

УДК 574.583

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КОНДОПОЖСКОГО ЗАЛИВА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

М. Т. Сярки, Д. С. Коновалов*

Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185030),
*konovlov.daniil1998@gmail.com

Проведен анализ сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона в различных по глубине и трофическим условиям районах Кондопожского залива Онежского озера. Основой для анализа послужили данные сетных уловов зоопланктона за 1988–2021 гг. (130 станций, 386 проб). Траектории среднемноголетней сезонной динамики показателей получены сглаживанием методом скользящего среднего рядов данных, свернутых по показателю сезонности (сутки с начала года). Основное внимание уделено сезонным изменениям в распределении зоопланктона в столбе воды. В качестве одного из ведущих факторов вертикальной неоднородности среды рассматривается температурный режим, влияющий на сроки и масштаб стратификации вод. Вегетационный период по типу распределения зоопланктона разделяется на три этапа: весенний, летний и осенний. Общие закономерности динамики распределения зоопланктона сходны в пелагиали глубоководного района Онежского озера (глубина 75–100 м) и центральной части Кондопожского залива (глубина 75–80 м) и соответствуют изменениям вертикальной неоднородности столба воды. Из-за мелководности (до 17 м) и относительной закрытости от волнового перемешивания распределение зоопланктона вершинной части залива имеет особенности. В начале августа происходит перемешивание водной толщи и выравнивание вертикального распределения зоопланктона. Сравнение динамики обилия зоопланктона в районах, отличающихся по трофическим условиям, показало, что общие закономерности в поверхностном слое сходны, но в глубоких слоях существуют различия в сезонной траектории. В летний период биомасса зоопланктона в заливе в 2–3 раза превышала таковую в открытой части озера. Исследование сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона в столбе воды позволит уточнить закономерности функционирования пелагического планктона в условиях различных по температурному режиму лет, что актуально при изменении климата.

Ключевые слова: планктонные животные; трофические условия; термический режим; стратификация вод; эпилимнион; гипolimнион; пространственно-временная неоднородность среды

Для цитирования: Сярки М. Т., Коновалов Д. С. Сезонная динамика вертикального распределения зоопланктона Кондопожского залива Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 6. С. 82–96. doi: 10.17076/lim2023

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН).

M. T. Syarki, D. S. Konovalov*. SEASONAL DYNAMICS OF ZOOPLANKTON VERTICAL DISTRIBUTION IN KONDOPOGA BAY, LAKE ONEGO

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*konovalov.daniil1998@gmail.com

The article analyzes seasonal patterns in the vertical distribution of zooplankton in areas of Kondopoga Bay of Lake Onego with different depths and trophic conditions. The analysis was based on data from net catches of zooplankton in 1988–2021 (130 stations, 386 samples). Average multiannual seasonal trajectories of the indicators were obtained by moving-average smoothing of the data series collapsed by seasonality (day since the beginning of the year). The main focus was on seasonal variations in the distribution of zooplankton in the water column. The temperature regime affecting the timing and scale of water stratification is considered as one of the leading factors of the vertical heterogeneity of the medium. The growing season is divided into three stages according to the type of zooplankton distribution: spring, summer and autumn. The general patterns of zooplankton distribution are similar in the open deepwater area of Lake Onego (depth 75–100 m) and the central part of Kondopoga Bay (depth 75–80 m), and correspond to changes in the vertical heterogeneity of the water column. Due to shallowness (up to 17 m) and relative proximity of wave mixing, the distribution of zooplankton in the bay head has some specific features. In early August, the water column is mixed and the vertical distribution of zooplankton is leveled out. A comparison of the dynamics of zooplankton abundance in areas with different trophic conditions showed that the general patterns in the surface layer are similar, but the seasonal trajectories in the deeper layers vary. In summer, zooplankton biomass in the bay was 2–3 times that of the lake's open part. The study of the seasonal variation of the vertical distribution of zooplankton in the water column will provide insights into the patterns of pelagic plankton functioning in years with different temperature conditions, which is relevant under climate change.

Keywords: planktic animals; trophic conditions; thermal regime; water stratification; epilimnion; hypolimnion; spatio-temporal heterogeneity of the environment

For citation: Syarki M. T., Konovalov D. S. Seasonal dynamics of zooplankton vertical distribution in Kondopoga Bay, Lake Onego. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 6. P. 82–96. doi: 10.17076/lim2023

Funding. The work was carried out under state assignment to the Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre RAS.

Введение

Вертикальная неоднородность среды является одной из главных концепций лимнологии, и без нее невозможно понимание многих гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических процессов [Китаев, 2007; Wilson et al., 2020]. Сезонные явления в водной толще – термический бар и термоклин, прямая и обратная стратификация – оказывают влияние на жизнь планктонных организмов и развитие популяций. Если воздействие силы тяжести представляет собой постоянный вектор, то температура воды, ее плотность, содержание кислорода и прозрачность характеризуются цикличностью различных временных масштабов [Halliday et al., 2012; Баянов, Ананьев, 2015; Rajwa-Kuligiewicz et al., 2015]. Градиент факторов по вертикали в озерах выражен в масштабе

метров и десятков метров и значительно изменяется в сезонном аспекте.

Сроки изменения температуры, появления прямой и обратной стратификации, продолжительности ледостава и безледного периода, а также биологического лета (переход температуры воды через 10 °C) имеют определяющее значение для сезонных процессов развития планктонных организмов, популяций и сообществ [Wagner, Adrian, 2009; Сярки, 2015; Сярки, Фомина, 2019а; Фомина, 2022]. Известно, что климатические изменения влияют на экосистемы в основном за счет сдвигов сроков основных гидрологических явлений, из-за которых возможны фенологические несоответствия между процессами [Izmest'eva et al., 2016; Matsuzaki et al., 2020]. Жизненные циклы планктонных видов зоопланктона синхронизированы с сезонной цикличностью их условий, поэто-

му особую актуальность приобретает изучение сезонной динамики как процесса, фенологии сообществ, формализации среднесезонных особенностей сезонных сукцессий и оценка их межгодовой изменчивости [Thackeray et al., 2006; Wagner, Adrian, 2009; Wilson et al., 2020].

Существующие методы описания годового цикла чаще всего представляют сезонную динамику как набор различных состояний сообщества: зимнее, весеннее, летнее и осеннее [Куликова и др., 1997; Кипрушина, 2009; Лазарева, Соколова, 2013; Фенева и др., 2016]. Реализуемый в настоящем исследовании подход представляет взгляд на сезонную динамику как на непрерывный циклический процесс, который складывается из закономерных и случайных аспектов [Калинкина и др., 2018]. Изучение основных закономерностей сезонных явлений основано на анализе среднесезонных траекторий динамики зоопланктона, его количественных и структурных характеристик, выявлении синхронности воздействия абиотических и биотических факторов, оценки сезонной и межгодовой изменчивости показателей.

Ранее были проведены анализ и формализация сезонной динамики обилия пелагического зоопланктона в столбе воды [Сярки, 2015, 2024; Фомина, Сярки, 2018; Сярки, Фомина, 2019a]. Настоящая работа продолжает исследование сезонных аспектов распределения зоопланктона по глубине и является частью построения эмпирической модели среднесезонной динамики животных сообществ пелагиали Онежского озера с учетом его вертикального распределения.

Цель настоящей работы – изучение сезонных особенностей вертикального распределения зоопланктона Кондопожского залива.

Материалы и методы

Характеристика района исследования

Онежское озеро – одно из Великих озер Европы, отличается крупными размерами и на большей части своей акватории сохранило естественное состояние планктонной экосистемы с олиготрофным статусом.

Пелагическая часть озера характеризуется инертностью своих гидротермических и гидрохимических свойств. Залив Большое Онего характеризуется большими глубинами (~100 м), свободным водообменом с центральным плесом Онежского озера, олиготрофным статусом, высоким качеством воды и низким ($P_{\text{общ}} 7\text{--}10 \text{ мкг/л}$) содержанием биогенных элементов [Крупнейшие..., 2015; Теканова и др., 2019].

Кондопожский залив – один из крупнейших ($S = 225 \text{ км}^2$) и наиболее антропогенно измененных заливов Онежского озера. В его акватории выделяется вершинная часть (рис. 1, станция К3) с глубинами до 20 м и центральная (рис. 1, станция К6) с глубинами до 80 м [Онежское..., 2010]. Третий по величине приток Онежского озера, р. Суна, со среднегодовым расходом $2,3 \text{ км}^3/\text{год}$ [Балаганский и др., 2015] является основным источником поступления органического вещества и биогенных элементов в акваторию залива [Сабылина и др., 2010; Лозовик и др., 2016; Galakhina et al., 2022]. Среди антропогенных источников формирования химического состава воды залива выделяется расположенный в вершинной части залива Кондопожский целлюлозно-бумажный комбинат, сточные воды которого сбрасываются в вершинной части [Сабылина, 2015; Galakhina et al., 2022], их объем в 2019–2020 гг. в среднем составил около 47 млн $\text{м}^3/\text{год}$ [Государственный..., 2021]. С начала 1990-х гг. по настоящее время фосфорная нагрузка сточных вод значительно сократилась – с 109 до 12 т/год [Тимакова и др., 2014; Литвинова и др., 2021]. С 2000 г. в заливе появился новый источник биогенной нагрузки – форелевые хозяйства (11 форелевых хозяйств с общей мощностью ~3900 т/год) [Теканова и др., 2019; Galakhina et al., 2022].

Материалы для анализа и методы исследования

Основу для анализа составляли данные, полученные в результате комплексных гидробиологических съемок в Онежском озере с 1988 по 2021 г. на постоянных точках (рис. 1) и организованные в базы данных [Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015]. Анализ среднесезонных закономерностей вертикального распределения проводился по данным гидробиологических съемок на постоянных станциях в центральной (К6) и вершинной (К3) части Кондопожского залива. Для сравнения использованы данные по зоопланктону залива Большое Онего (В1). Районы исследования различались по морфометрическим особенностям, характеристикам водообмена, термическому режиму и трофическим условиям, определяемым содержанием фито- и бактериопланктона. Среднесезонные величины годовой первичной продукции различаются от $69,9 \text{ г С/м}^2$ в вершинной части, до $36,2$ и $15,5$ в центральной и в заливе Большое Онего соответственно [Теканова, 2019].

Зоопланктон отбирался сетью Джеди с установленным замыкателем (диаметр 19 или 25 см с диаметром пор 100 мкм). Отборы

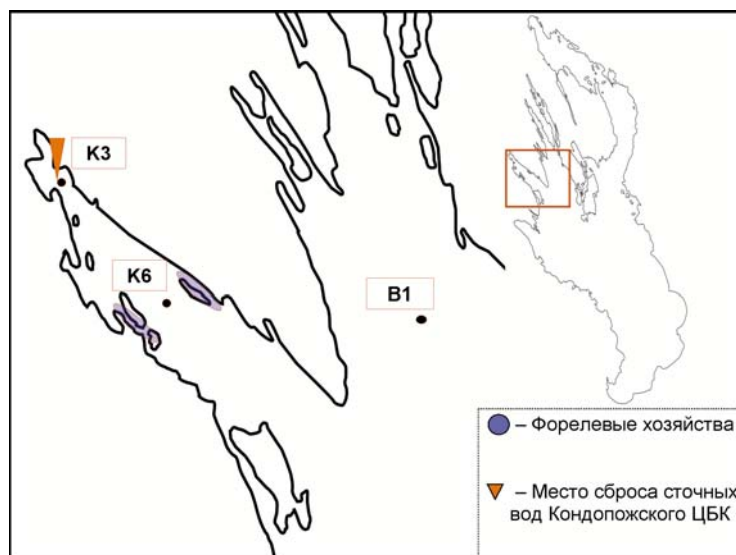


Рис. 1. Станции отбора проб
Fig. 1. Sampling stations

производились в зависимости от глубины станции (табл. 1) на стандартных горизонтах (0–5, 5–10, 10–25, 25–50, 50–75, 75–дно).

Таблица 1. Станции отбора зоопланктона
Table 1. Zooplankton sampling stations

Станция Station	Координаты станции Coordinates of station	Средняя глубина, м* Average depth, m
K3	62°10'13" с. ш. 34°16'12" в. д.	12,5 (9–17)
K6	62°04'57" с. ш. 34°27'04" в. д.	75 (60–81,5)
B1	62°04'46" с. ш. 34°51'14" в. д.	80 (65–110)

Примечание. *В скобках – мин.–макс. значения.
Note. *In parenthesis – Min–Max.

Камеральная обработка проб проводилась по стандартной методике с учетом индивидуальных весов массовых видов Онежского озера [Куликова, Сярки, 1994; Методы..., 2024]. Идентификация видов выполнялась согласно «Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России» [2010].

Для анализа использовались ловы по стандартным горизонтам, что позволяло корректно сравнивать величины обилия зоопланктона по различным станциям, сезонам и годам. Массив данных по станциям составлял в вершинной части залива (станция K3) 93 пробы, в центральной части – 149, в заливе Большое Онего – 144. В связи с методическими особенностями послойного облова в разные периоды исследования данные были пересчитаны и приведены к стандартному виду в три слоя: 1-й – 0–5 м,

2-й – 5–10 м, 3-й – глубже 10 м. Проведен анализ величин обилия организмов зоопланктона в каждом слое (в м³ и под м²). Также вычислялась доля численности и биомассы зоопланктона по слоям относительно всего столба воды.

Анализ среднемноголетней сезонной динамики показателей производился на основе сглаживания временных рядов, свернутых по показателю сезонности (сутки с начала года). Сглаживание производилось с помощью метода скользящего среднего в модификации двойного сглаживания для нерегулярных рядов с шагом в 7 элементов ряда [Сярки, 2013].

Сезонная динамика вертикального распределения температуры воды исследуемых районов

Параллельно отбору зоопланктона производились измерения температуры воды. Измерения температуры воды проводили с помощью глубоководного опрокидывающегося термометра (1964–2012 гг.) и мультипараметрического гидрологического зонда CTD-90M (2008–2022 гг.). На основе многолетних данных (1964–2022 гг.) по температуре воды пелагиали Онежского озера [Калинкина и др., 2023] выполнен анализ сезонного распределения температуры водной толщи на исследуемых станциях. Среднемноголетний сезонный вертикальный профиль температуры воды исследуемых станций формализован авторами с помощью метода взвешенной линейной регрессии (Weighted least squares).

Анализ данных проводился в среде Excel и Statistica 8.

Результаты исследования

Термический режим исследуемых районов

Для описания закономерностей сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона был формализован термический режим исследуемых районов (рис. 2). Установлены пространственные различия в сроках наступления фаз термического режима, играющих роль в функционировании планктонных сообществ. К этим фазам в исследуемом периоде относятся биологическое лето, установление прямой температурной стратификации, период максимального прогрева воды, сезонное заглубление эпилимниона, весенняя и осенняя гомотермия. В вершинной части залива ввиду небольшой глубины биологическое лето наступает раньше и длится дольше, чем в других исследуемых районах. Кроме того, в период максимального прогрева воды (конец июля – начало августа) вся толща воды прогрета до $>10^{\circ}\text{C}$. Подобное явление не наблюдается в центральной части залива и в заливе Большое Онего.

В вершинной части поверхностные слои воды прогреваются до 10°C во второй половине мая. Слой на глубине 5 м прогревается до 10°C к концу мая. Заглубление прогретых до температуры более 10°C вод до 10-метрового слоя происходит во второй декаде июля и продолжается до начала октября. К середине августа слои выше 10 м прогреваются до 15°C и практически исчезает гипolimнион или слой с температурами ниже 10°C . Максимальные температуры на поверхности отмечаются в конце июля – начале августа и достигают в среднем 20°C . Максимальная температура воды $22,7^{\circ}\text{C}$ отмечена в 1988 г.

В центральной части залива термобар проходит в конце мая и поверхностный слой достигает температуры 10°C в первой декаде июня. Слой воды на глубине 10 м прогревается до температуры в 10°C в первой декаде июля. Среднемноголетний максимум $21\text{--}22^{\circ}\text{C}$ в этом районе отмечается в первой декаде августа. Максимальные температуры на станции К6, измеренные термометром, отмечены в 1984 г. и составляют $24,4^{\circ}\text{C}$ [Калинкина и др., 2023], измеренные термодатчиками в 2018 г. составляют $21,4^{\circ}\text{C}$.

В заливе Большое Онего сезонный характер распределения температур сходен с таковым в центральной части залива, но сроки прогрева сдвинуты примерно на декаду. Термобар проходит в среднем в первой декаде июня. Во второй декаде июня поверхность воды прогревается до 10°C , а к концу месяца прогрев достигает 5 м.

Во второй декаде июля 10-метровый слой прогревается до 10°C . Максимальные температуры отмечаются в конце июля – начале августа и колеблются около 20°C . Максимально отмеченная температура $20,2^{\circ}\text{C}$ наблюдалась в 2007 г.

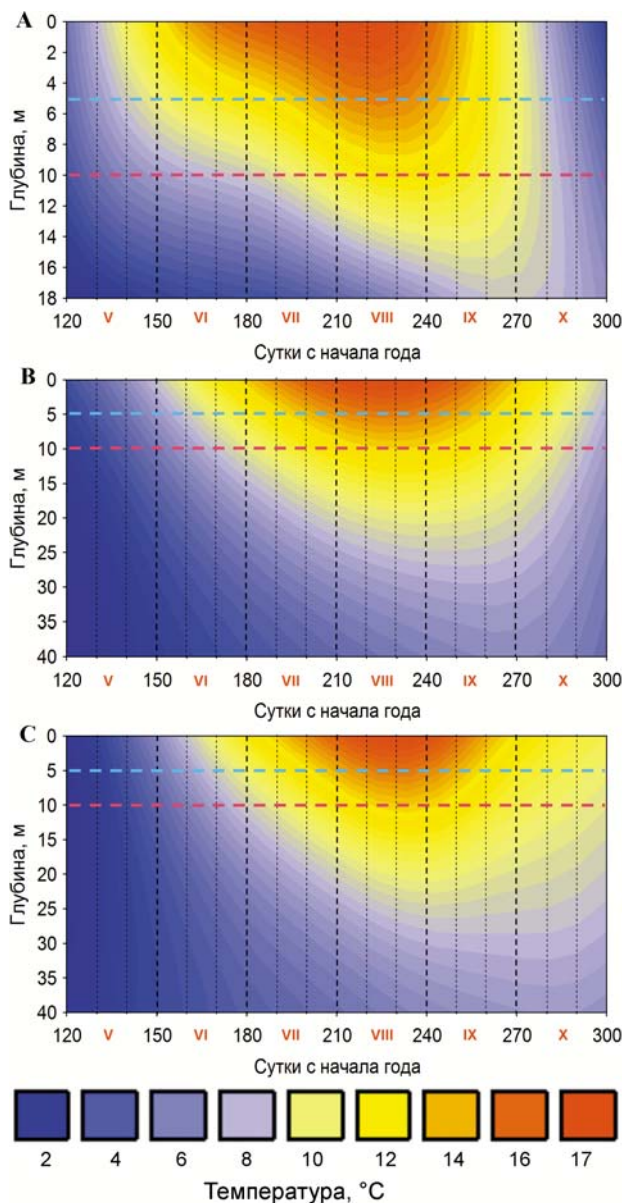


Рис. 2. Среднемноголетнее вертикальное распределение температуры по районам за вегетационный период:

А – вершинная часть залива, В – центральная часть залива, С – залив Большое Онего. На фрагментах В и С представлен верхний 40-метровый слой, реальные глубины – в табл. 1

Fig. 2. Average annual vertical temperature distribution by region during the growing season:

А – the upper part of the bay, В – the central part of the bay, С – Bolshoe Oнего Bay. Fragements В and С show the upper 40-meter layer, see real depths in Table 1

Основные закономерности термического режима на глубоководных станциях в центральной части Кондопожского залива (К6) и заливе Большое Онего (В1) схожи: в период летней стратификации здесь выделяются все три слоя (рис. 2, В, С). Благодаря большим глубинам станций в них имеется мощный слой гипolimниона.

Сезонная динамика распределения зоопланктона в условиях гидротермической стратификации

Некоторой проблемой является сопоставление стандартных слоев облова и слоев стратификации, имеющих варьирующую по сезонам и годам толщину. Так, показатели обилия зоопланктона зависят от толщины эпилимниона, которая может изменяться от 1 м в начале весеннего прогрева до 20 м в конце августа и зависит не только от сезона, но и от скорости весеннего прогрева воды и волнового перемешивания (рис. 2).

Основные закономерности вертикального распределения зоопланктона в столбе воды синхронно соответствуют явлениям термического режима по среднесезонным датам и пространственным масштабам. В период прямой стратификации с июня до сентября слой 0–5 м включает в себя эпилимнион. Этот слой примерно соответствует фотическому слою (прозрачность 2–2,5 м по диску Секки) и является наиболее продуктивным. Слои ниже 10 м могут характеризоваться как гипolimнион.

Промежуточный слой 5–10 м может включать в себя в разные периоды слой скачка, нижнюю часть эпилимниона и верхнюю часть гипolimниона. Но его вклад в количественные показатели зоопланктона невелик и составляет от 10 до 20 % в зависимости от фазы гидротермического режима (рис. 3).

Сезонные закономерности вертикального распределения зоопланктона глубоководной части Кондопожского залива

Формализация сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона в центральной части Кондопожского залива (ст. К6) представлена на рис. 3.

В сезонной динамике вертикального распределения зоопланктона можно выделить несколько фаз, различающихся по соотношению обилия между слоями: весеннюю, летнюю и осеннюю.

Первая фаза в центральной части залива начинается после схода льда и соответствует весеннему периоду (рис. 2, В), когда количественные показатели зоопланктона еще невысоки (на 20 мая 4 тыс. экз./м³ и 0,045 г/м³). В этот период основное население зоопланктона сосредоточено в слоях ниже 10 м.

Вторая фаза начинается в 1–2 декаде июня с появлением устойчивой прямой стратификации и прогрева слоя до 5 м выше 10 °С. Поверхностные слои, обладая лучшими температурными и трофическими условиями,

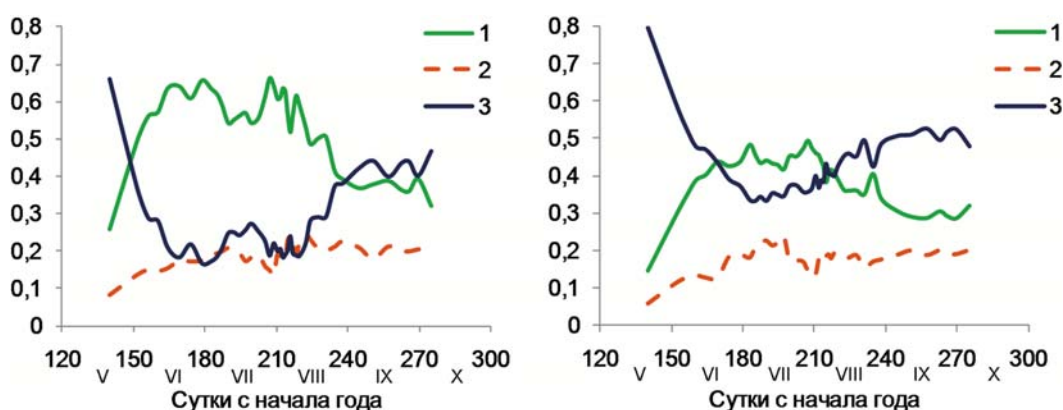


Рис. 3. Сезонные изменения доли численности (слева) и биомассы (справа) зоопланктона по слоям в столбе воды центральной части Кондопожского залива (ст. К6):

0–5 м – зеленый, 5–10 м – красный, > 10 м – синий

Fig. 3. Seasonal changes in the proportion of zooplankton abundance (left) and biomass (right) by layers in the water column of the central part of Kondopoga Bay (station K6):

Layer 0–5 m – green, layer 5–10 m – red, layers > 10 m – blue

становятся оптимальными для развития зоопланктона. В июле начинается массовое развитие коловраток с максимальной концентрацией их в слое 0–5 м. Максимальный прогрев поверхностных вод в среднем отмечается в конце июля – начале августа (рис. 2, В). В это время отмечаются среднееголетние максимумы обилия зоопланктона (1 тыс. экз./м³ и 0,3 г/м³ или 70–80 тыс. экз./м² и 20–25 г/м²), что отражается в вертикальной структуре сообщества. Доля зоопланктона в слое 0–5 м достигает 70–80 % по численности и до 60 % по биомассе (рис. 3). В августе происходит прогрев свыше 15 °С до 10 м и граница воды с температурой 10 °С опускается до 20 м. Происходит выравнивание обилия организмов в слоях выше 5 и ниже 10 м.

Третья фаза начинается в конце сентября – октябре и характеризует осеннее перераспределение зоопланктона по слоям. Постепенное охлаждение поверхностных слоев воды вызывает миграцию зоопланктона в слои ниже 10 м.

Вертикальное распределение зоопланктона вершинной части Кондопожского залива

Особенности вертикального распределения зоопланктона вершинной части залива определяются его относительной мелководностью и закрытостью этого района от ветрового перемешивания. Сроки схода льда и прогрева воды в этом районе отличаются от сроков центрального района (рис. 2, А), что определяет особый

характер вертикального распределения зоопланктона (рис. 4).

Данные наших исследований не охватывают весенний период в этом районе. Самые ранние наблюдения (20 мая) уже застают летнее состояние с преобладанием численности зоопланктона в слое 0–5 м, хотя биомасса в нижнем слое была незначительно выше, чем в верхнем (рис. 4).

Июнь и июль характеризуются увеличением неравномерности вертикального распределения зоопланктона, когда большая часть организмов сосредотачивается в верхних слоях. В августе толщина прогретого выше 15 °С слоя превышает 5 м, слой с температурой более 10 °С достигает дна (рис. 2, А), что способствует выравниванию температурных условий по всей глубине. Со второй декады августа до октября обилие зоопланктона по слоям выравнивается (рис. 4) и перестает определяться температурными условиями.

Сравнение процессов динамики вертикального распределения зоопланктона в Кондопожском заливе и заливе Большое Онего

Анализ влияния различных факторов на пространственное распределение зоопланктона проведен на основе сравнения процессов на близких по глубинам и температурному режиму станциях в центральной части Кондопожского залива (К6) и в заливе Большое Онего (В1). Как показано ранее (рис. 3), вклад слоя 5–10 м в вертикальное распределение

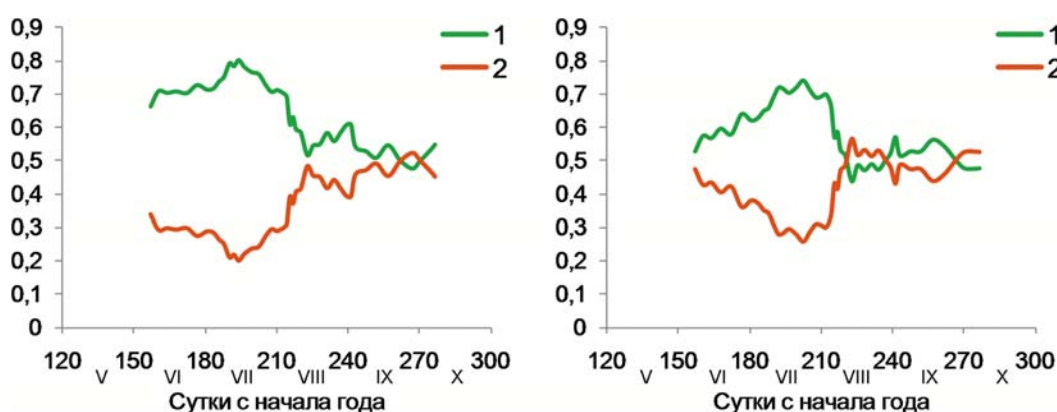


Рис. 4. Сезонные изменения доли численности (слева) и биомассы (справа) зоопланктона по слоям в столбе воды вершинной части Кондопожского залива (ст. К3):

0–5 м – зеленый, > 5 м – красный

Fig. 4. Seasonal changes in the proportion of zooplankton abundance (left) and biomass (right) by layers in the water column of the upper part of Kondopoga Bay (station K3):

Layer 0–5 m – green, layer > 5 m – red

зоопланктона незначителен, поэтому здесь рассматриваются только верхний 5-метровый слой и слой ниже 10 м.

Общие закономерности сезонных изменений вертикального распределения зоопланктона по районам в целом сходны: фазы, описанные ранее, характерны для обоих крупных глубоководных районов (рис. 5). Наибольшие различия отмечаются во временном сдвиге весной, когда перераспределение организмов между слоями в Кондопожском заливе происходит на две декады раньше, чем в от-

крытом озере. Это явление определяется сроками прохождения термобара и прогрева вод (рис. 2, А, В). В июле и августе термическая обстановка по озеру выравнивается и распределение зоопланктона по слоям приобретает сходный характер с концентрированием организмов в приповерхностном слое. В августе (рис. 5) наблюдается накопление биомассы зоопланктона в глубоких слоях.

Анализ динамики абсолютных показателей по слоям отражает различный характер их среднееголетней траектории (рис. 6).

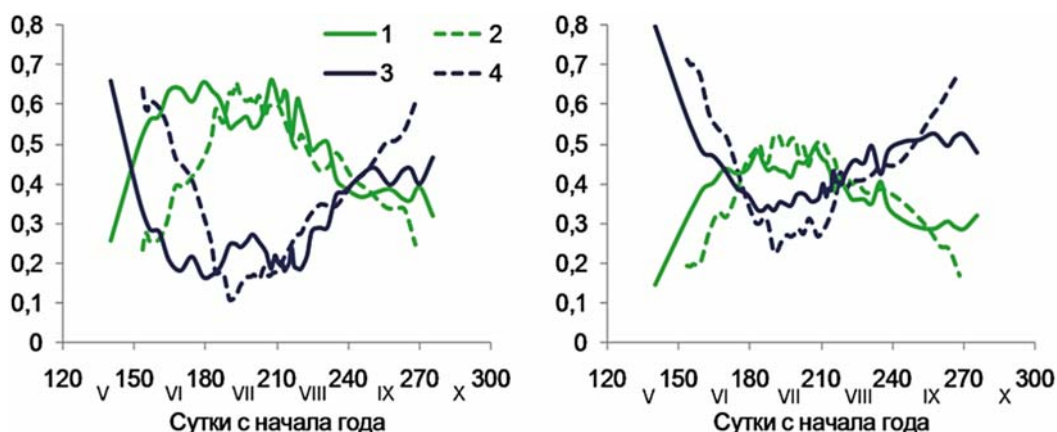


Рис. 5. Сезонные изменения доли численности (слева) и биомассы (справа) зоопланктона по слоям в центральной части Кондопожского залива (К6) и в заливе Большое Онего (В1): 1 – слой < 5 м на ст. К6, 2 – слой < 5 м на ст. В1, 3 – слой > 10 м на ст. К6, 4 – слой > 10 м на ст. В1

Fig. 5. Seasonal changes in the proportion of zooplankton abundance (left) and biomass (right) by layers in the central part of Kondopoga Bay (K6) and in the Bolshoe Oнего Bay (B1): 1 – layer < 5 m at station K6, 2 – layer < 5 m at station B1, 3 – layer > 10 m at station K6, 4 – layer > 10 m at station B1

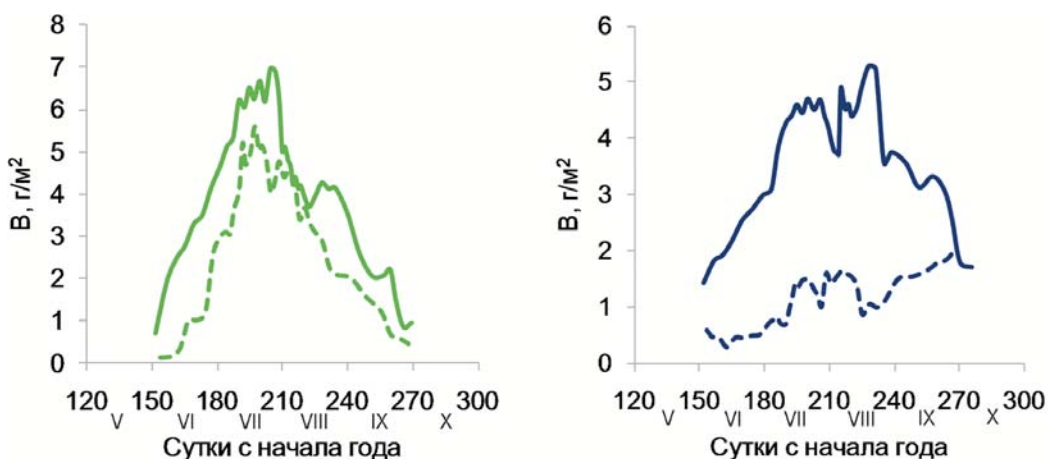


Рис. 6. Сезонная динамика биомассы зоопланктона (B , $г/м^2$) в слое 0–5 м (слева) и в слое глубже 10 м (справа) на станции К6 (сплошная линия) и В1 (пунктир)

Fig. 6. Seasonal dynamic of zooplankton biomass (B , $г/м^2$) in a layer of 0–5 m (left) and in a layer deeper than 10 m (right) at stations K6 (solid lines) and B1 (dashed lines)

Закономерности сезонной динамики в верхнем 5-метровом слое близки в обоих заливах: имеются весенняя восходящая и осенняя нисходящая ветви, а также летний пик. Различия термического режима и трофических условий по районам отражаются в сроках развития и небольших отличиях в максимуме обилия зоопланктона. В слое глубже 10 м проявляется иной характер динамики. Если в заливе Большое Онего обилие зоопланктона в этом слое невысоко на протяжении всего вегетационного периода – в нем сосредоточено около 30 % биомассы, то в Кондопожском заливе в летний период этот слой обеспечивает 35–40 % биомассы зоопланктона. Основное население глубоких слоев пелагиали Онежского озера представлено крупными каляноидными рачками *L. macrurus*, *E. gracilis* [Куликова и др., 1997]. В центральной части Кондопожского залива в летний период происходит более интенсивное накопление биомассы зоопланктона в гипolimнионе. Данное явление требует дальнейших исследований.

Обсуждение результатов

Температурные условия исследуемых районов

Полученные профили (рис. 2) свидетельствуют об особенностях термического режима исследуемых районов и согласуются с литературными данными [Онежское..., 2010]. Различия в сроках установления основных фаз гидро-термического режима и их продолжительности вызваны морфометрическими особенностями районов исследования, а также глубинами

[Онежское..., 2010]. Короткий вегетационный период определяется холодноводностью Онежского озера и является характерной особенностью сезонной цикличности функционирования гидробионтов [Теканова и др., 2018]. Температурные условия вершинной части залива благодаря мелководности и закрытости акватории обеспечивают более раннее начало биологического лета и длинный период вегетации.

Различия трофических условий исследуемых районов

Многолетние исследования состояния зоопланктона Кондопожского залива показали, что его обилие тесно связано с трофическими условиями [Тимакова и др., 2014; Сярки, Фомина, 2019б]. С 80-х годов прошлого века в заливе наблюдается ярко выраженный градиент концентрации органического вещества и биогенных элементов от места сброса сточных вод ЦБК до его открытой части [Онежское..., 2010; Тимакова и др., 2014; Сабылина, 2015; Теканова, 2019]. В настоящее время в центральной части залива развито разведение форели в садковых хозяйствах, что вызывает вспышки обилия фитопланктона и появление новых источников биогенного органического вещества [Galakhina et al., 2022; Смирнова и др., 2024].

Общее обилие зоопланктона определяется градиентом трофических условий. Самые высокие показатели обилия зоопланктона отмечаются обычно в вершинной части залива (табл. 2) [Сярки, Фомина, 2019б]. В центральной части залива обилие ниже, чем в вершинной части, но выше, чем в заливе Большое Онего (табл. 2).

Таблица 2. Количественные показатели зоопланктона в летний период (конец июля – начало августа)

Table 2. Abundance of zooplankton in summer period (late July – early August)

Район (n) Place (n)	Средняя N ± ошибка среднего Min–Max Average N ± SE Min–Max		Средняя B ± ошибка среднего Min–Max Average B ± SE Min–Max	
	тыс. экз./м³ thousand ind./m³	тыс. экз./м² thousand ind./m²	г/м³ g/m³	г/м² g/m²
Вершинная часть (16) The upper part of the bay (16)	88,98 ± 19,06 21,83–333,18	1014,38 ± 217,36 248,9–3798,3	1,9 ± 0,39 0,66–5,58	21,74 ± 4,56 7,52–63,6
Центральная часть (19) The central part of the bay (19)	6,36 ± 0,58 3,38–12,68	467,59 ± 42,81 248,86–932,3	0,18 ± 0,02 0,09–0,38	13,49 ± 1,5 7,16–28,29
Большое Онего (14) Bolshoe Onego Bay (14)	3,68 ± 0,55 0,88–7,18	287,18 ± 43,4 68,97–560,53	0,1 ± 0,01 0,02–0,18	8,4 ± 1,04 2,15–14,56

Примечание. N – общая численность; B – общая биомасса; n – число проб.

Note. N – total number; B – total biomass; n – number of samples.

Структура сообществ также имеет связь с трофическими условиями. В вершинной части отмечено необычное для Онежского озера преобладание ветвистоусых рачков. Характер структуры зоопланктона в центральной части Кондопожского залива приобретает обычные для пелагиали Онежского озера черты с преобладанием веслоногих рачков [Куликова и др., 1997; Сярки, Фомина, 2019a].

*Особенности сезонной динамики
вертикального распределения
зоопланктона исследуемых районов*

Сезонные вертикальные миграции зоопланктона в озерных экосистемах известны как процесс адаптации популяций организмов к закономерно изменяющимся условиям среды [Bandara et al., 2021]. Это явление особенно прослеживается в стратифицированных озерах, к которым относится и Онежское озеро, поскольку в них наблюдаются вертикальные градиенты физических, химических и биологических процессов и компонентов [Ringelberg 1999; Wetzel, 2001]. Откликом на неравномерное вертикальное распределение факторов среды в водных экосистемах является перемещение планктеров в поисках оптимальных условий [Lampert et al., 2003].

Температурный режим водоемов известен как один из главных факторов, вызывающих сезонные вертикальные миграции зоопланктона [Thackeray et al., 2005; Brönmark, Hansson, 2018]. Выделенные фазы температурного режима пелагиали Онежского озера отражены и в сезонном цикле вертикального распределения зоопланктона. Например, период быстрого роста численности зоопланктона по срокам совпадает с появлением прямой температурной стратификации [Фомина, Сярки, 2018; Гончаров и др., 2022]. А осеннее охлаждение поверхности воды с заглублением эпилимниона приводит к снижению обилия в поверхностных слоях (рис. 6) и увеличению доли более глубоких слоев в общем обилии зоопланктона в столбе воды.

Общие закономерности вертикального распределения зоопланктона в центральном районе Кондопожского залива за вегетационный период являются обычными для димиктических озер и водохранилищ [Куликова и др., 1997; Кипрушина, 2009]. Явления гидротермического режима – весеннее и осеннее перемешивание, обратная зимняя и прямая летняя стратификация – определяют вертикальное распределение зоопланктона. За вегетационный период сезонная динамика вертикального распределения

зоопланктона по слоям разбивается на три фазы: весеннюю, летнюю и осеннюю.

Как показано ранее (рис. 2), температурные условия пелагиали двух глубоководных районов исследования в конце июля – начале августа имеют сходный характер, однако в вертикальном распределении зоопланктона наблюдаются различия. Накопление биомассы зоопланктона в глубинных слоях воды в центральной части Кондопожского залива, по-видимому, связано с трофическими условиями этого района. Необходимы дальнейшие исследования сезонных изменений вертикального распределения пищевых ресурсов зоопланктона, чтобы подтвердить или опровергнуть эту гипотезу.

Заключение

Сезонная динамика вертикального распределения зоопланктона по слоям определяется вертикальной неоднородностью среды. Одним из главных ее факторов является температурный режим, проявляющийся в сроках основных гидрологических явлений и масштабе стратификации вод. По характеру вертикального распределения зоопланктона вегетационный период подразделяется на весенний, летний и осенний.

Общие сезонные закономерности вертикального распределения зоопланктона, характерные для пелагиали Онежского озера, отмечаются и для зоопланктона центральной части Кондопожского залива. Особенностью сезонных процессов в зоопланктоне этого района является более интенсивное, по сравнению с олиготрофными районами озера, накопление биомассы рачкового планктона в глубоких слоях гипolimниона. В период максимального развития зоопланктона (конец июля – начало августа) биомасса в гипolimнионе пелагиали центральной части Кондопожского залива в 2–3 раза выше, чем в заливе Большое Онего.

Особенности вертикального распределения зоопланктона в Кондопожском заливе определяются глубиной района озера и сроками прогрева. В мелководной вершинной части залива различия обилия зоопланктона по слоям существуют в первой половине лета до начала августа, после чего соотношение его количества по слоям выравнивается до октября.

Исследование сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона в столбе воды позволит уточнить закономерности функционирования пелагического планктона по районам в условиях различных по температурному режиму лет, что актуально при изменении климата.

Литература

- Балаганский А. Ф., Карпечко В. А., Литвиненко А. В., Сало Ю. А. Современное состояние и изменение экосистемы Онежского озера (Верхне-Свирского водохранилища). Гидрологический режим. Ресурсы речного стока и водный баланс // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 31–38.
- Баянов Н. Г., Ананьев П. Н. Температурный, кислородный режимы и динамика прозрачности вод озера Светлояр в 2010–2014 гг. // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2015. Т. 7. С. 60–75.
- Гончаров А. В., Болотов С. Э., Пуклаков В. В., Малащенко Д. В., Ерина О. Н., Ломов В. А. Вертикальная структура вод и планктон водохранилища в весенний период // Биология внутренних вод. 2022. № 4. С. 395–403. doi: 10.31857/S0320965222040106
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 году / Ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск, 2021. 277 с.
- Калинкина Н. М., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В. Научные основы биомониторинга Онежского озера // ДАН. 2018. Т. 482, № 1. С. 92–95. doi: 10.31857/S086956520003229-4
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сярки М. Т., Георгиев А. П., Исакова К. В., Толстиков А. В., Здоровеннов Р. Э., Смирнова В. С. Лимнологические показатели состояния Онежского озера и Выгозерского водохранилища: температура воды, концентрация хлорофилла а, продукция фитопланктона. Св-во о госрегистрации базы данных № 2023621189. Правообладатель: КарНЦ РАН (RU). Дата регистрации: 12 апреля 2023 г.
- Кипрушина К. Н. Сезонная динамика вертикального распределения зоопланктона открытой части Южного Байкала (район Больших Котов) // Известия Иркутского государственного университета. 2009. Т. 2, № 1. С. 39–44.
- Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 375 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 395 с.
- Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1997. 112 с.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т. Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера: Справочно-информационный материал. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1994. 15 с.
- Лазарева В. И., Соколова Е. А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 6. С. 564–574.
- Литвинова И. А., Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Макарова Е. М., Ефимова А. Н. Антропогенная нагрузка и биоиндикация состояния Онежского озера (Верхне-Свирского водохранилища). База данных. Св-во о госрегистрации № 2021620975. Правообладатель: КарНЦ РАН (RU). Дата регистрации: 17 мая 2021 г.
- Лозовик П. А., Бородулина Г. С., Карпечко Ю. В., Кондратьев С. А., Литвиненко А. В., Литвинова И. А. Биогенная нагрузка на Онежское озеро по данным натурных наблюдений // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 5. С. 35–52. doi: 10.17076/lim303
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод / Ред. А. В. Крылов. Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Онежское озеро. Атлас / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 151 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Ред. В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Сабылина А. В. Современное состояние и изменение экосистемы Онежского озера (Верхне-Свирского водохранилища). Гидрохимические исследования. Внешняя нагрузка на озеро // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 68–72.
- Сабылина А. В., Лозовик П. А., Зобков М. Б. Химический состав воды Онежского озера и его притоков // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 6. С. 717–729.
- Смирнова В. С., Теканова Е. В., Калинкина Н. М. Фитопланктон как индикатор состояния экосистемы Кондопожской губы Онежского озера в условиях садкового выращивания форели // Трансформация экосистем. 2024. Т. 7, № 1. С. 177–195. doi: 10.23859/estr-220822
- Сярки М. Т. Подходы и методы исследования сезонной динамики зоопланктона крупного озера // Принципы экологии. 2024. № 4. С. 48–58. doi: 10.15393/j1.art.2024.15263
- Сярки М. Т. Изучение траектории сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 61–67.
- Сярки М. Т. Оценка современного состояния экосистемы Онежского озера по гидробиологическим показателям и устойчивости функционирования водных сообществ. Зоопланктон // Крупнейшие озера-водохранилища северо-запада европейской территории России. Современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 121–127.
- Сярки М. Т., Куликова Т. П. Зоопланктон Онежского озера. Св-во о госрегистрации базы данных № 2012621150. Правообладатель: ИВПС КарНЦ РАН (RU). Дата регистрации: 9 ноября 2012 г.

Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Планктон пелагиали Онежского озера. Св-во о госрегистрации базы данных № 2015620274. Право-обладатель: ИВПС КарНЦ РАН (RU). Дата регистра-ции: 13 февраля 2015 г.

Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Зоопланктон Онеж-ского озера, его Центрального плеса и залива Боль-шое Онего в различные по температурному режиму годы // Труды Карельского научного центра РАН. 2019а. № 9. С. 104–115. doi: 10.17076/lim982

Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Современное состо-яние зоопланктона Кондопожского залива Онеж-ского озера // Водные биоресурсы и среда оби-тания. 2019б. Т. 2, № 3. С. 33–40. doi: 10.47921/2619-1024_2019_2_3_33

Теканова Е. В. Многолетние изменения первич-ной продукции в Кондопожской губе Онежского озе-ра (Россия) под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного производства // Sciences of Europe. 2019. № 35-2(35). С. 26–30.

Теканова Е. В., Калинкина Н. М., Кравченко И. Ю. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Известия РАН. Сер. геогр. 2018. № 1. С. 90–100. doi: 10.7868/S2587556618010083

Теканова Е. В., Рыжаков А. В., Калинкина Н. М., Дмитриева Д. А., Фомина Ю. Ю., Макарова Е. М. Состояние экосистемы Кондопожской губы Онеж-ского озера в условиях многофакторного воздейст-вия // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Мат-лы II Междунар. конф. (Казань, 19–24 мая 2019 г.). Казань, 2019. С. 190–194.

Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Литвинова И. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекры-жева Т. А. Изменение биоценозов Кондопожской губы Онежского озера под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Водные ресур-сы. 2014. Т. 41, № 1. С. 74–82.

Фенева И. Ю., Разлуцкий В. И., Палаш А. Л., Туновски Я., Зилитинкевич Н. С. Вертикальное рас-пределение планктонных ракообразных в мезо-эвтрофных озерах с разным термическим режимом // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 2. С. 153–166. doi: 10.7868/S0044513416020082

Фомина Ю. Ю. Влияние термического режима на сезонную динамику зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера // Исследования Русского Се-вера: экология, история, наследие. Вологда, 2022. С. 240–246.

Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. Современное состо-яние зоопланктона Петрозаводской губы Онежско-го озера и его отклик на изменение климата // Тру-ды Карельского научного центра РАН. 2018. № 9. С. 54–64. doi: 10.17076/lim820

Bandara K., Varpe Ø., Wijewardene L., Tver-berg V., Eiane K. Two hundred years of zooplankton ver-tical migration research // Biol. Rev. 2021. Vol. 96, no. 4. P. 1547–1589. doi: 10.1111/brv.12715

Brönmark C., Hansson L. A. The biology of lakes and ponds. Third Edition. Oxford university press, 2018. 216 p. doi: 10.1093/oso/9780198713593.001.0001

Galakhina N., Zobkov M., Zobkova M. Current chemistry of Lake Onego and its spatial and tempo-ral changes for the last three decades with special

reference to nutrient concentrations // Environ. Nano-technol. Monitor. Manag. 2022. Vol. 17. P. 100619. doi: 10.1016/j.enmm.2021.100619

Halliday S. J., Wade A. J., Skeffington R. A., Neal C., Reynolds B., Rowland P., Neal M., Norris D. An analysis of long-term trends, seasonality and short-term dynamics in water quality data from Plynlimon, Wales // Sci. Total Environ. 2012. Vol. 434. P. 186–200. doi: 10.1016/j.scitotenv.2011.10.052

Izmest'eva L. R., Moore M. V., Hampton S. E., Ferwerda C. J., Gray D. K., Woo K. H., Pislegina H. V., Krashchuk L. S., Shimaraeva S. V., Silow E. A. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. 2016. Vol. 42. P. 6–17. doi: 10.1016/j.jglr.2015.11.006

Lampert W., McCauley E., Manly B. F. J. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free dis-tribution with costs? // Proceedings of the Royal Society B. 2003. Vol. 270, iss. 1516. P. 765–773. doi: 10.1098/rspb.2002.2291

Matsuzaki S. I. S., Lathrop R. C., Carpenter S. R., Walsh J. R., Vander Zanden M. J., Gahler M. R., Stanley E. H. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes // Limnol. Oceanogr. 2020. Vol. 66, no. 1. P. 30–46. doi: 10.1002/lno.11584

Rajwa-Kuligiewicz A., Bialik R. J., Rowiński P. M. Dissolved oxygen and water temperature dynamics in lowland rivers over various timescales // J. Hydrol. Hydromech. 2015. Vol. 63, no. 4. P. 353–363. doi: 10.1515/johh-2015-0041

Ringelberg J. The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplank-ton // Biol. Rev. 1999. Vol. 74, no. 4. P. 397–423. doi: 10.1111/j.1469-185X.1999.tb00036.x

Thackeray S. J., George D. G., Jones R. I., Win-field I. J. Vertical heterogeneity in zooplankton commu-nity structure: a variance partitioning approach // Archiv für Hydrobiologie. 2005. Vol. 164, no. 2. P. 257–275. doi: 10.1127/0003-9136/2005/0164-0257

Thackeray S. J., George D. G., Jones R. I., Win-field I. J. Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community // Aquat. Ecol. 2006. Vol. 40. P. 23–32. doi: 10.1007/s10452-005-9021

Wagner C., Adrian R. Exploring lake ecosys-tems: hierarchy responses to long-term change? // Global Change Biol. 2009. Vol. 15. P. 1104–1115. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01833.x

Wetzel R. G. Limnology: lake and river ecosystems: third edition. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.

Wilson H. L., Ayala A. I., Jones I. D., Rolston A., Pierson D., de Eyto E., Grossart H.-P., Perga M.-E., Woolway R. I., Jennings E. Variability in epilimnion depth estimations in lakes // Hydrol. Earth Syst. Sci. 2020. Vol. 24, no. 11. P. 5559–5577. doi: 10.5194/hess-24-5559-20

References

Alekseev V. R., Tsololikhin S. Ya. (eds.). An identifi-cation guide to zooplankton and zoobenthos in fresh wa-ters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton. Moscow: KMK; 2010. 495 p. (In Russ.)

- Balaganskii A. F., Karpechko V. A., Litvinenko A. V., Salo Yu. A. Current state and changes in the Lake Onego ecosystems (Verkhne-Svirsky Reservoir). Hydrological regime. River flow resources and water balance. *Krupneishie ozero-vodokhranilishcha Severo-Zapada evropeiskoi territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozmozhnostyakh = The largest lakes-reservoirs in the north-west of the European part of Russia: current state and changes in ecosystems under climatic and anthropogenic impact*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. P. 31–38. (In Russ.)
- Bandara K., Varpe Ø., Wijewardene L., Tverberg V., Eiane K. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biol. Rev.* 2021;96(4):1547–1589. doi: 10.1111/brv.12715
- Bayanov N. G., Anan'ev P. N. Temperature, oxygen conditions and dynamics of transparency of Lake Svetloyar waters in 2010–2014. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kerzhenskii» = Proceedings of the Kerzhensky State Nature Reserve*. 2015;7:60–75. (In Russ.)
- Brönmark C., Hansson L. A. The biology of lakes and ponds. Third Edition. Oxford University Press; 2018. 216 p. doi: 10.1093/oso/9780198713593.001.0001
- Feneva I. Yu., Razlutskiy V. I., Palash A. L., Tunovskiy Ya., Zilitinkevich N. S. Vertical distribution of planktonic crustaceans in meso-eutrophic lakes with different thermal conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2016;95(2):153–166. (In Russ.). doi: 10.7868/S0044513416020082
- Filatov N. N. (ed.). Lake Onego. Atlas. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2010. 151 p. (In Russ.)
- Filatov N. N. (ed.). The largest lakes-reservoirs in the north-west of the European part of Russia: current state and changes in ecosystems under climatic and anthropogenic impact. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. 375 p. (In Russ.)
- Fomina Yu. Yu. The influence of the thermal regime on the seasonal dynamics of zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onega. *Issledovaniya Russkogo Severa: ekologiya, istoriya, nasledie = Research of the Russian North: ecology, history, heritage*. Vologda; 2022. P. 240–246. (In Russ.)
- Fomina Yu. Yu., Syarki M. T. Modern state of zooplankton and its response to climate change in Petrozavodsk Bay of Lake Onega. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2018;9:54–64. (In Russ.). doi: 10.17076/lim820
- Galakhina N., Zobkov M., Zobkova M. Current chemistry of Lake Onega and its spatial and temporal changes for the last three decades with special reference to nutrient concentrations. *Environ. Nanotechnol. Monitor. Manag.* 2022;17:100619. doi: 10.1016/j.enmm.2021.100619
- Goncharov A. V., Bolotov S. E., Puklakov V. V., Malashenkov D. V., Erina O. N., Lomov V. A. Vertical water structure and reservoir plankton in spring. *Inland Water Biology*. 2022;4:395–403. (In Russ.). doi: 10.31857/S0320965222040106
- Gromtsev A. N. (ed.). The state report on the state of the environment in the Republic of Karelia in 2020. Petrozavodsk; 2021. 277 p. (In Russ.)
- Halliday S. J., Wade A. J., Skeffington R. A., Neal C., Reynolds B., Rowland P., Neal M., Norris D. An analysis of long-term trends, seasonality and short-term dynamics in water quality data from Plynlimon, Wales. *Sci. Total Environ.* 2012;434:186–200. doi: 10.1016/j.scitotenv.2011.10.052
- Izmes't'eva L. R., Moore M. V., Hampton S. E., Ferwerda C. J., Gray D.K., Woo K. H., Pislegina H. V., Krashchuk L. S., Shimaraeva S. V., Silow E. A. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal. *J. Great Lakes Res.* 2016;42:6–17. doi: 10.1016/j.jglr.2015.11.006
- Kalinkina N. M., Polyakova T. N., Syarki M. T., Tekanova E. V. Scientific foundations of biomonitoring of Lake Onega. *Doklady Akademii nauk = Proceedings of the Academy of Sciences*. 2018;482(1):92–95. (In Russ.). doi: 10.31857/S086956520003229-4
- Kalinkina N. M., Tekanova E. V., Syarki M. T., Georgiev A. P., Isakova K. V., Tolstikov A. V., Zdorovenkov R. E., Smirnova V. S. Limnological indicators of the state of Lake Onega and the Vygozersky Reservoir: water temperature, chlorophyll a concentration, phytoplankton production. The certificate of the state registration of database No. 2023621189. Copyright holder: KarRC RAS (RU). The date of the registration in the register of databases: 12.04.2023. (In Russ.)
- Kiprushina K. N. Seasonal dynamics of vertical distribution of zooplankton in the open part of Southern Baikal (Bol'shikh Kotov area). *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta = The Bulletin of Irkutsk State University (Biology and Ecology Series)*. 2009;2(1):39–44. (In Russ.)
- Kitaev S. P. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 395 p. (In Russ.)
- Krylov A. V. (ed.). Methods of hydrobiological studies of inland waters. Yaroslavl': Filigran'; 2024. 592 p. (In Russ.)
- Kulikova T. P., Kustovlyankina N. B., Syarki M. T. Zooplankton as a component of the ecosystem of Lake Onega. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1997. 112 p. (In Russ.)
- Kulikova T. P., Syarki M. T. Size and weight characteristics of the mass species of crustaceans and rotifers of Lake Onega: reference and information material. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1994. 15 p. (In Russ.)
- Lampert W., McCauley E., Manly B. F. J. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society B*. 2003;270(1516):765–773. doi: 10.1098/rspb.2002.2291
- Lazareva V. I., Sokolova E. A. Dynamics and phenology of zooplankton in a large lowland reservoir: response to climate change. *Uspekhi sovremennoi biologii = Advances in Current Biology*. 2013;133(6):564–574. (In Russ.)
- Litvinova I. A., Kalinkina N. M., Tekanova E. V., Makarova E. M., Efimova A. N. Anthropogenic load and bioindication of the state of Lake Onega (Verkhne-Svirsky Reservoir). The database. The certificate of the state registration of database No. 2021620975. Copyright holder: NWPI KarRC RAS (RU). The date of the registration in the register of databases: 17.05.2021. (In Russ.)

- Lozovik P. A., Borodulina G. S., Karpechko Yu. V., Kondrat'ev S. A., Litvinenko A. V., Litvinova I. A. Biogenic load on Lake Onega according to field observations. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2016;5:35–52. (In Russ.). doi: 10.17076/lim303
- Matsuzaki S. I. S., Lathrop R. C., Carpenter S. R., Walsh J. R., Vander Zanden M. J., Gahler M. R., Stanley E. H. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 2020;66(1):30–46. doi: 10.1002/lno.11584
- Rajwa-Kuligiewicz A., Bialik R. J., Rowiński P. M. Dissolved oxygen and water temperature dynamics in lowland rivers over various timescales. *J. Hydrol. Hydromech.* 2015;63(4):353–363. doi: 10.1515/johh-2015-0041
- Ringelberg J. The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biol. Rev.* 1999;74(4):397–423. doi: 10.1111/j.1469-185X.1999.tb00036.x
- Sabylina A. V., Lozovik P. A., Zobkov M. B. Chemical composition of the water of Lake Onega and its tributaries. *Water Resources*. 2010;37(6):717–729. (In Russ.)
- Sabylina A. V. Current state and changes in the ecosystem of Lake Onego (Verkhne-Svirsky Reservoir). Hydrochemical studies. External load on the lake. *Krupneishie ozero-vodokhranilishcha Severo-Zapada evropeiskoi territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistviyakh = The largest lakes-reservoirs in the north-west of the European part of Russia: current state and changes in ecosystems under climatic and anthropogenic impact*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. P. 68–72. (In Russ.)
- Smirnova V. S., Tekanova E. V., Kalinkina N. M. Phytoplankton as an indicator of the ecosystem state of Kondopoga Bay of Lake Onego under cage trout farming. *Transformatsiya ekosistem = Ecosystem Transformation*. 2024;7(1):177–195. (In Russ.). doi: 10.23859/estr-220822
- Syarki M. T. Approaches and methods for studying the seasonal dynamics of zooplankton in a large lake. *Printsipy ekologii = Principles of the Ecology*. 2024;4: 48–58. (In Russ.). doi: 10.15393/j1.art.2024.15263
- Syarki M. T. Assessment of the current state of the ecosystem of Lake Onego according to hydrobiological indicators and the sustainability of the functioning of aquatic communities. Zooplankton. *Krupneishie ozero-vodokhranilishcha Severo-Zapada evropeiskoi territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistviyakh = The largest lakes-reservoirs in the north-west of the European part of Russia: current state and changes in ecosystems under climatic and anthropogenic impact*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. P. 121–127. (In Russ.)
- Syarki M. T. Studying the trajectory of seasonal plankton dynamics using the double smoothing method. *Printsipy ekologii = Principles of the Ecology*. 2013; 2(1):61–67. (In Russ.)
- Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. The current state of zooplankton in the Kondopoga Bay of Lake Onega. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya = Water Resources and the Habitat*. 2019;2(3):33–40. (In Russ.). doi: 10.47921/2619-1024_2019_2_3_33
- Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Zooplankton of Lake Onega, its Central Reach and Bolshoe Onego Bay in different temperature conditions in years. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2019;9:104–115. (In Russ.). doi: 10.17076/lim982
- Syarki M. T., Kulikova T. P. Zooplankton of Lake Onego. The certificate of the state registration of database No. 2012621150. Copyright holder: NWPI KarRC RAS (RU). The date of the registration in the register of databases: 9.11.2012. (In Russ.)
- Syarki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Plankton of the pelagic Lake Onega. The certificate of the state registration of database No. 2015620274. Copyright holder: NWPI KarRC RAS (RU). The date of the registration in the register of databases: 13.02.2015. (In Russ.)
- Tekanova E. V. Long-term changes in primary production in Kondopozhskaya Bay of Lake Onego (Russia) under the influence of waste water from pulp and paper mill. *Sciences of Europe*. 2019;35:26–30. (In Russ.)
- Tekanova E. V., Kalinkina N. M., Kravchenko I. Yu. Geochemical peculiarities of biota functioning in water bodies of Karelia. *Izvestiya RAN. Ser. geogr. = Proceedings of the Academy of Sciences. Ser.: Geography*. 2018;1:90–100. doi: 10.7868/S2587556618010083
- Tekanova E. V., Ryzhakov A. V., Kalinkina N. M., Dmitrieva D. A., Fomina Yu. Yu., Makarova E. M. The state of the ecosystem of Kondopoga Bay of Lake Onega under conditions of multifactorial impact. *Ozera Evrazii: problemy i puti ikh resheniya: Mat-ly II Mezhdunar. konf. (Kazan', 19–24 maya 2019 g.) = Lakes of Eurasia: problems and solutions: Proceedings of the II Int. conf. (Kazan, May 19–24, 2019)*. Kazan'; 2019. P. 190–194. (In Russ.)
- Thackeray S. J., George D. G., Jones R. I., Winfield I. J. Vertical heterogeneity in zooplankton community structure: a variance partitioning approach. *Archiv für Hydrobiologie*. 2005;164(2):257–275. doi: 10.1127/0003-9136/2005/0164-0257
- Thackeray S. J., George D. G., Jones R. I., Winfield I. J. Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community. *Aquat. Ecol.* 2006;40:23–32. doi: 10.1007/s10452-005-9021
- Timakova T. M., Kulikova T. P., Litvinova I. A., Polyakova T. N., Syarki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Changes in biocenoses of Kondopoga Bay, Lake Onego, under the effect of effluents from a pulp and paper mill. *Water Resources*. 2014;41(1): 78–86. (In Russ.). doi: 10.1134/S0097807814010126
- Wagner C., Adrian R. Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? *Global Change Biol.* 2009;15:1104–1115. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01833.x
- Wetzel R. G. Limnology: lake and river ecosystems: third edition. San Diego: Academic Press; 2001. 1006 p.
- Wilson H. L., Ayala A. I., Jones I. D., Rolston A., Pierson D., de Eyto E., Grossart H.-P., Perga M.-E., Woolway R. I., Jennings E. Variability in epilimnion depth estimations in lakes. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 2020;24(11):5559–5577. doi: 10.5194/hess-24-5559-20

Поступила в редакцию / received: 05.12.2024; принята к публикации / accepted: 11.07.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сярки Мария Тагевна

канд. биол. наук, главный биолог группы
исследований донных отложений

e-mail: msyarki@mail.ru

Коновалов Даниил Сергеевич

инженер-исследователь лаборатории гидробиологии

e-mail: konovalov.daniil1998@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Syarki, Maria

Cand. Sci. (Biol.), Chief Biologist

Konovalov, Daniil

Research Engineer