

УДК 574.583:551.583 (282.247.211)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА И ЕГО ОТКЛИК НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА

Ю. Ю. Фомина, М. Т. Сярки

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия*

Рассмотрено современное состояние зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и его отклик на климатические изменения по материалам комплексных съемок 2010–2017 гг. На основе современных и архивных сведений о зоопланктоне дана характеристика пяти сезонных фаз годового цикла. Впервые подробно изучено подледное состояние зоопланктона. Проанализированы видовой состав, доминирующий комплекс, структура, обилие зоопланктона с учетом годовой цикличности. Выделены комплексы видов-доминантов и субдоминантов, а также характерные для фаз виды-индикаторы. Показано, что по сравнению с состоянием, зафиксированным во второй половине прошлого века, в видовом составе и доминантном комплексе зоопланктона изменений не произошло. Летние (август) показатели общей численности в период исследований были ниже средних, но находились в пределах многолетней межгодовой изменчивости. Откликом на сдвиги сроков весенних гидрологических явлений явилось быстрое развитие коловраток и начало раннелетней фазы развития, которые происходили раньше среднемноголетних сроков. В последние десятилетия также отмечены изменения в соотношении видов тепло- и холодноводного комплекса.

Ключевые слова: зоопланктонное сообщество; влияние климата; фенологические фазы; сезонная динамика; Онежское озеро.

Yu. Yu. Fomina, M. T. Syarki. MODERN STATE OF ZOOPLANKTON AND ITS RESPONSE TO CLIMATE CHANGE IN PETROZAVODSK BAY OF LAKE ONEGO

The current state of zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego and its response to climate change have been considered using data collected during multidisciplinary surveys in 2010–2017. Five seasonal phases of the annual cycle are described relying on modern and archival zooplankton data. The condition of zooplankton under ice has been studied in detail for the first time. The species composition and the dominant complex, as well as the structure and quantitative characteristics were analyzed taking annual cyclicality into consideration. The dominant, subdominant species and indicators species of phenological phases were determined. It was shown that the zooplankton species composition and dominants complex have not changed since the second half of the past century. Total summer (August) zooplankton abundance during the surveys was below average, but within the limits of long-term among-year variation. Rapid development of rotifers and early onset of the summer development phase (before long-term average dates) was the response to shifts in the timing of vernal hydrological phenomena. In the past few decades, changes have also occurred in the ratio of warm-water and cold-water species.

Введение

Онежское озеро – второй по величине водоем Европы и европейского Северо-Запада России. Его площадь составляет 9840 км², средняя глубина – 30 м, объем водной массы – 295 км³. Озеро уникальное, является одним из наименее минерализованных озер мира (39–46 мг/л). Воды слабоокрашены, содержат небольшое количество органических веществ и биогенных элементов. В целом его акватория сохранила естественный олиготрофный статус [Онежское..., 2010]. В северо-западной части водоема располагается один из крупнейших заливов – Петрозаводский. Он служит источником водоснабжения для города Петрозаводска.

В последние десятилетия в пресноводных экосистемах по всему миру отмечают увеличение температуры поверхности воды, продолжительности безледоставного периода, периода температурной стратификации и другие последствия изменения климата. В Онежском озере также отмечена тенденция увеличения продолжительности безледоставного периода, длительность которого возросла на 20–30 суток [Ефремова, Пальшин, 2017].

Зоопланктон выступает ярким индикатором состояния экосистемы и ее изменения. Так, в связи с потеплением климата в озере Байкал отмечено увеличение численности *Cyclops kolensis* в 12 раз и доли тепловодных видов в структуре летнего зоопланктона [Hampton et al., 2014; Izmet'eva et al., 2016]. В озере Вашингтон зарегистрировано снижение плотности *Leptodiptomus densities*, сдвиг жизненного цикла рачка с одной к двум генерациям за год, сдвиг на более ранние сроки весеннего цветения фитопланктона и максимума коловраток [Winder, Schindler, 2004; Winder et al., 2009]. В исследовании на озере Мюнгельзе в весенний период пик численности ветвистоусых рачков *Daphnia* и *Bosmina* наблюдали на 2–4 недели раньше [Adrian et al., 2006].

Во второй половине XIX века исследования зоопланктона Онежского озера проводили отдельные зоологи-энтузиасты. Первые сведения о зоопланктоне Онежского озера, в том числе Петрозаводской губы, были собраны в 1866 г. русским биологом Карлом Кесслером [1868]. Для исследования планктонной фауны Петрозаводской губы в 1897 г. Александр Линко впервые использовал планктонную сеть [Николаев, 1972]. 1901–1926 гг. – период эпизо-

дических исследований озера, среди которых выделяют Олонецкую экспедицию под руководством Г. Ю. Верещагина [Герд, 1946]. С 1926 г. по настоящее время накоплено большое количество информации о зоопланктоне Петрозаводской губы: видовом составе, доминантном комплексе, количественных показателях, экологии видов, горизонтальных и вертикальных миграциях, кормовой ценности для рыб, биоресурсном потенциале и др. [Смирнова, 1972; Филимонова, 1974; Куликова, Щурова, 1980; Куликова и др., 1997; Куликова, Сярки, 2007; Сярки, 2008, 2015]. Однако вопросы сезонной динамики и фенологии планктона изучены недостаточно.

Цель данной работы – изучить современное состояние и годовую цикличность зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и выявить его реакцию на климатические изменения.

Материалы и методы

Характеристика района исследования. Площадь поверхности Петрозаводской губы около 125 км², объем водных масс в заливе 1,17 км³, длина залива – 19 км, средняя ширина – 7 км, максимальная глубина – 32 м, средняя – 18,2 м. Наибольшие глубины сосредоточены в юго-восточной части губы. Залив вытянут с северо-запада на юго-восток, вдается в сушу на 13 км, отделен от открытой части озера Ивановскими островами [Филимонова, 1974]. Химический состав вод формируется за счет смешения озерных, речных и сточных вод г. Петрозаводска. Речной сток в залив представлен в основном водами реки Шуи, обогащенными органическими и биогенными веществами. Промышленно-бытовые стоки вносят органоминеральные и биогенные загрязнители. Преобладающие в заливе течения определяют перемещение вод реки Шуи и сточных вод города вдоль городского побережья в сторону открытой части озера, поэтому центральная часть залива этому влиянию подвержена меньше [Онежское..., 1999].

В основу работы положен материал комплексных съемок лаборатории гидробиологии ИВПС РАН с 1988 по 2017 гг. в период вегетации (июнь–октябрь) [Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015]. Пробы зоопланктона отбирали 1–2 раза в год в пелагиали Петрозаводского залива на двух станциях (глубины 26 и 28 м) – всего 210 проб, в том числе 30 проб

с 2010 по 2017 гг. для оценки современного состояния зоопланктона.

Для описания зимнего состояния зоопланктона были использованы материалы, полученные в рамках российско-швейцарского мультидисциплинарного проекта «Lake Ladoga: life under ice interplay of under-ice processes by global change» в марте 2015–2016 гг. (64 пробы).

Отбор проб зоопланктона осуществлялся по стандартной методике планктонной сетью Джели (с диаметром отверстий 100 мкм), камеральная обработка проб проводилась согласно общепринятой методике [Методические..., 1984]. При вычислении биомассы зоопланктона использовались размеры и значения индивидуального веса, рассчитанные для Онежского озера [Куликова, Сярки, 1994].

Ввиду высокой изменчивости и нерегулярности рядов применялся метод скользящего среднего в модификации двойного сглаживания, который позволяет получить плавные кривые сезонной динамики показателей [Сярки, 2013]. Для оценки разнообразия сообщества применяли индекс Шеннона – Уивера, рассчитанный для каждой станции отдельно.

В годовом цикле наблюдается высокая сезонная изменчивость показателей, что требует рассмотрения отдельных периодов – фенологических фаз с характерными особенностями состава, структуры, количества. По соотношению основных таксономических групп зоопланктона статистически достоверно были выделены пять фенологических фаз методом дискриминантного анализа. Определены сроки начала и окончания, а также продолжительность фаз и наличие переходных периодов [Сярки, Фомина, 2014, 2015].

Результаты и обсуждение

За период исследования (1988 по 2017 гг.) в Петрозаводской губе было обнаружено 82 таксона зоопланктона рангом до рода и ниже (Calanoida – 4; Cyclopoida – 16; Cladocera – 34; Rotatoria – 28). По географическому распространению 36 % видов относятся к космополитам, 23 % – к голоарктическим, 21 % – к палеарктическим, 20 % – к бореальным [Куликова, 2001].

Сезонные изменения в зоопланктоне определяют характерные фазы годовой цикличности, которые выражаются в изменении состава, структуры и количественных характеристик. На основе эмпирических данных статистически достоверно выделено пять сезонных фаз: зимняя, весенняя, раннелетняя, позднелетняя и осенняя.

Выявлено, что комплекс доминантных видов, который состоит из круглогодичных и сезонно специфичных видов, сменяется в годовом цикле (табл. 1, 2). При этом индекс Шеннона – Уивера варьирует по численности зоопланктона от 2,1 до 3,9; по биомассе – от 1,2 до 3,6.

Характеристика состояния сообщества зависит от сложного комплекса причин – как внешних, таких как температура воды и трофическая ситуация, так и внутренних, таких как особенности жизненных циклов планктонов и взаимодействие элементов трофической сети.

Зимняя фенофаза. Средняя многолетняя продолжительность ледостава на Петрозаводском заливе составляет 144 сут. Средние даты начала установления ледового покрова и очищения от льда – 18 декабря и 9 мая соответственно [Ефремова, Пальшин, 2015]. Низкие температуры, дефицит солнечного света, минимальные показатели биомассы и продуктивности фитопланктона в этот период создают особые неблагоприятные условия для зоопланктона.

Установлено, что зимой по численности и биомассе доминируют круглогодичные (табл. 1) и типично зимние (табл. 2) виды зоопланктона. В пробах преобладали науплии *Limnocalanus macrurus* и *Megacyclops gigas*. Науплии *Limnocalanus macrurus* были сконцентрированы в основном в верхнем 10-метровом слое. Взрослые веслоногие рачки *E. gracilis* и *L. macrurus* тяготели к нижним слоям и образовывали скопления в слоях ниже 15 м. *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* встречались только на стадии старших копеподитов в паузе в придонных слоях. Науплии циклопов и коловратки распределялись в толще воды более равномерно. Ветвистые рачки представлены очень редко *Daphnia cristata*.

Зимой 2015 г. численность зоопланктона составляла $0,7 \pm 0,1$ тыс. экз./м³, биомасса – $0,012 \pm 0,005$ г/м³, в 2016 г. численность была почти в 1,5 раза меньше – $0,5 \pm 0,1$ тыс. экз./м³, а биомасса несколько больше – $0,018 \pm 0,005$ г/м³. В структуре зоопланктона в 2015 и 2016 гг. преобладали веслоногие рачки (90 % общей численности и биомассы), однако в 2015 г. доля коловраток выше – $0,08 \pm 0,03$ тыс. экз./м³ (около 15 %), в 2016 г. доля ротаторного планктона в среднем 8 % ($0,04 \pm 0,01$ тыс. экз./м³). Исследуемые годы различались по характеру ледового покрова и температурному режиму. В 2015 г. лед был прозрачным, практически без снега, и подо льдом началась конвекция, активизирующая продукционные процессы. В 2016 г. лед был

Таблица 1. Доминантный комплекс зоопланктона по фенофазам

Table 1. Dominant complex of zooplankton by phenophases

Фенофаза Phenophase	Доминант Dominant	Субдоминант Subdominant
Зимняя Winter	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863* <i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)* <i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)* <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)*
Весенняя Spring	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863* <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)* Asplanchna sp.	<i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860 <i>Notholca caudata</i> Carlin, 1943 Synchaeta sp. науплии циклопов (nauplii of Cyclops)
Раннелетняя Early summer	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863* <i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860 <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)* Asplanchna sp.	<i>Notholca cinetura</i> Skorikov, 1914 Synchaeta sp.
Позднелетняя Late summer	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863* <i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860 <i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862* <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)* Asplanchna sp.	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)* <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)* <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)* <i>Daphnia longispina</i> Müller, 1785 науплии циклопов (nauplii of Cyclops) науплии калянид (nauplii of Calanoida)
Осенняя Autumn	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863* <i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)* <i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862* <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)* науплии циклопов (nauplii of Cyclops) науплии калянид (nauplii of Calanoida)	<i>Eutytemora lacustris</i> (Poppe, 1887) <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)* <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)* <i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860 Asplanchna sp.

Примечание.*Круглогодичные виды.

Note.*Species is active all year round.

Таблица 2. Сезонно специфичные виды

Table 2. Seasonally specific species

Фенофаза Phenophase	Вид Species
Зимняя Winter	<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857) <i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901 <i>Notholca cinetura</i> Skorikov, 1914
Весенняя Spring	<i>Holopedium gibberum</i> (Zaddach, 1855) <i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925 <i>Notholca cinetura</i> Skorikov, 1914
Раннелетняя Early summer	<i>Bosmina longirostris</i> (Müller, 1785) <i>Holopedium gibberum</i> (Zaddach, 1855) <i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) <i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761) <i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832 <i>Notholca caudata</i> Carlin, 1943
Позднелетняя Late summer	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) <i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848) <i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862 <i>Daphnia longispina</i> Müller, 1785
Осенняя Autumn	<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862 <i>Daphnia longispina</i> Müller, 1785

покрыт слоем снега, затрудняющим процессы прогревания, и конвективные перемешивания еще не начались [Сярки, Фомина, 2017]. Характер ледового покрова, температурный режим

и наличие конвекции подо льдом влияют на состояние подледного зоопланктона.

В связи с трудностями подледных полевых исследований зимнее состояние зоопланктона

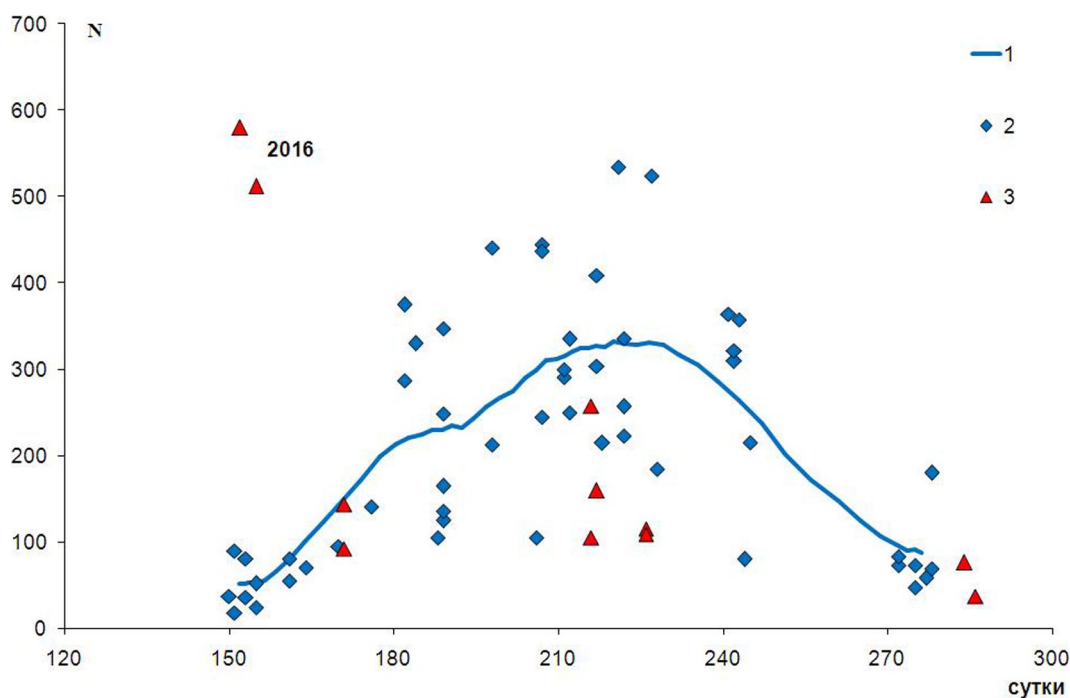


Рис. 1. Сезонная и межгодовая изменчивость численности зоопланктона (N, тыс. экз./м²):

1 – среднемноголетняя траектория; 2 – данные 1988–2007 гг.; 3 – данные 2010–2017 гг.

Fig. 1. Seasonal and interannual variability of zooplankton abundance (N, th. ind./m²):

1 – annual average trajectory; 2 – data: 1988–2007; 3 – data: 2010–2017

в Петрозаводской губе было изучено фрагментарно.

По данным З. И. Филимоновой [1974], в апреле 1969 г. ведущая роль в планктоне принадлежала *Eudiaptomus gracilis*. Также были отмечены *Limnocalanus macrurus*, *Thermocyclops oithonoides*, *Notholca cinetura*, *Synchaeta kitina* и *Cyclops* sp. Состав доминантов, структура сообщества, а также показатели численности (0,98 тыс. экз./м³) и биомассы (0,021 г/м³) были сходны с нашими данными, что свидетельствует о стабильности зимнего состояния зоопланктона.

Весенняя фенофаза начинается с таяния льда и продолжается до конца июня. Весной после таяния льда прибрежные мелководные районы нагреваются быстрее, что приводит к формированию фронта термического бара. По Петрозаводской губе он проходит в конце мая – начале июня [Онежское..., 2010]. Термобар отделяет залив от центральной части озера и запирает речные воды в заливе. Река Шуя вносит большое количество органических веществ. Трофические условия в этот период определяются крупноразмерными диатомовыми водорослями (90 % от общей численности), которые напрямую не используются зоопланктоном, но выделяемое ими внеклеточное органическое вещество способствует развитию

бактерий. Кормовой фитопланктон – синезеленые и хлорококковые – малочислен и только начинает развиваться [Вислянская, 1999].

В весеннюю фенофазу по биомассе доминируют веслоногие рачки (около 55 % от общей численности зоопланктона). Науплии *Limnocalanus macrurus* превращаются в копеподиты и могут достигать численности 0,40 тыс. экз./м³ (в среднем 0,16 тыс. экз./м³). В это время *Eudiaptomus gracilis* начинает активно размножаться, количество науплий в среднем 0,13 тыс. экз./м³. Весной по численности преобладает ротаторный планктон (более 40 %), поскольку коловратки используют для питания бактерии. Наиболее многочисленны в этот период *Kellicottia longispina* и *Notholca caudate*, кроме того, в планктоне отмечены *Polyarthra dolichoptera*, *Notholca cinetura* (табл. 1, 2).

По данным 1988–2007 гг., численность в этот период в среднем 3,2 тыс. экз./м³, биомасса – 0,11 г/м³. В июне 2010 г. количественные показатели зоопланктона были близки к среднемноголетним, средняя численность составляла 4,4 тыс. экз./м³, биомасса – около 0,02 г/м³ (рис. 1). Однако в структуре сообщества отмечался сдвиг в сторону увеличения численности (более 69 %) и биомассы (около 55 %) коловраток и снижения роли веслоногих по численности до 21 % и по биомассе до 35 %.

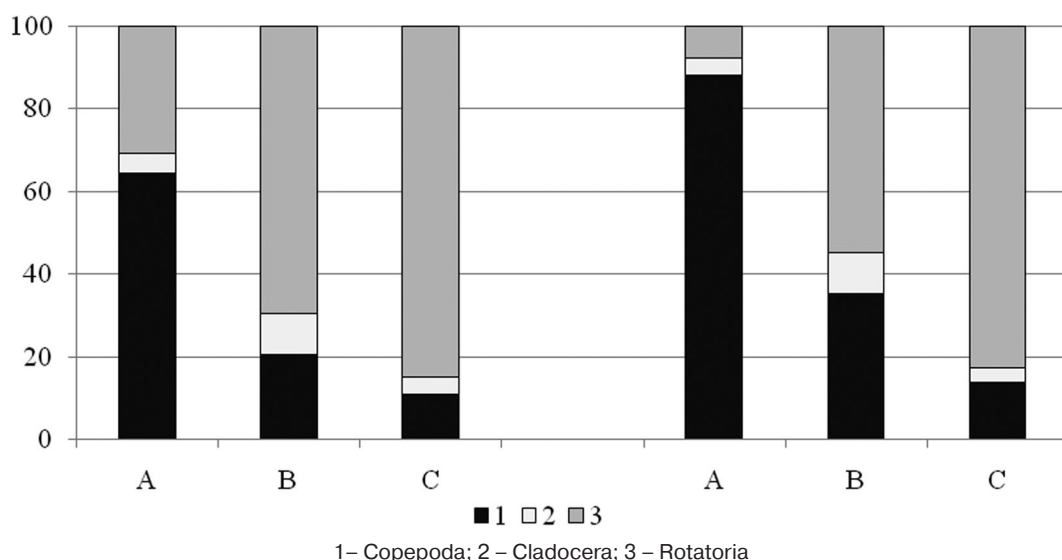


Рис. 2. Структура зоопланктона по соотношению основных групп (%) в первой декаде июня: А – среднее за 1988–2007 гг.; В – 2010 г.; С – 2016 г.

Fig. 2. Zooplankton structure by the ratio of groups (%) in the first ten days of June: А – average for 1988–2007; В – 2010; С – 2016

Доля ветвистоусых составляла по 10 % (рис. 2). Температура поверхности воды в мае 2010 г. была выше среднемноголетней на 3°, что привело к более раннему развитию коловраток.

Необычная ситуация наблюдалась в июне 2016 г. Биомасса зоопланктона превышала ранневесенние значения в 12 раз (20,5 г/м² или 0,80 г/м³), численность – в 10 раз (545 тыс. экз./м² или 21,0 тыс. экз./м³). По численности ротаторный планктон превышал среднемноголетние значения в 20 раз (463 тыс. экз./м² или 17,8 тыс. экз./м³), по биомассе – в 78 раз (17,2 г/м² или 0,08 г/м³). Это связано с тем, что коловратки имеют короткий жизненный цикл, высокую скорость прироста популяций и их биомассы [Сярки, Фомина, 2016]. Количество рачкового планктона, имеющего более длительные сроки развития, увеличилось почти в 3 раза (83 тыс. экз./м² или 3,2 тыс. экз./м³), по биомассе в 2 раза (3,2 г/м² или 0,13 г/м³). Преобладание коловраток в структуре по численности и биомассе – более 80 %. Роль веслоногих и ветвистоусых рачков минимальна – 10 и 4 % соответственно. Обычно в этот период индекс Шеннона по численности в среднем 3,41; по биомассе – 2,11. В июне 2016 г. отмечено снижение видового разнообразия: так, индекс Шеннона по численности составлял 2,24–2,26, а по биомассе 0,98–1,56.

Возможны две причины таких аномальных показателей: термобар и высокая температура воды. В мае 2016 г. наблюдалась чрезвычай-

но высокая температура воды – до 15°, хотя обычно в это время она колеблется около 6°. В этот год образование термобара сместилось на более ранние сроки, что привело к накоплению речных вод в заливе на несколько дней. Сочетание повышенных температур и речных вод, обогащенных органическим веществом, привело к аномально высоким показателям на большей части акватории залива, изменению соотношения основных групп зоопланктона и сдвигу раннелетней фазы на 11 дней. Стоит отметить, что такая ситуация ранее нами не наблюдалась.

Раннелетняя фенофаза развития планктона протекает с начала до конца июля. В начале месяца количество диатомовых снижается, увеличивается доля синезеленых и хлорококковых водорослей [Вислянская, 1999]. Активный прогрев водных масс создает благоприятные условия для роста коловраток, они доминируют по численности (около 65 %) и по биомассе (более 45 %). Развиваются виды тепловодного комплекса зоопланктона умеренных широт (по классификации М. Л. Пидгайко [1984]) – *Leptodora kindtii* и *Bosmina longirostris* (табл. 1, 2). В планктоне появляется крупный рачок *Heterocope appendiculata* Sars, 1863.

В этот период происходит активный рост общих количественных показателей зоопланктона. Численность изменяется в широких пределах – от 4,5 тыс. экз./м³ в начале июля до 62,4 тыс. экз./м³ в конце месяца (в среднем 16,7 тыс. экз./м³), а биомасса – от 0,08 до

0,97 г/м³ (в среднем 0,38 г/м³). В 2016 г. наблюдалась экстремальная ситуация, при которой уже в июне количество зоопланктона и его структура соответствовали раннелетней фазе.

Позднелетняя фазофаза начинается с конца июля и продолжается до середины августа. В этот период температура поверхности воды достигает максимума. В августе возрастает роль мелких водорослей, синезеленых и хлорококковых, что улучшает кормовые условия для ветвистоусых. В структуре зоопланктона по численности (около 32 %) и биомассе (около 42 %) преобладают ветвистоусые рачки. В доминирующем комплексе наблюдается увеличение числа тепловодных видов, таких как *Daphnia longispina* и *Diaphanosoma brachyurum*, причем последняя входит в состав доминантного комплекса только в позднелетнюю фазу (табл. 2).

Количественные характеристики зоопланктона в августе 2014, 2015 и 2017 гг. были сходны. Они находились в пределах межгодовых колебаний, но были несколько ниже среднеголетних (12,2 тыс. экз./м³ и 0,39 г/м³) (рис. 1). Численность планктеров в среднем составляла 5,6 тыс. экз./м³ (3,9–9,2 тыс. экз./м³), биомасса – 0,21 г/м³ (0,11–0,37 г/м³). По численности примерно равную долю имели циклопы и ветвистоусые рачки (около 30 %), по биомассе – каляноиды и ветвистоусые рачки, примерно по 38 %. Доля коловраток составляла в среднем 13–15 %.

Осенняя фазофаза длится с последней декады августа до образования ледяного покрова. Доля ветвистоусых и коловраток, в основном теплолюбивых, снижается, роль веслоногих рачков, соответственно, увеличивается, и они составляют более 60 % по численности и биомассе. Среднеголетняя численность зоопланктонного сообщества – 6,5 тыс. экз./м³ (2,0–19,2 тыс. экз./м³), биомасса – 0,13 г/м³ (0,05–0,33 г/м³). В октябре 2015 г. количественные показатели находились в пределах межгодовых колебаний. Численность отмечена в среднем 2,1 тыс. экз./м³, биомасса – 0,05 г/м³ (рис. 1).

Сравнение с данными предыдущих лет исследований показало [Филимонова, 1974; Куликова, Щурова, 1980], что с 1960–80-х годов принципиальных изменений в сезонных процессах не происходило. По результатам анализа современного состояния, показатели зоопланктона в летний период находились в пределах многолетней межгодовой изменчивости, но были ниже средних показателей. В другие сезоны показатели были сходны.

Годовая динамика температуры определяет сезонные явления, такие как изменение состава и структуры, обилия и продуктивности сообщества. В многолетнем плане изменение температуры приводит к сдвигам в соотношении видов тепловодного и холодноводного комплексов.

В последнее десятилетие в Петрозаводской губе наблюдаются изменения в соотношении видов кладоцерного планктона. Причем *Daphnia cristata*, принадлежащая к холодноводному комплексу и хорошо адаптированная к условиям, не лимитируется температурой, и ее сезонная цикличность носит естественный характер. *Daphnia longispina* принадлежит к тепловодному комплексу и более требовательна к температуре [Пидгайко, 1984]. В последние годы, особенно в позднелетней фазе, наблюдается увеличение роли *D. longispina*, в некоторых случаях рачок превосходил по количеству массовый вид *D. cristata*.

В составе зоопланктона Петрозаводской губы отмечено 5 видов босмин. *Bosmina longispina* является постоянным доминантом или субдоминантом. Однако в последние годы отмечается массовое развитие другого вида, *Bosmina crassicornis* Lilljeborg, 1887. Ранее он встречался только на литорали и в пелагиали отмечен не был. В 2013 г. *B. crassicornis* был обнаружен на открытой литорали и в прибрежной зоне Петрозаводской губы. В августе 2014 г. этот вид впервые в заметном количестве (до 200 тыс. экз./м³) наблюдался в пелагиали центральной части Петрозаводской губы. В 2016 и 2017 гг. в позднелетний период вид *B. crassicornis* составлял до четверти от численности всех босмин.

Причиной подобных явлений могут быть изменения в температурном режиме, в частности смещение дат наступления и окончания теплового периода года, а также изменение длительности ледового покрытия, что вызывает перераспределение видов холодноводного и тепловодного комплекса и массовое развитие ранее редких видов. Было ли это явление случайным или существует определенный тренд в сообществе зоопланктона, покажут дальнейшие наблюдения [Сярки, 2015].

Заключение

С 1960-х годов видовой состав, структура доминантного комплекса и сезонная динамика зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера не изменились. В 2014–2017 гг. показатели зоопланктона в летний период находились в пределах многолетней межгодовой измен-

чивости, но были ниже средних показателей. В другие сезоны показатели были сходны. Отмечены сдвиги в весеннем развитии на более ранние сроки. Состояние зоопланктона в первой декаде июня до 2000 года характеризовалось как весеннее. В 2010 и 2016 годах – соответствовало раннелетней фазе. В последнее десятилетие наблюдаются сдвиги в соотношении видов тепловодного и холодноводного комплексов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН).

Литература

- Висянская И. Г.* Структура и динамика биомассы фитопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 146–158.
- Герд С. В.* Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1946. Вып. 11. С. 28–140.
- Ефремова Т. В., Пальшин Н. И.* Ледовая фенология и термическая структура озер северо-запада России в период ледостава (по данным многолетних наблюдений) // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Мат-лы 1-й Междунар. конф. (11–15 сентября 2017 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. С. 222–228.
- Ефремова Т. В., Пальшин Н. И.* Многолетняя изменчивость температуры воды и ледовая фенология // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 38–44.
- Кесслер К. Ф.* Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении: Приложение к трудам Первого съезда русских естествоиспытателей. СПб.: Тип. Императорской Академии Наук, 1868. 148 с.
- Куликова Т. П.* Видовой состав зоопланктона внутренних водоемов Карелии // Труды КарНЦ РАН. Биогеография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 133–151.
- Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т.* Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 112 с.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т.* Зоопланктон. Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 54–62.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т.* Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера (справочно-информационный материал). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994. 16 с.
- Куликова Т. П., Щурова Л. Э.* Метазойный зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 74–96.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция /* Ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1984. С. 33.
- Николаев И. И.* История исследования зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 5–23.
- Онежское озеро. Атлас /* Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 151 с.
- Онежское озеро. Экологические проблемы /* Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 293 с.
- Пидгайко М. Л.* Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Поливанная М. Ф.* Материалы к познанию зоопланктона Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Карело-Фин. гос. ун-т. Петрозаводск, 1950. 18 с.
- Смирнова Т. С.* Планктонные коловратки и ракообразные // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 126–233.
- Сярки М. Т.* 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.* Изучение траектории сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1(5). С. 61–67.
- Сярки М. Т.* Оценка рыбопродуктивности по состоянию кормовой базы. Зоопланктон. Биологические ресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 54–67.
- Сярки М. Т., Куликова Т. П.* Зоопланктон Онежского озера. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2012621150. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата регистрации в реестре баз данных 9 ноября 2012 г.
- Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А.* Планктон пелагиали Онежского озера. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620274. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата регистрации в реестре баз данных 13 февраля 2015 г.
- Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю.* Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера в подледный период // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2017. № 6(167). С. 90–95.
- Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю.* Определение динамических характеристик зоопланктона Онежского озера // Принципы экологии. 2016. № 4. С. 26–33. doi: 10.15393/j1.art.2016.5223
- Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю.* Особенности сезонных явлений в зоопланктоне Петрозаводской губы

Онежского озера // Принципы экологии. 2014. Т. 3, № 3. С. 36–43. doi: 10.15393/j1.art.2014.3682

Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Сезонные изменения в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 1. С. 63–68. doi: 10.17076/eco37

Филимонова З. И. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. С. 212–247.

Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.

Hampton S. E., Gray D. K., Izmest'eva L. R., Moore M. V., Ozersky T. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae

and grazers in Lake Baikal, Siberia // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, iss. 2. P. 1–10.

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 // *Great Lakes Research*. 2016. Vol. 42, no. 1. P. 6–17.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes // *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10, iss. 11. P. 1844–1856.

Winder M., Schindler D. E., Essington T. E., Litt A. H. Disrupted seasonal clockwork in the population dynamics of a freshwater copepod by climate warming // *Limnol. Oceanogr.* 2009. 54(6, part 2). P. 2493–2505.

Поступила в редакцию 21.03.2018

References

Efremova T. V., Pal'shin N. I. Ledovaya fenologiya i termicheskaya struktura ozer severo-zapada Rossii v period ledostava (po dannym mnogoletnikh nablyudenii) [Ice phenology and thermal structure in lakes of northwestern Russia during the freeze-up (according to the data of long-term observations)]. *Ozera Evrazii: problemy i puti ikh resheniya: Mat-ly 1-i Mezhdunar. konf. (11–15 sentyabrya 2017 g.)* [Lakes of Eurasia: problems and ways of their solution: Proceed. 1st Int. Conf. (Sept., 11–15, 2017)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2017. P. 222–228.

Efremova T. V., Pal'shin N. I. Mnogoletnyaya izmenchivost' temperatury vody i ledovaya fenologiya [Long-term variability of water temperature and ice phenology]. *Krupneishie ozera-vodokhranilishcha Severo-Zapada evropeiskoi territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistviyakh* [The largest lakes-reservoirs of the north-western European part of Russia: current state and changes of ecosystems under climate variability and anthropogenic impact]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2015. P. 38–44.

Filimonova Z. I. Zooplankton Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera [Zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego]. *Okhrana i ispol'zovanie vodnykh resursov Karelii* [Protection and use of water resources of Karelia]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1974. P. 212–247.

Gerd S. V. Obzor gidrobiologicheskikh issledovaniy ozer Karelii [An overview of hydrobiological research of lakes of Karelia]. *Tr. Karelo-Fin. otd. VNIORH*. 1946. Iss. 11. P. 28–140.

Kessler K. F. Materialy dlya poznaniya Onezhskogo ozera i Obonezhskogo kraya, preimushchestvenno v zoologicheskom otnoshenii: Prilozhenie k trudam Perвого s'ezda russkikh estestvoispytatelei [Materials for the knowledge of Lake Onego and Obonezhsky district, mainly in zoological terms: Supplement to the proceedings of the 1st Congress of Russian naturalists]. St. Petersburg: Tip. Imperatorskoi Akademii Nauk, 1868. 148 p.

Kulikova T. P. Vidovoi sostav zooplanktona vnutrennikh vodoemov Karelii [Species composition of zoo-

plankton in inland waters of Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2001. Iss. 2. P. 133–151.

Kulikova T. P., Kustovlyankina H. B., Syarki M. T. Zooplankton kak komponent ekosistemy Onezhskogo ozera [Zooplankton as a component of the ecosystem of Lake Onego]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1997. 112 p.

Kulikova T. P., Syarki M. T. Zooplankton. Sostoyanie vodnykh ob'ektov Respubliki Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 gg. [Zooplankton. State of water bodies in the Republic of Karelia according to the results of the monitoring in 1998–2006]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. P. 54–62.

Kulikova T. P., Syarki M. T. Razmerno-vesovaya kharakteristika massovykh vidov rakoobraznykh i kollovratok Onezhskogo ozera (spravochno-informatsionnyi material) [Size and weight characteristics of mass species of crustaceans and rotifers in Lake Onego (reference and information material)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1994. 16 p.

Kulikova T. P., Shchurova L. E. Metazoiny zooplankton Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera [Metazoan zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego]. *Gidrobiol. Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera* [Hydrobiol. of Petrozavodsk Bay of Lake Onego]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1980. P. 74–96.

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov v gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya [Methodical recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. Leningrad: GosNIORH, 1984. P. 33.

Nikolaev I. I. Istoriya issledovaniya zooplanktona Onezhskogo ozera [History of zooplankton research in Lake Onego]. *Zooplankton Onezhskogo ozera* [Zooplankton of Lake Onego]. Leningrad: Nauka, 1972. P. 5–23.

Onezhskoe ozero. Atlas [Lake Onego. An atlas]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. 151 p.

Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy [Lake Onego. Ecological problems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1999. 293 p.

Pidgaiko M. L. Zooplankton vodoemov evropeiskoi chasti SSSR [Zooplankton of water bodies in the European part of the USSR]. Moscow: Nauka, 1984. 208 p.

Polivannaya M. F. Materialy k poznaniyu zooplanktona Onezhskogo ozera [Materials for the knowledge of the zooplankton in Lake Onego]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 1950. 18 p.

Smirnova T. S. Planktonnye kolovratki i rakoobraznye [Plankton rotifers and crustaceans]. *Zooplankton Onezhskogo ozera* [Zooplankton of Lake Onego]. Leningrad: Nauka, 1972. P. 126–233.

Syarki M. T. Zooplankton. Krupneishie ozera-vodokhranilishcha Severo-Zapada evropeiskoi territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyakh [Zooplankton. The largest lakes-reservoirs of the north-western European part of Russia: current state and changes of ecosystems under climate variability and anthropogenic impact]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2015. P. 121–127.

Syarki M. T. Izuchenie traektorii sezonnoi dinamiki planktona s pomoshch'ju metoda dvoynogo sglazhivaniya [Study of the trajectory of seasonal dynamics of plankton using the method of double smoothing]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecol.]. 2013. No. 1(5). P. 61–67.

Syarki M. T. Otsenka ryboproduktivnosti po sostoyaniyu kormovoi bazy. Zooplankton. Biologicheskie resursy Onezhskogo ozera [Evaluation of fish productivity according to the state of the forage reserve. Zooplankton. Biological resources of Lake Onego]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. P. 54–67.

Syarki M. T., Kulikova T. P. Zooplankton Onezhskogo ozera. Svidetel'stvo o gosudarstvennoi registratsii bazy dannykh № 2012621150. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnykh problem Severa Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN (IVPS KarNTs RAN) (RU). Data registratsii v reestre baz dannykh 9 noyabrya 2012 g. [Zooplankton of Lake Onego. The certificate of the state registration of database No. 2012621150. Copyright holder: FSBI Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (NWPI KarRC RAS) (RU). The date of the registration in the register of databases: 9.11.2012].

Syarki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Plankton pelagialy Onezhskogo ozera. Svidetel'stvo o gosudarstvennoi registratsii bazy dannykh № 2015620274. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnykh problem Severa Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN (IVPS KarNTs RAN) (RU). Data registratsii v reestre baz dannykh 13 fevralya 2015 g. [Plankton of the pelagic in Lake Onego. The certificate of the state registration of database No. 2015620274. Copyright holder: FSBI Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences (NWPI KarRC RAS) (RU). The date of the registration in the register of databases: 13.02.2015].

Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Opredelenie dinamicheskikh kharakteristik zooplanktona Onezhskogo ozera [Determination of the dynamic characteristics of the zooplankton of Lake Onego]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecol.]. 2016. No. 4. P. 26–33. doi: 10.15393/j1.art.2016.5223

Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Osobennosti sezonnykh yavlenii v zooplanktone Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera [Features of seasonal phenomena in the zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecol.]. 2014. Vol. 3, no. 3. P. 36–43. doi: 10.15393/j1.art.2014.3682

Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Sezonnye izmeneniya v zooplanktone Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera [Seasonal changes in the zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego]. *Trudy KarNC RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 1. P. 63–68. doi: 10.17076/eco37

Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Zooplankton Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera v podlednyi period [Zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onego in the subglacial period]. *Uchen. zap. Petrozavod. gos. un-ta* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2017. No. 6(167). P. 90–95.

Vislyanskaya I. G. Struktura i dinamika biomassy fitoplanktona [Structure and dynamics of phytoplankton biomass]. *Onezhskoe ozero. Ekol. problemy.* [Lake Onego. Environmental problems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1999. P. 146–158.

Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology.* 2006. Vol. 12. P. 652–661.

Hampton S. E., Gray D. K., Izmest'eva L. R., Moore M. V., Ozersky T. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae and grazers in Lake Baikal, Siberia. *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9, iss. 2. P. 1–10.

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. *Great Lakes Research.* 2015. P. 6–17.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes. *Global Change Biology.* 2004. Vol. 10, iss. 11. P. 1844–1856.

Winder M., Schindler D. E., Essington T. E., Litt A. H. Disrupted seasonal clockwork in the population dynamics of a freshwater copepod by climate warming. *Limnol. Oceanogr.* 2009. Vol. 54(6, part 2). P. 2493–2505.

Received March 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Фомина Юлия Юрьевна

младший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера Карельского научного
центра РАН, Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: rambler7780@rambler.ru

Сярки Мария Тагевна

старший научный сотрудник лаб. гидробиологии, к. б. н.
Институт водных проблем Севера Карельского научного
центра РАН, Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: msyarki@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Fomina, Yuliya

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rambler7780@rambler.ru

Syarki, Mariya

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: msyarki@yandex.ru