rev.* 1931. Vol. 6. P.412–442.
- Laws R.M.* Seals and whales of the South Ocean // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 1977. Vol. 279. № 963. P. 81–92.
- Lear W.H.* The pink salmon transplant experiments in Newfoundland // *Salmon ranching*. Academic Press. 1980. P. 213–243.
- Lebedev V., Aizatulin T., Khailov K.* The living ocean. M. 1989. 326 pp.
- Lenz J.* On detritus as a food source for pelagic filter-feeders // *Mar. Biol.* 1977. Vol. 41. № 1. P. 39–48.
- Levander K.M.* Zur Kenntnis des Küstenplanktons im Weissen Meere // *Meddelanden af Societats pro Fauna et Flora Fennica*. Helsingfors. 1916. Vol. 42. P. 150–158. (Цит. по: Ильяш и др., 2003).
- López-Jamar E., González G., Mejuto J.* Ecology, growth and production of *Thyasira flexuosa* (Bivalvia, Lucinacea) from Ría de la Coruña, North-West Spain. // *Ophelia*. Vol. 27 (2). 1987. P. 111–126.
- Lozan J.L., Lampe R., Matthaus W., Rachor E., Rumohr H., Westernhagen H.* Warnsignale aus der Ostsee: wissenschaftliche Fakten. Berlin. Parey. 1996. 385 pp.
- Lydersen Ch., Giertz J.* Studies on the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber, 1775) in its breeding habitat in Kongsfiorden, Svalbard // *Polar res.* 1986. Vol. 4. № 6. P. 57–63.
- Lydersen C., Agantyr S.V., Wig O., Oristland T.* Feeding habits of Northeast Atlantic harp seal (*Phoca groenlandica*) along the summer ice edge of the Barents Sea. // *Canadian Journals of Fisheries and Aquatic Science*. 1991. Vol. 48. P. 2180–2183.
- Machotin V.V., Novikov G.G., Soin S.G., Timeiko V.N.* The peculiarity of the development of the White Sea cod. *Flodeveigen rapporster*. 1984. Vol. 1. P. 105–120.
- Mare M.E.* A study of marine benthic community with special micro-organisms // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 1942. Vol. 25. P. 517–554.
- Markussen N.H., Oristland N.A.* Viderentvikling og anvendelse av simulerings modellen // *Seaerg. Gronlandselens Matbehov*. Oslo. 1985. № 3. 61 pp.
- Marshall S.M.* On the biology of small copepods in Loch Striven // *J. Marine Biol. Assoc. U.K.* 1949. Vol. 28. № 1. P. 45–122. (Цит. по: Прыгункова, 1974).
- Mayzaud P., Errhif A., Bedo A.W.* Distribution of plankton lipids and their role in the biological transformation of Antarctic primary production // *J. Mar. Systems*. 1998. Vol. 17. P. 391–410.

- Ménard F., Gentil F., Dauvin J.-C.* Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Siene (eastern English Channel). // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1989. Vol. 133. P. 151–167.
- Monakov A. V., Sorokin Y.I.* Some results of investigations on nutrition of aquatic animals // Productivity problems of freshwaters. Warszawa-Krakow. 1972. P. 765–773.
- Morita R. Y.* Psychrophilic bacteria // *Bacteriol. Rev.* 1975. Vol. 39. P. 144–167.
- McLusky D.S.* North Sea estuaries // Senckenberg Conference “North Sea 2000 // Burning Issues of North sea Ecology”. Senckenberg. Marit. 2001. Vol. 31. №2. P. 177–186.
- Naumov A.* Benthos // White Sea. Ecology and Environment. St. Petersburg–Tromso: Derzavets Publisher. 2001. P. 41–54.
- Naumov A.D., Berger V.Ja., Galaktionov K.V.* Features of the White Sea Ecosystems: The Structure and Dynamics of Benthic and Pelagic Communities // *Oceanology.* 2003. Vol. 43. Suppl. 1. S. 134–143.
- Naumov A.D., Fedyakov V.V.* New Results on the Macro-Zoobenthos of the White Sea Deep Basin. Part I. Macrobenthos of The White Sea Deep Basin // *Berichte zur Polarforschung.* 2000. № 359. P. 54–71.
- Nichols J.H., Thompson A.B.* Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. // *J. Plankton Res.* 1991. Vol. 13. P. 661–671.
- Nilssen K.T., Ahlquist I., Eliassen J.-E., Haug T., Lindblom L.* Studies of food availability and diet of harp seals (*Phoca groenlandica*) in southeastern Barents Sea in February 1993. // *ICES CM.* 1994. № 12. 24 pp.
- Oyenekan J. A.* Population dynamics and secondary production in an estuarine population of *Nephtys hombergii* (Polychaeta: Nephtidae). // *Marine Biology.* 1986. Vol. 93. P. 217–223.
- Oyenekan J. A.* Population dynamics and secondary production in an estuarine population of *Caulleriella caputesocis* (Polychaeta: Cirratulidae). // *Marine Biology.* 1987. Vol. 95. P. 267–273.
- Oyenekan J. A.* Population dynamics and secondary production in *Mellina palmata* (Polychaeta: Ampharetidae). // *Marine Biology.* 1988. Vol. 98. P. 247–251.
- Pandian T.G.* Mechanisms of Heterotrophy // O. Kinne (ed.). *Marine Ecology.* London – NY – Sydney – Toronto: John Wiley & Sons. 1975. Vol. 2. P.1. P. 61–258.
- Pantuyulin A.N.* White Sea as a large-scale estuarine system // *Geophysical Research Abstracts.* 2001. Iss. 3. P. 5–21.
- Pantuyulin A.N.* Hydrological system of the White sea // *Oceanology.* Suppl. 1. 2003. Vol. 43. S. 1–14.
- Pauly D.* On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fishes // *J. Cons. Int. Exp. Mer.*, 1980. Vol. 39. N 2. P. 175–192.
- Petersen C.G.* Wasting disease of eel-grass (*Zostera marina*) // *Nature.* 1934. Vol. 132. № 7. P. 12–17.

- Petersen G.H.* The Eastern Mediterranean shelf ecosystems in global connection including some biological and geological implication // *Mediterranean Mar. Ecosyst.* Heraclion–New York–London. 1985. P. 147–162.
- Peterson B.J.* Aquatic primary production and the  $^{14}\text{C}$ - $\text{CO}_2$  method: a history of the productivity problems // *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 1980. Vol. 11. P. 359–385.
- Pierce S.K., Greenberg M.J.* The initiation and control of free amino acid regulation of cell volume in salinity stressed marine bivalves // *J. Exp. Zool.* 1973. Vol. 59. №3. P. 435–446.
- Pihl L.* Exposure, vegetation and sediment as primary factors for mobile epibenthic faunal community structure and production in shallow marine soft bottom areas. // *Netherlands J. of Sea Research.* 1986. Vol. 20 (1). P. 75–83.
- Platt T., Sathyendranath S, Longhurst A.* Remote sensing of primary production in the ocean: Promise and fulfillment // *Philos. Trans. Roy. Soc. London.* 1995. Vol. 348. P. 191–202.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J.* Energetics of microbial food webs // *Hydrobiologia.* 1988. Vol. 159. № 1. P. 7–18.
- Primakov I.M.* The impact of hydro-meteorological conditions on primary production // *Zoological Session. Annual Reports. St.-Petersburg. Zoological Institute of RAS.* 2005. P. 83–90.
- Putter A.* Die Ernährung der Wassertiere und Stoffhaushalt der Gewässer. G. Fischer. Jena. 1909. (Цит. по: Pandian, 1975).
- Rat'kova T., Savinov V.* Phytoplankton // *White Sea. Ecology and Environment.* St. Petersburg–Tromso: Derzavets Publisher. 2001. P. 23–30.
- Reinhard L.* Zur Kenntniss der Bacillariaceen des Weissen Meeres // *Bulletin de la societe imperiale des naturalists.* Moscou. 1882. Vol. LVII. P. 297–304. (Цит. по: Ильяш и др., 2003).
- Renn C.* The wasting disease of *Zostera marina* // *Biol. Bull.* 1936. Vol. 70. № 1. P. 125–132.
- Rees H. L.* Population investigations off the north-east coast of England: Community structure, growth and production of benthic macrofauna. // *Marine Environ. Research.* 1983. Vol. 9. P. 61–110.
- Robertson A. I.* The relationship between annual production: biomass rations and lifespans for marine macrobenthos. // *Oecologia (Berl.).* Vol. 38. 1979. P. 193–202.
- Riley G.A.* Particulate organic matter in sea water // *Adv. Marine Biol.* 1970. Vol. 8. P. 1–118.
- Rilley G.A., Wangersky P.G., Hemmert P.J. van.* Organic aggregates in tropical and subtropical surface waters of the North Atlantic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 1964. Vol. 9. P. 546–550.
- Samnel S., Shah N.M., Fogg G.E.* Liberation of extracellular products of photosynthesis tropical phytoplankton // *J. Exp. Mar. Biol. Assoc. UK.* 1969. Vol. 51. № 4. P. 793–798.
- Sarvala J., Uitto A.* Production of the benthic amphipodes *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago. // *Ophelia.* 1991. Vol. 34 (2). P. 71–90.

- Seki H.* Role of bacteria as food for plankton // Inform. Bull. Planktonology (Japan). 1966. № 13. P. 54–62.
- Seki H., ZoBell C.E.* Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench // Journ. Oceanogr. Soc. of Japan. 1967. Vol. 23. № 4. P. 182–188.
- Sergeant D.E.* Feedling rates of Cetacea // Fisk. Dir. Skr. Havunders. 1969. Vol. 15. P. 246–258.
- Shelford V.* Some concepts of bioecology // Biologist. 1970. Vol. 52. P. 59–71.
- Shick J.M.* Effect of salinity and starvation on the uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* // Biol. Bull. 1973. Vol. 144. № 1. P. 172–79.
- Sieburth J.M.* Studies of algae substances in the sea. III. Production of extracellular organic matter by littoral marine algae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1969. Vol.3. № 290–298. P. 275 – 289. (Цит. по: Пешеходько, Титлянов, 1979).
- Sirenko B.I. (ed.).* List of species of free-living invertebrates of Eurasian arctic seas and adjacent deep waters. St. Petersburg. 2001. 132 pp.
- Siversten E.* On the biology of the harp Seal. Investigations carried out in the White Sea in 1925–1937 // Hvalradets Skrifter. Oslo. 1941. № 26. P. 116–127.
- Sivertsen E.E.* Ice algae in Barents Sea: types of assemblages, origin, fate and role in ice–edge phytoplankton bloom // Polar research. 1991. Vol.10. P. 277–287.
- Skaug J. H., Oien N.* An assessment framework suggested for use Within WGHARP. ICES CM 2001/ACFM: 08. SEA – 102.
- Sorokin Yu. I., Giovanardi O., Pranovi F., Sorokin P. Yu.* Need for restricting bivalve culture in the southern basin of the Lagoon of Venice // Hydrobiologia. 1999. Vol. 400. P. 141–148.
- Southward A.T.* Observations on the ciliary currents of the jelly-fish *Aurelia aurita* // Jour. Mar. Biol. Ass. U.K. 1955. Vol. 34. № 2. P. 201–216.
- Stephens G.C.* Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // Am. Zool. 1968. Vol. 8. P. 95–106.
- Stephens G.C.* Uptake of naturally occurring primary amines by marine annelids // Biol. Bull. 1975. Vol. 149. №3. P. 397–407.
- Stephens G.C., Schinske R.A.* Uptake of amino acids by marine invertebrates // Limnol. Oceanogr. 1961. Vol. 6. P. 175–181.
- Stephens G.C., Vircar R.A.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. 4.The influence of salinity on the uptake of amino acids by brittle star, *Ophiactis arenosa* // Biol. Bull. 1966. Vol.131. №1. P.172–185.
- Stewart M.G., Bamfort D.R.* Absorption of soluble nutrients by mid-gut of bivalve *Mya arenaria* // J. Moll. Stud. 1976. Vol. 42. №1. P. 63–73.
- Tamura T., Ohsumi S.* Estimation of total food consumption by cetacean in the worlds oceans // Inst. Cetacean Res. (ICR), Tokyo (Japan). 1999. P. 9–16.
- Tensley A.G.* The use and abuse of vegetational concepta and terms // Ecology. 1935. Vol. 16. P. 284–307.
- Teplynskaya N. G., Dudarenko O.N.* The bacterioplankton of the Barents and Kara seas // ICES C.M. 1984. Vol. 4. P. 1–18.

- Thienemann A.* Der Produktionsbegriff in der Biologie // Arch. Hydrobiol. 1931. Bd. 22, H. 4. S. 616–622.
- Urban-Rich J.* Latitudinal variations in the contribution by copepod faecal pellets to organic carbon and amino acid flux. Univ. Maryland at College Park. USA. 1997. Notes: 188 p.
- Valderhaug V. A.* Population structure and production of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineridae) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. // Marine Biology. 1985. Vol. 86. P. 203–211.
- Wacasey J. W., Atkinson E. G.* Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Arctic. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 39. P. 243–250.
- Warwick R. M., Georg C. L., Davis J. R.* Annual macrofauna production in a *Venus* community. // Estuar. Coast. Mar. Sci. 1978. Vol. 7. P. 215–241.
- Warwick R. M., Price R.* Macrofauna production in an estuarine mud-flat. // J. mar. biol. Ass. U. K. 1975. Vol. 55. P. 1–18.
- Wiig O.* Gronlandssel og selinvasjon Hva vet vi – hva tror vi? // Naturen. 1988. Vol. 2. P. 35–41.
- Winberg G.G.* Some interim results of Soviet IBP investigations on lakes: Productivity problems of freshwaters // Proc. IBP UNESCO symp. on productivity problems of freshwaters. Warszawa – Krakow. 1972. P. 363–381.
- Wolff W. J., de Wolf L.* Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, the Netherlands. // Estuar. Coast. Mar. Sci. 1977. Vol. 5. P. 1–24.
- Zelikman E.A., Gelfand V.I. Shifrin M.A.* Growth, reproduction and nutrition of some Barents Sea hydromedusae in natural aggregations // Mar. Biol. 1969. Vol. 4. P. 19–67.
- ZoBell C. E.* Marine Microbiology. Massachusetts. Waltham. 1946. 350 pp.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие.....	5
Введение.....	9
Глава 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	12
Глава 2. ОКЕАНОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ.....	25
1. Морфометрия.....	25
2. Климат.....	29
3. Гидрологический режим.....	33
Температура.....	33
Соленость.....	36
Водный обмен и гидродинамика.....	37
4. Гидрохимическая характеристика.....	40
Кислород и биогенные элементы.....	40
Органические вещества.....	41
Хлорофилл.....	61
Глава 3. ПЛАНКТОН.....	66
1. Бактериопланктон.....	66
2. Фитопланктон и криофлора.....	76
Фитопланктон.....	76
Криофлора.....	92
3. Зоопланктон.....	97
Глава 4. БЕНТОС.....	111
1. Микро- и мейобентос.....	112
Бактериобентос.....	112
Микрофитобентос.....	114
Мейобентос.....	115
2. Макробентос.....	117
Фитобентос.....	117
Зообентос.....	124

Глава 5. РЫБЫ.....	130
1. Общая характеристика массовых видов, их промысел и запасы.....	131
Сельдь.....	131
Навага.....	135
Семга.....	139
Треска.....	142
Камбалы.....	145
Зубатка.....	148
Корюшка.....	148
Ледовитоморский сиг.....	150
Мойва.....	151
Пинагор.....	152
Сайка.....	153
Прочие рыбы.....	154
2. Трофические взаимоотношения.....	157
3. Продукция и потребление пищи.....	161
Глава 6. МОРСКИЕ ПТИЦЫ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	165
1. Птицы	
Общая характеристика фауны.....	165
Роль птиц в экосистемах моря.....	173
2. Млекопитающие	
Общая характеристика фауны.....	177
Роль млекопитающих в экосистемах моря.....	196
Глава 7. ПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ БЕЛОГО МОРЯ.....	202
Заключение.....	227
Литература.....	246
Оглавление.....	290

***Бергер Виктор Яковлевич***

**ПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ БЕЛОГО МОРЯ**

**Исследования фауны морей, т. 60 (68)**

Утверждено к печати  
редакционно-издательским советом  
Зоологического института РАН  
План 2007 г.

Редактор *Т. А. Асанович*

Изготовители оригинал-макета *П. А. Лезин, Л. П. Флячинская*

---

Подписано к печати 26.11.07. Формат 70×100 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.  
Гарнитура «Bookman Old Style». Печать офсетная. Печ. л. 18.25.  
Тираж 450 экз. Заказ №

---

Зоологический институт РАН, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1  
Типография СПбГУ, 199061, Санкт-Петербург, В. О., Средний пр., 41