

На правах рукописи



Фомина Юлия Юрьевна

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФЕНОЛОГИЯ
ПЕЛАГИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОНА ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ
ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

1.5.16 – гидробиология

Автореферат на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Петрозаводск–2022

Работа выполнена в Институте водных проблем Севера (обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук")

Научный руководитель

Калинкина Наталия Михайловна,

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель лаборатории гидробиологии Института водных проблем Севера – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук" (ИВПС КарНЦ РАН)

Официальные оппоненты:

Курашов Евгений Александрович,

доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, руководитель лаборатории гидробиологии Института озераедения Российской академии наук – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук» (ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН)

Шурганова Галина Васильевна,

доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, заведующая научно-исследовательской лабораторией водных экосистем кафедры экологии Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского"

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН)

Защита состоится « » года в часов на заседании диссертационного совета 24.1.034.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел./факс: +7 (48547) 24042, e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109. и на сайте <http://www.ibiw.ru>.

Автореферат разослан « » _____ г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Зоопланктон – один из важнейших компонентов пресноводных экосистем, ключевое звено пищевых цепей. При мониторинге состояния экосистем (уровень трофии, биоразнообразие, кормовая база рыб) (Иванова, Казанцева, 2006; Телеш, 2006; Сярки, 2008; Ривьер, 2012; Ермолаева, 2013; Деревенская, Мингазова, 2014; Лазарева, Соколова, 2016; Pocięcha et al., 2018; Xiong et al., 2020) и трансформации водоемов в условиях разнотипного антропогенного воздействия используют структурно-функциональные показатели зоопланктона (Андроникова, 1996; Куликова и др., 1997; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010б). Так, по состоянию сообщества можно оценить влияние на озеро процессов, происходящих на водосборе (Крылов и др., 2007); степень антропогенного загрязнения отходами целлюлозно-бумажной промышленности (Тимакова и др., 2014; Сярки, Фомина, 2019б) и стоками горнорудных предприятий (Вандыш, 2004; Калинкина и др., 2011) и др.

Планктонные организмы в значительной степени зависят от температуры среды (Иванова, 1985; Rice et al., 2015), поэтому температурный режим, наряду с трофическими условиями, определяет колебания обилия планктона, его состав и структуру (Adrian, Deneke, 1996; Hampton et al., 2014; Izmet'seva et al., 2016), скорость развития и жизненные циклы зоопланктеров (Gerten, Adrian, 2002; Winder et al., 2009). Изменение сезонных сроков развития в годовом цикле зоопланктона является одной из самых ярких биологических реакций на колебания климатических факторов и синоптических условий (Лазарева, Соколова, 2013; Gerten, Adrian, 2000; Winder, Schindler, 2004a; Adrian et al., 2006; Thackeray et al., 2012). Принимая во внимание, что фенология определяется как система знаний о сезонно повторяющихся событиях в природе, фенологические характеристики зоопланктона могут быть использованы как индикаторы состояния водной экосистемы в условиях климатических изменений (Walther et al., 2002; Vadadi-Fülöp et al., 2012).

Фенологический подход к изучению зоопланктона позволяет детализировать механизмы его функционирования в годовом цикле и оценить реакцию на изменение температурных условий и действие антропогенного фактора. Особенно эффективным данный подход окажется в условиях Онежского озера, второго по величине водоема Европы и европейского Северо-Запада России. Большие размеры озера и высокая лимническая гетерогенность определяют характерные сезонные процессы в планктонном сообществе в разных районах водоема, что связано с разными сроками прогрева воды в северо-западных заливах и в центральном глубоководном районе озера. Петрозаводская губа – один из крупнейших северо-западных заливов озера, служит источником водоснабжения населения г. Петрозаводска. В последние десятилетия антропогенная нагрузка, связанная со сбросом коммунально-бытовых сточных вод, на Петрозаводскую губу снизилась. В заливе также отмечаются сдвиги сроков основных гидрологических явлений, например, сокращение периода ледостава, более раннее прохождение весеннего термобара, удлинение периода биологического лета (Филатов и др., 2012, 2014; Калинкина и др., 2021; Efremova et al., 2013). Воды Петрозаводской губы находятся под влиянием вод реки Шуи, обогащенных органическим веществом и железом. В условиях потепления климата возрос сток аллохтонных веществ, что вызвало увеличение цветности, взвешенных веществ, общего фосфора и железа в губе (Калинкина и др., 2017, 2018, 2019). В связи с многофакторным воздействием на экосистему залива особый интерес вызывают выявление закономерностей сезонной динамики и фенологии зоопланктона Петрозаводской губы, оценка реакции и прогнозирование состояния экосистемы на изменение климата и колебаний антропогенной нагрузки.

Степень разработанности темы исследования. Традиционно исследования в области фенологии фокусировались на сезонных сроках развития (фенофазах) в наземных экосистемах. В связи с климатическими изменениями ряд авторов отмечают сдвиги сроков фенологических явлений у растений, насекомых и большинства животных (Denny et al., 2014; Riley, Griffen, 2017). Менее изучены фенологические реакции в водных экосистемах, однако в последнее десятилетие наблюдается быстрый рост интереса к изучению фенологии морской и пресноводной биоты. Смещения сроков фенофаз были зафиксированы для рыб (Sims et al., 2004; Petty et al., 2005; Asch, 2015), бентоса (Moore et al., 2011; Philippart et al., 2014; Appelqvist, Havenhand, 2016), планктона (Edwards, Richardson, 2004; Batten, Mackas, 2009; Usov et al., 2013). Как показали исследования, особенно чувствителен к изменениям климата зоопланктон пресноводных озер. Так, в связи с изменениями климата в умеренной зоне отмечены сдвиги сроков фенологических явлений в зоопланктоне Рыбинского водохранилища (Лазарева, Соколова, 2013), озере Мюггельзе (Германия) (Adrian et al., 2006), озере Вашингтон (США) (Winder, Schindler, 2004a, б), озере Уиндермир (Англия) (Thackeray et al., 2012) и др.

История исследования зоопланктона Онежского озера, в том числе и Петрозаводской губы, насчитывает более ста лет (Кесслер, 1868; Поливанная, 1950; Филимонова, 1974; Куликова, Щурова, 1980; Куликова и др., 1997; Сярки, 2008, 2015 и др.). Несмотря на хорошую изученность зоопланктонного сообщества (видовой состав, количественные показатели, экология видов, горизонтальные и вертикальные миграции, кормовая ценность для рыб, биоресурсный потенциал и др.) многолетние данные о сезонных процессах не обобщены, фенология зоопланктона изучена недостаточно в связи с отсутствием фенологического анализа многолетних рядов данных. Эти исследования становятся особенно актуальными в связи с изменением гидрологического и гидрохимического режимов Петрозаводской губы из-за потепления климата.

Цель работы: выявление особенностей структурно-функциональной организации и фенологии пелагического зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера.

При выполнении работы решались следующие задачи:

1. Оценить современное состояние (2014–2020 гг.) пелагического зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера, его состав, количественные и функциональные характеристики.
2. Выявить основные закономерности сезонной динамики зоопланктона и его основных групп на основе обобщения многолетних (1988–2011 гг.) данных.
3. Изучить особенности жизненных циклов основных доминантных видов пелагического зоопланктона Петрозаводской губы в сравнении с центральным плесом Онежского озера.
4. Изучить фенологию зоопланктона Петрозаводской губы на основе сезонных изменений структуры сообщества.
5. Выделить информативные показатели состояния зоопланктона для проведения биомониторинга Петрозаводской губы Онежского озера с использованием фенологического подхода.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Получены новые данные о состоянии подледного зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера (видовой состав, структура сообщества, количественные показатели, вертикальное распределение). Определены сроки начала и окончания, а также продолжительность фенофаз и наличие переходных периодов. Выявлены характерные особенности фенофаз: виды-доминанты, сезонно-специфичные виды, структура сообщества, численность, биомасса, продукция.

Впервые с использованием дискриминантного анализа по показателям структуры сообщества были достоверно выделены четыре сезонные фазы развития зоопланктона за вегетационный период (весенняя, раннелетняя, позднелетняя, осенняя).

Работа вносит вклад в изучение структурно-функциональной организации, сезонной динамики и фенологии зоопланктона глубоководного северного водоема в условиях изменения климата и колебаний антропогенной нагрузки. На основании анализа многолетних данных впервые выявлены особенности сезонных процессов в годовом цикле зоопланктона северо-западного залива и центральной глубоководной части Онежского озера.

Практическая значимость работы. На основе выделения четырех фенологических фаз сезонного развития зоопланктона предложены новые критерии для оценки реакции экосистемы Петрозаводской губы Онежского озера на климатические изменения: сроки наступления и продолжительность фенофаз; характерный видовой состав, структура и количественные показатели для каждой фенофазы. Полученные данные использованы для оптимизации подходов к проведению биомониторинга Онежского озера. Информация о количественных и функциональных показателях зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера может применяться при расчете ущерба водным биологическим ресурсам и среде их обитания, а также для оценки кормовой базы рыб-планктофагов. Материалы диссертации могут быть использованы в рамках вузовской программы при подготовке и проведении занятий по гидробиологическим и экологическим дисциплинам (в том числе «Экология водных экосистем», «Экологический мониторинг», «Биоиндикация и биотестирование»).

Результаты исследований были использованы при выполнении гранта РФФИ (проект №14-17-00766) «Онежское озеро и его водосбор: история геологического развития, освоение человеком и современное состояние» и научно-исследовательских тем лаборатории гидробиологии ИВПС КарНЦ РАН: №01201461400, №АААА-А17-117040610312-0.

Защищаемые положения.

1. С использованием дискриминантного анализа выделены четыре фенологические фазы сезонного развития зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера по соотношению основных таксономических групп (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera, Rotifera), с характерным видовым составом, структурой, количественными и функциональными показателями.
2. Сдвиги фенологических фаз, увеличение изменчивости сезонных и межгодовых количественных показателей зоопланктона Петрозаводской губы, наблюдаемые в последние десятилетия, обусловлены изменениями температурного режима озера в результате климатических колебаний.

Соответствие паспорту научной специальности. Диссертационная работа по содержанию и форме представления полностью соответствует паспорту специальности 1.5.16 – «Гидробиология». Отраженные в диссертации исследования соответствуют следующим направлениям: «Динамика численности популяций гидробионтов, механизмы регуляции их обилия и пространственное распределение» и «Закономерности и механизмы формирования разнообразия, структуры, динамики водных сообществ и гидробиоценозов».

Степень достоверности и апробация результатов. Материалы, которые лежат в основе диссертации, были представлены на 13 конференциях: 66-ой научной школе-конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Науки о Земле: задачи молодых» (Петрозаводск, 2014), Международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2014), I Международной конференции молодых ученых «Проблемы и

перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе» (Мурманск, 2014), Международной молодежной школе-конференции «Моря, озера и трансграничные водосборы России, Финляндии и Эстонии» (Петрозаводск, 2014), III Всероссийской научной Интернет-конференции с международным участием (Казань, 2015), V Международной конференции «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий», посвященной памяти Г. Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2015), Всероссийской научной конференции с международным участием «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования», посвященной 70-летию КарНЦ РАН (Петрозаводск, 2016), V Международной конференции молодых ученых «Водные ресурсы: изучение и управление» (Лимнологическая школа-практика) (Петрозаводск, 2016), V Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», посвященной памяти чл.-кор. НАН Беларуси, профессора А. П. Остапени (Минск-Нарочь, 2016), I Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения» (Петрозаводск, 2017), II Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения» (Казань, 2019), XII съезде Гидробиологического общества при РАН (Петрозаводск, 2019), I Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Чтения памяти В. И. Жадиной к 125-летию со дня рождения» (Санкт-Петербург, 2022). По материалам диссертации были сделаны доклады на семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 28 работ, из которых 6 статей – в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК РФ (из них 1 статья – в журнале, входящем в список Web of Science).

Личный вклад автора. Анализ литературных данных, сбор и обработка гидробиологического материала выполнены лично автором. Постановка цели и задач исследования, интерпретация и анализ полученных результатов, формулирование выводов и основных положений, выносимых на защиту, принадлежат автору.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 161 странице, содержит 44 таблицы и 45 рисунков. Список литературы включает 336 источников, из которых 132 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает огромную и искреннюю признательность научному руководителю д.б.н. Н. М. Калинкиной и постоянному научному консультанту к.б.н. М. Т. Сярки. Автор глубоко благодарен д.б.н. И. В. Барышеву за ценные советы. Автор признателен всем коллегам (сотрудникам ИВПС КарНЦ РАН) за научные консультации и советы. Искренне благодарю мужа за проявленное терпение, понимание и поддержку. Работа посвящается памяти моей мамы Тихоновой Антонины Михайловны (1957–2003).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Рассмотрены принципы и методы фенологических исследований водных экосистем, даны конкретные примеры их применения, обоснована актуальность использования фенологических исследований для оценки реакции экосистем на климатические изменения. Собран литературный материал о воздействии климата на пресноводные экосистемы и на сообщества зоопланктона, в частности. Анализ литературных данных показал, что под влиянием изменения климата в зоопланктоне происходит смена доминантных видов, изменение в структуре сообщества, сдвиги жизненных циклов отдельных видов и сезонных явлений в сообществе в целом. Рассмотрена история изучения зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и основные результаты его исследований. На основе анализа литературных данных в главе представлена характеристика Петрозаводской губы Онежского озера по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим (бактериопланктон, фитопланктон) показателям как важнейшим условиям обитания зоопланктона.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводская губа – один из наиболее крупных северо-западных заливов Онежского озера. Площадь поверхности – около 125 км², объем водных масс – 1,17 км³, длина – 19 км, средняя ширина – 7 км. Максимальная глубина – 32 м, средняя – 18,2 м (Филимонова, 1974).

Онежское озеро – это холодноводный водоем (среднегодовая температура воды – 8 °С). Среднеголетняя продолжительность ледостава в Петрозаводской губе составляет 144 сут. (Ефремова, Пальшин, 2015), продолжительность «биологического лета» в заливе – в среднем 115 суток. Термический режим в заливе отличается от центра озера. Так, весенний прогрев, прохождение термобара и образование вертикальной стратификации в Петрозаводской губе происходит, примерно, на месяц раньше, чем в центральном и глубоководном районах (Ефремова, 2010).

Химический состав вод Петрозаводской губы формируется в основном за счет речного стока (95 % – река Шуя), обогащенного биогенными веществами, железом и гумусом. В среднем за год с водами р. Шуя в залив поступает около 100 000 тонн аллохтонного органического вещества и 1300 тонн общего железа (Сабылина, 1999). Зимой и весной водные массы Петрозаводской губы представлены на 52–62 % шуйскими водами. Особенно велико влияние речных вод на залив в период прохождения термобара, когда водообмен с центральным плесом

озера ограничен. По сравнению с 1990-ми, в последние годы в заливе в весенний период цветность воды увеличилась в 1,3 раза (среднем 73 град.), концентрация железа – в 3,5 раза (в среднем 0,42 мг/л), концентрация углекислого газа – в 2,5 раза (в среднем 2,99 мг/л) (Калинкина и др., 2019). Благодаря тому, что Петрозаводская губа имеет хороший водообмен с центральной частью озера (0,13 год⁻¹), после прохождения термобара показатели химического состава воды в заливе становятся близкими к озерным. Летом и осенью доля озерных вод достигает 82–86 % (Лозовик и др., 2019). По показателям концентрации общего фосфора, содержания хлорофилла *a*, уровню развития бактериопланктона и фитопланктона залив характеризуется как олиго-мезотрофный (Ефремова и др., 2013; Тимакова, 2015; Чекрыжева, 2015). В заливе отмечается уменьшение показателей общей численности бактериопланктона и сапрофитных бактерий обусловленное снижением антропогенной нагрузки (Тимакова, 2015).

Материал и методы исследования

В основу работы были положены результаты собственных исследований в период 2014–2020 гг. на стандартных мониторинговых станциях P2 и P3, расположенных в Петрозаводской губе Онежского озера, а также архивные данные лаборатории гидробиологии ИВПС КарНЦ РАН по показателям зоопланктона на станциях P2, P3, P5, P7 в Петрозаводской губе и на станциях B1, B2, C1, C2, C3 в центральной части Онежского озера (рис. 1).

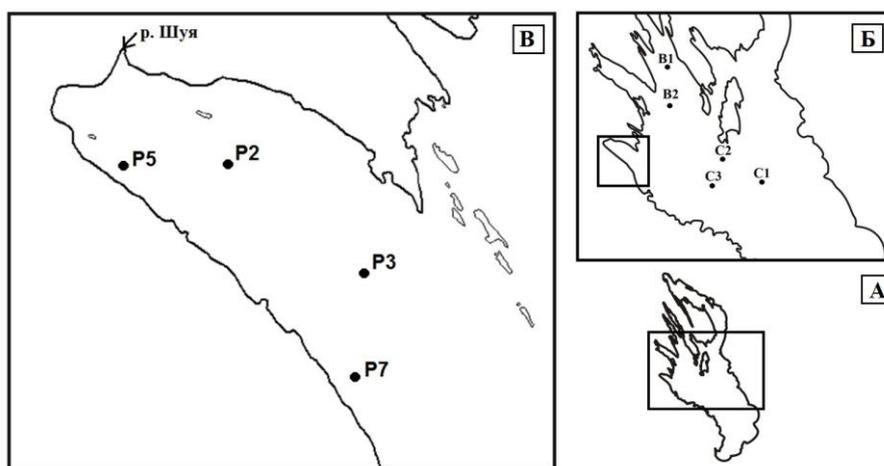


Рисунок 1. Схема расположения станций в Онежском озере:

А – Онежское озеро; Б – центральная часть озера; В – Петрозаводская губа

Таблица 1. Собранные (*) и проанализированные автором материалы

Станция	Годы	Количество проб									
		месяц									
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
P2 и P3	1988				3	6			3	3	
	1989				6	6	6	6	6		
	1990			3		6	3		3		
	1991				6	6	6	6	6		
	1993		9		6	12	12			6	
	1994				6						
	1995						6				
	1996					6					
	1998					6					
	1999				3						
	2001						9				
	2004						3				
	2007				6						
	2010				6						
	2011						3				
2014*	6						6				
2015*	30						6		6		
2016*	42			6	3						
2017*	18				3	3			3		
2020*				3							
Всего:		96	9	3	51	54	63	15	33		

Подробные исследования подледного зоопланктона залива были проведены в марте с 2015 по 2017 г. в рамках российско-швейцарского мультидисциплинарного проекта «Lake Ladoga: life under ice. Interplay of under-ice processes by global change. A Russian-Swiss multi-disciplinary project». Применялась стандартная методика для сетного отбора и камеральной обработки проб (Методические рекомендации..., 1984). Отбор зоопланктона производили с помощью сети Джеди (диаметр 18,5 см; диаметр пор 100 мкм) фракционно по слоям: 0–5 м, 5–10 м, 10 м–дно. Автором было собрано и обработано 135 проб (табл. 1).

Идентификация зоопланктона осуществлялась по «Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1» (2010).

Подсчет рачков производился с учетом их поло-возрастной и размерной структуры. Науплии копепод, кроме *Limnocalanus macrurus*, не идентифицировались до вида. При вычислении биомассы зоопланктона использовались размеры и индивидуальные веса, рассчитанные для Онежского озера (Куликова, Сярки, 1994).

За нижнюю границу доминирования

принимали обилие выше 10 % (субдоминанты – от 5 до 10 %) от общей численности и биомассы. Критерием выделения сезонно-специфичных видов фенологических фаз являлись показатели встречаемости организмов в пробах (выше 50 %) (Андроникова, 1996).

Видовое разнообразие определялось по станциям с использованием формулы Шеннона-Уивера (Андроникова, 1996). Индекс сапробности рассчитывался с учетом сапробных характеристик видов, скорректированных для водоемов Карелии (Рекомендации..., 1983). Продукция зоопланктона рассчитывалась физиологическим методом (Методические рекомендации..., 1984; Куликова и др., 1997).

Анализ сезонной динамики зоопланктона был выполнен с использованием зарегистрированных баз данных Института водных проблем севера Федерального исследовательского центра «Карельского научного центра РАН» с 1988 по 2011 г. (станции P2 и P3 – 189 проб) (Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015) (табл. 1), а также архивных и литературных материалов (Поливанная, 1950; Филимонова, 1974; Куликова, Щурова, 1980 и др.). Для изучения жизненных циклов доминантных видов были проанализированы дополнительные материалы по станциям P5 и P7 (32 пробы) за 1988–2011 гг. Сравнение показателей зоопланктона с центральным плесом и глубоководным заливом Большое Онего – станции B1, B2, C1, C2, C3 (231 проба) за 1988–2011 гг. было предпринято для выявления основных особенностей сезонной динамики и жизненных циклов видов-доминантов Петрозаводской губы.

Для анализа сезонных процессов, кроме средневзвешенных показателей зоопланктона (в кубическом метре), использовались абсолютные величины в столбе воды или под квадратным метром, которые связаны с продукционно-деструкционными процессами, протекающими во всей толще воды. Зоопланктон имеет неоднородное распределение по вертикали, как по составу, так и по количеству. Основная масса зоопланктона сосредоточена в эпилимнионе, толщина которого меняется по сезонам. В гипolimнионе плотность зоопланктонных организмов меньше (Куликова и др., 1997). Для корректного сравнения показателей зоопланктона из районов, имеющих разные глубины, например, Петрозаводской губы и центральной части озера, были использованы значения численности или биомассы зоопланктона в столбе воды. В связи с вышеизложенным, посчитали, что для изучения сезонных процессов более информативными являются показатели в столбе воды под квадратным метром.

Для обобщения многолетних данных (1988–2011 гг.) и получения плавных кривых сезонной динамики величин (численности, биомассы зоопланктона и др.) данные ранжировались по показателю сезонности (сутки с начала года) и сглаживались с помощью метода скользящих средних в модификации двойного сглаживания (Сярки, 2013). Применяемый метод был использован для описания среднесезонного сценария годового цикла зоопланктона.

Статистическая обработка данных

Статистическую значимость различий между выборками оценивали с использованием критериев Стьюдента и Уилкоксона-Манна-Уитни с применением уровня значимости $p < 0,05$ (Шитиков и др., 2003; Ивантер, Коросов, 2010).

Для выявления возможных изменений в состоянии зоопланктона Петрозаводской губы в 2014–2020 гг. было предпринято сравнение этих данных с архивными материалами ИВПС КарНЦ РАН за 1988–2011 гг. С этой целью массив данных за 1988–2011 гг. был проверен на однородность с использованием критерия Краскела-Уоллиса.

Дискриминантный анализ является эффективным методом для классификации групп объектов, изучения характера различий и определения принадлежности неизвестного объекта к одной из выделенных групп (Шитиков и др., 2003; Тюрин, Щеглов, 2015). В наших исследованиях дискриминантный анализ был использован для выделения сезонных состояний зоопланктона Петрозаводской губы (фенологических фаз) и их характерных особенностей. Матрицей для дискриминантного анализа послужили данные по численности и биомассе в столбе воды четырех основных групп зоопланктона (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera, Rotifera) с 1988 по 2011 г. ($n = 55$) и группирующая переменная, всего девять переменных. В матрицу не включали данные 2014–2020 гг. Анализ выполнен в пакете Statistica Advanced 10 for Windows Ru.

ГЛАВА 3. ПРИМЕНЕНИЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА К АНАЛИЗУ СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ

До настоящего времени отсутствовал анализ многолетних изменений состояния зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера. Согласно литературным данным, в условиях потепления климата за последние годы в Петрозаводской губе температура поверхностного слоя воды в прибрежном участке возросла на 2,2 °С, продолжительность безледоставного периода увеличилась на 20 суток (Ефремова, Пальшин, 2015). Отмечается увеличение частоты мягких зим, что вызвало возрастание стока гумусовых веществ в комплексе с железом в Петрозаводскую губу с речными водами. В заливе, особенно в весенний период, увеличились цветность воды, содержание общего железа и углекислого газа (Калинкина и др., 2018, 2019). За последнее десятилетие отмечено уменьшение сброса коммунально-бытовых сточных вод в Петрозаводскую губу (Литвинова и др., 2021).

В связи с колебаниями климатических факторов и уменьшением антропогенной нагрузки представляло интерес проследить, изменились ли показатели зоопланктона Петрозаводской губы в современный период (2014–2020 гг.) по сравнению с данными наблюдений прошлых лет. Основой для выявления современных изменений в состоянии зоопланктона послужили архивные материалы за период 1988–2011 гг. Кроме того, базовый массив данных послужил для разработки фенологического подхода к анализу многолетних рядов наблюдения за зоопланктоном. С этой целью была выполнена ординация всех полученных данных за период 1988–2011 гг. относительно оси абсцисс, которая представляла даты отбора проб, выраженные в сутках с начала года. На основе организованных таким образом показателей (численность, биомасса, продукция и т. д.) был выполнен анализ сезонной динамики состояния зоопланктонного сообщества в период 1988–2011 гг. с учетом многолетних колебаний признаков. Кроме того, в сезонном аспекте было проведено сравнение новых данных 2014–2020 гг. с предшествующими материалами. На основе базового массива данных с использованием дискриминантного анализа был апробирован новый подход, выявлены основные фенофазы в сезонном развитии зоопланктона и предложено практическое применение фенологического подхода для развития биомониторинга Онежского озера.

3.1. Видовой состав и сезонная динамика пелагического зоопланктона

Видовой состав

Сравнение полученных в 2014–2020 гг. данных с литературными сведениями показало, что за последние 50 лет состав доминантных видов зоопланктона Петрозаводской губы не изменился (Филимонова, 1974; Куликова, Щунова, 1980). Видовой состав и доминанты относятся к характерному для крупных озер Северо-Запада России и всей Фенноскандии северному планктонному комплексу видов (Герд, 1946; Иванова, 1975; Куликова, 1975).

Согласно архивным данным за период 1988–2011 гг. (Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015), а также по результатам собственных исследований (2014–2020 гг.), в пелагическом зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера было обнаружено 82 таксона планктонных беспозвоночных рангом до рода и ниже, из них Calanoida – 4, Cyclopoidea – 16, Cladocera – 34, Rotifera – 28. В целом для зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы отмечено высокое видовое разнообразие. Так, для периода в 1988–2011 гг. индекс Шеннона-Уивера в среднем по численности составил 3,3, по биомассе – 2,7. В 2014–2020 гг. индекс Шеннона-Уивера в среднем по численности был равным 3,2, по биомассе – 2,6, что характерно для олиготрофных озер.

При значительном видовом разнообразии к доминантному комплексу зоопланктона Петрозаводской губы можно отнести 5–10 видов. В состав доминантов входят круглогодичные виды – реликтовый рачок *Limnocalanus macrurus* Sars, 1863, *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Daphnia cristata* Sars, 1862, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), а также сезонно-специфичные виды – *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887), *Megacyclops gigas* (Claus 1857), *Daphnia longispina* Müller, 1785, *Bosmina cf. longispina* Leydig, 1860, *Notholca caudata* Carlin, 1943, *N. cinetura* Skorikov, 1914, *Asplanchna* sp. Доминирующий комплекс зоопланктона Петрозаводской губы сходен с таковым в центральной части озера (Сярки, Фомина, 2019). В целом видовой состав зоопланктона Онежского озера достаточно однороден по районам.

Сезонная динамика

численности и биомассы

Зимний период (февраль – март). В зимний период зоопланктон Петрозаводской губы менее изучен, чем в период открытой воды. В связи с этим результаты современных наблюдений в марте 2014–2017 гг. сравнивали с февралем 1963 г., для которого имелись опубликованные данные З. И. Филимоновой (1974). В зимний период в зоопланктоне отмечаются минимальные количественные показатели в годовом цикле (рис. 2). Общая численность зоопланктона, зафиксированная в феврале 1963 г., сопоставима со значениями в марте 2014–2017 гг. (табл. 2). В структуре зоопланктонного сообщества преобладали представители Calanoida (более 40 % по численности и более 60 % по биомассе) и Cyclopoidea (более 45 % по численности и более 35 % по биомассе).

Весенний период (май – июнь). Весенний период начинается после схода ледяного покрова в первой декаде мая и продолжается в Петрозаводской губе до прохождения термобара в конце мая – начале июня. В

Таблица 2. Средние показатели численности и биомассы зоопланктона за два сравниваемых периода (1988–2011 гг. и 2014–2020 гг.)

Период	1988–2011 гг.				2014–2020 гг.			
	Численность		Биомасса		Численность		Биомасса	
	тыс. экз./м ²	тыс. экз./м ³	г/м ²	г/м ³	тыс. экз./м ²	тыс. экз./м ³	г/м ²	г/м ³
Март	-	0,14*	-	-	14,9	0,39	0,56	0,015
Первая декада июня	49,9	1,84	1,78	0,065	545,7	20,97	20,45	0,797
Вторая декада июня	77,5	2,84	1,98	0,072	211,4	8,46	8,95	0,358
Вторая декада июля	251,0	9,67	10,10	0,390	299,0	11,30	10,67	0,403
Первая половина августа	341,8	13,32	9,78	0,378	149,1	5,64	5,54	0,250
Первая декада октября	86,6	3,43	2,33	0,092	96,0	3,68	1,88	0,072

* По данным З. И. Филимоновой (1974)

первой декаде мая основу численности и биомассы (более 90 %) зоопланктонного сообщества представляют веслоногие рачки.

Многолетние наблюдения в первой декаде июня за 1988–2011 гг. свидетельствуют о невысоких показателях развития зоопланктона в этот период: общая численность – в среднем 49,9 тыс. экз./м², биомасса – в среднем 1,78 г/м² (табл. 2). Иную ситуацию удалось обнаружить в начале июня 2016 г., когда количественные показатели зоопланктона достоверно ($p < 0,05$) превышали многолетние весенние значения 1988–2011 гг. (см. рис. 2). Так, общая численность была выше среднемноголетних в 11 раз, общая биомасса – в 12 раз (см. табл. 2). Резкое возрастание количественных показателей зоопланктона в июне 2016 г. было связано с температурным фактором, а именно, чрезвычайно высокой температурой поверхностного слоя воды – около 15 °С, в то время как по многолетним данным в начале июня средняя температура поверхности воды в Петрозаводской губе достигает только 6–7 °С. Повышенная температура в июне 2016 г. привела к аномально высоким показателям развития зоопланктона на большей части акватории Петрозаводской губы и изменению соотношения основных групп зоопланктона, за счет увеличения доли Rotifera, поскольку коловратки имеют короткие жизненные циклы, высокие скорости прироста биомассы. Доля Rotifera в 2016 г. по численности и биомассе составляла более 80 %, в то время как в 1988–2011 г. вклад Rotifera ранней весной в общую численность не превышал 65 %, а в общую биомассу – 30 %. По сравнению с предшествующим периодом численность коловраток оказалась выше в 23 раза (462,8 тыс. экз./м²), а биомасса – в 114 раза (17,20 г/м²). Количество рачкового планктона, имеющего более длительные сроки развития, в июне 2016 г. увеличилось почти в 3 раза (82,8 тыс. экз./м²), биомасса – в 2 раза (3,25 г/м²) по сравнению с 1988–2011 гг.

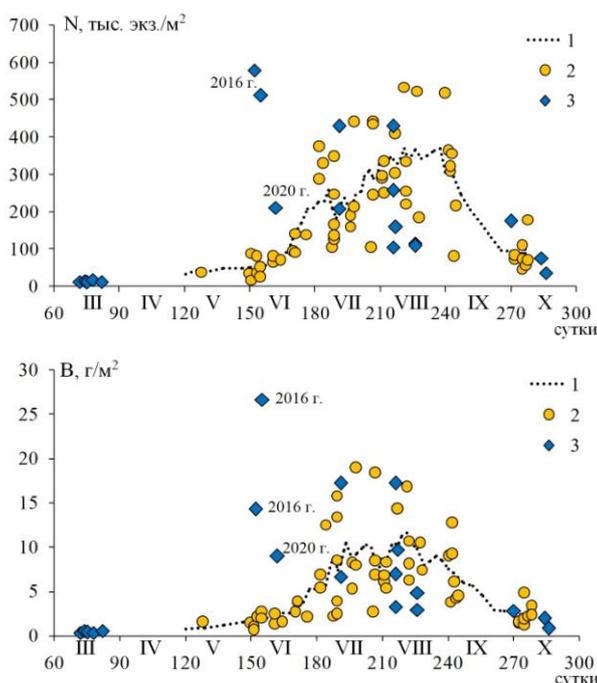


Рисунок 2. Сезонная и межгодовая изменчивость численности (N, тыс. экз./м²) и биомассы (B, г/м²) зоопланктона: 1 – среднемноголетняя траектория; 2 – данные 1988–2011 гг.; 3 – данные 2014–2017 гг.

до 50 %. Роль веслоногих рачков снижается по численности от 60 до 10 %, по биомассе – от 90 до 33 %. Процент ветвистоусых рачков изменяется незначительно – от 3 до 10–15%. Анализ многолетних рядов данных с результатами наблюдений за июль 2016 и 2017 гг. показал, что численность и биомасса зоопланктона соответствовали среднемноголетним данным за предшествующий период (см. табл. 2).

Позднелетний период (август). По данным за 1988–2011 гг., в первой половине августа отмечается среднемноголетний максимум температуры поверхности воды. В первой декаде августа показатели развития зоопланктона в Петрозаводской губе остаются еще высокими: численность – в среднем 341,8 тыс. экз./м², биомасса – в среднем 9,78 г/м² (табл. 2). В структуре зоопланктона происходит смена ротаторного зоопланктона клadoцерным. Доля Cladocera достигает по численности в среднем 33 %, по биомассе – 41 %. Доминирование ветвистоусых рачков в сообществе зоопланктона в августе отмечено для многих озер умеренной зоны (Вандыш, 2004; Шевелева, Кривенкова, 2010; Хаберман, Вирро, 2012; Родионова, 2013; Баянов, Макеев, 2016). Количественные показатели зоопланктона в первой половине августа 2014, 2015 и 2017 гг. были несколько ниже среднемноголетних значений (1988–2011 гг.), но находились в пределах межгодовых колебаний (см. рис. 2).

Раннелетний период (июнь – июль). Период «биологического лета» в Петрозаводской губе наступает во второй декаде июня, когда поверхностные слои воды прогреваются выше 10 °С. Во второй декаде июня 2020 г. количественные показатели зоопланктона были выше среднемноголетних значений по общей численности в 2,7 раза (211,4 тыс. экз./м²), по общей биомассе – в 4,5 раза (8,46 г/м²), по численности коловраток – в 3 раза (171,5 тыс. экз./м²), по биомассе коловраток – в 12 раз (6,64 г/м²), остальные группы увеличились незначительно. Температура поверхностного слоя воды наблюдалась 16 °С, что несколько выше многолетних данных (13 °С). В целом выявленные в июне 2016 и 2020 гг. высокие показатели зоопланктона отражают реакцию сообщества на теплую температуру воды. В исследованиях (Winder et al., 2012; Vadadi-Fülöp, Hufnagel, 2014) показано, что повышение температуры воды весной влияет на более раннее появление видов и таксономических групп зоопланктона. С конца июня до середины июля количественные показатели зоопланктона быстро увеличиваются и по многолетним данным (1988–2011 гг.) во второй декаде июля средняя численность составляет 251,0 тыс. экз./м², биомасса – 10,10 г/м² (см. табл. 2). В этот период начинаются процессы активного размножения коловраток. По сравнению с весной ранним летом доля Rotifera по численности увеличивается в среднем от 35 до 80 %, по биомассе – от 7

Кроме снижения общих показателей зоопланктона, в период позднего лета обнаружались структурные изменения: смещение в сторону увеличения доли Calanoida и Cyclopoida и уменьшения роли Cladocera и Rotifera.

Осенний период (сентябрь – октябрь). Осеннее состояние зоопланктона в Петрозаводской губе наблюдается в сентябре – октябре. По многолетним данным (1988–2011 гг.), в первой декаде октября количественные показатели составляли по численности – в среднем 86,6 тыс. экз./м², по биомассе – в среднем 2,33 г/м². Доля теплолюбивых Cladocera и Rotifera в сообществе, по сравнению с летним периодом, уменьшается. Роль Calanoida и Cyclopoida, соответственно, увеличивается и составляет около 70 % по численности и биомассе. В октябре 2015 и 2017 гг. количественные показатели зоопланктона соответствовали осенним показателям развития в предшествующий период (см. рис. 2, табл. 2). К началу ноября структура сообщества приближается к структуре зоопланктона в зимний период.

В целом анализ значений биомассы зоопланктона в Петрозаводской губе за период 1988–2011 гг. и 2014–2020 гг. показал невысокий уровень развития сообщества. Так, средняя биомасса зоопланктона за вегетационный период в 1988–2011 гг. составляла 6,22 г/м² (0,257 г/м³), в 2014–2020 гг. – 8,23 г/м² (0,315 г/м³), что соответствует олиготрофному типу экосистемы (Андроникова, 1996).

Сезонная динамика функциональных показателей

Для изучения роли зоопланктона в функционировании экосистемы Петрозаводской губы были определены продукционные характеристики сообщества в целом и отдельных групп зоопланктона. С использованием архивных данных за 1988–2011 гг. были рассмотрены основные закономерности сезонного изменения продукции зоопланктонного сообщества в Петрозаводской губе. Сглаженная траектория сезонного изменения суточной продукции зоопланктонного сообщества представляет собой одновершинную кривую с максимумом в начале августа (рис. 3). Полученные модели сезонной динамики позволили рассчитать функциональные характеристики не только для всего зоопланктонного сообщества в целом, но и для отдельных его групп на каждые сутки вегетационного периода.

Расчет энергетического баланса зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера за вегетационный период 1988–2011 гг. показал, что средняя за сезон суточная продукция (0,14 ккал/м²) и суммарная продукция зоопланктона Петрозаводской губы за вегетационный период (18,5 ккал/м²) близки к таковым в глубоководном заливе Большое Онего (в среднем 0,13 ккал/м² и 15,2 ккал/м²) (Куликова, Сярки, 1999) и значительно ниже, чем, например, в Рыбинском водохранилище (0,40 ккал/м² и 72,7 ккал/м²) (Лазарева, 2010) и в озере Неро (0,35 ккал/м² и 50 ккал/м²) (Копылов и др., 2008) (табл. 3). Низкие значения суточной продукции и продукции за вегетационный период в Петрозаводской губе связаны с холодноводностью озера и с более коротким вегетационным периодом (130 суток), для сравнения: в Рыбинском водохранилище и озере Неро вегетационный период длится 180 суток (Копылов и др., 2008; Лазарева, 2010). Наименьшая скорость оборачиваемости биомассы зоопланктона наблюдается в марте (0,3), наибольшая – в августе (1,9).

Таблица 3. Элементы энергетического баланса сообщества зоопланктона (ккал/м²) за вегетационный сезон* (1988–2011 гг.)

Первичная продукция (P1)	Трофическая группа	V	Продукция (P)	P/V	Траты (R)	Рацион (C)
290**	Зоопланктон	3,01	18,5	6,1	53,4	112,9
	мирные	2,36	14,9	6,3	42,7	93,9
	хищные	0,66	3,6	5,4	10,7	19,0

* Вегетационный сезон 130 суток;

** По данным Е. В. Текановой (2008)

олиготрофном заливе Большое Онего (в среднем 6,6) (Куликова, Сярки, 1999). P/V коэффициенты, зафиксированные за вегетационный сезон, в Петрозаводской губе ниже, чем в Рыбинском (для мирных животных примерно в 1,5 раза, для хищных – в 2 раза) и Куйбышевском водохранилищах (для мирных в 2 раза, для хищных – в 4 раза) (Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Интенсивность процесса продуцирования зоопланктона в Петрозаводской губе низкая и соответствует олиготрофным озерам (Андроникова, 1996). Рацион мирных животных составлял 32 % от первичной продукции, что свидетельствует о достаточной пищевой обеспеченности зоопланктона. Рацион хищного планктона превышал продукцию мирного на 22 %. Продукция мирного зоопланктона недостаточна для удовлетворения потребностей хищников, что было показано в предыдущих исследованиях (Куликова и др., 1997). Это связано с тем, что кормом для хищного зоопланктона служат не только

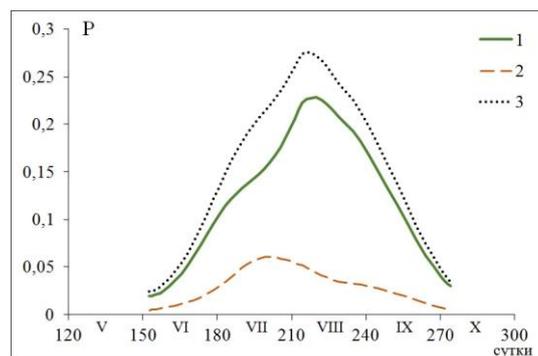


Рисунок 3. Среднемноголетняя траектория сезонной динамики суточной продукции (P, ккал/м²*сутки):

1 – мирные; 2 – хищники; 3 – зоопланктон

коловоротки и ракообразные, но и детрит, водоросли, простейшие, собственная молодь, личинки хирономид, олигохеты и личинки рыб (Монаков, 1976, 1998).

В период исследования в 2014–2020 гг. отмечена тенденция увеличения показателей суточной продукции в июне. В июле, в августе и в октябре среднесуточная продукция соответствовала или была несколько ниже среднемноголетних значений (1988–2011 гг.), но в пределах межгодовой изменчивости (табл. 4). Средняя за вегетационный сезон суточная продукция составляла 0,16 ккал/м². Показатели продукции за вегетационный сезон (21,1 ккал/м²) и значения Р/В-коэффициента (5,1) свидетельствуют, что экосистема Петрозаводской губы Онежского озера относится к олиготрофному типу.

Таблица 4. Среднесуточная продукция за два сравниваемых периода (1988–2011 гг. и 2014–2020 гг.) (ккал/м²)

Период	1988–2011 гг.	2014–2020 гг.
Первая декада июня	0,02	0,39
Вторая декада июня	0,03	0,17
Вторая декада июля	0,19	0,22
Первая половина августа	0,25	0,12
Первая декада октября	0,03	0,02

Глава 3.2 Особенности сезонной динамики видов-доминантов Петрозаводской губы Онежского озера

Онежское озеро представляет собой лимнически гетерогенный водоем, в котором по гидрологическому, гидрохимическому и гидробиологическому режимам резко выделяются крупные северо-западные заливы, в том числе Петрозаводская губа. Неравномерный прогрев воды в весенний период обуславливает изоляцию заливов от центрального плеса озера из-за прохождения термобара. Период прохождения термического бара длится месяц, в течение которого особые условия обитания в заливах (более ранний прогрев и стратификация воды, повышенные концентрации гумусовых веществ, общего железа, общего фосфора) могут влиять на сезонные циклы организмов зоопланктона. В разных районах озера у видов зоопланктона могут различаться количество генераций, размеры особей и др., что может сказаться на их продуктивности. Однако такого анализа до сих пор не проводилось. Для выявления особенностей сезонных циклов видов-доминантов зоопланктона Петрозаводской губы на основе объединенного массива данных за 1988–2020 гг. было выполнено сравнение их количественных и структурных показателей с таковыми для этих же видов в центральном плесе Онежского озера. Характерные черты жизненных циклов были изучены для всех видов-доминантов, однако ниже представлены наиболее массовые представители каждой таксономической группы.

4.1. Сезонная динамика доминирующих видов Calanoida

Согласно полученным данным (1988–2020 гг.), в зоопланктонном сообществе Петрозаводской губы Онежского озера Calanoida играли большую роль, они давали основную часть биомассы зоопланктона. В годовом цикле их доля варьировала по численности от 2 до 83 % (в среднем 27 %), по биомассе от 5 до 84 % (в среднем 45 %). Основу комплекса доминирующих видов Calanoida составляли *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eurytemora lacustris*, которые относятся к холодноводному комплексу умеренных широт – 50–60° с.ш. (Пидгайко, 1984). Все Calanoida составляли основу зоопланктонного сообщества в осенне-зимний и весенний периоды. *L. macrurus* - гляциально-морской реликт (Сушения и др., 1986; Arbačiauskas, Kalytytė, 2010). Этот крупный веслоногий рачок встречался в планктоне круглый год. Зимой *L. macrurus* достигал 55 % общей численности и 17 % общей биомассы, весной – 30 и 78 %, осенью – 10 и 69 % соответственно. *E. gracilis* – круглогодичный массовый вид. В зимний период обеспечивал до 54 % общей численности и до 81 % общей биомассы зоопланктона. Весной доля рачка составляла до 17 % общей численности и 10 % общей биомассы, осенью – до 40 % общей численности и биомассы. *E. lacustris*, также как *L. macrurus*, относится к ледниковым реликтовым ракообразным (Arbačiauskas, Kalytytė, 2010; Maier et al., 2011). Максимальная доля рачка в сообществе наблюдалась осенью и составляла до 9 % общей численности и до 33 % общей биомассы.

E. gracilis – один из наиболее распространенных видов веслоногих рачков в Онежском озере и многих водоемах Европы (Bohonak et al., 2006; Anneville et al., 2007; Haberman, Virro, 2004). В зимний период у рачка, в отличие от близкородственного вида *E. graciloides* (Lilljeborg, 1888), отсутствует диапауза (Jiménez-Melero et al., 2005; Bohonak et al., 2006). Как показывают полученные в ходе исследования данные, первое размножение в Петрозаводской губе зарегистрировано в феврале – марте, подо льдом, но еще не носило массового характера, в отличие от холоднотолубивого *L. macrurus*. Численность самок в этот период была несколько выше (в среднем 0,12 тыс. экз./м³), чем численность самцов (в среднем 0,08 тыс. экз./м³).

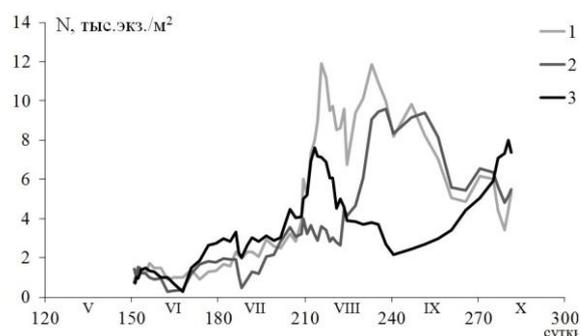


Рисунок 4. Динамика численности возрастных групп *Eudiaptomus gracilis* Петрозаводской губы
1 - младшие колеподитные стадии; 2 - старшие колеподитные стадии; 3 - взрослые рачки

В вегетационный период рост и развитие численности младших стадий начинались только к концу июля. Волны генераций для младших копеподитов были выражены неярко, для старших копеподитов сливались, и пики в них не выделялись (рис. 4). К началу августа младшие копеподиты достигали первого максимума. В это же время отмечались максимальные значения численности у взрослых рачков первой генерации. Соотношение самцов и самок за вегетационный период примерно 1 : 1, только в июле – 1 : 2, в этот период отмечено активное размножение. К сентябрю количество взрослых рачков преобладало над копеподитами и к ноябрю популяция переходила к зимнему состоянию.

Сравнение динамики популяции *E. gracilis* Петрозаводской губы и центральной части озера показало, что в столбе воды в заливе среднепогодные количественные показатели в июне были ниже, чем в центре озера. Так, численность *E. gracilis* Петрозаводской губы составляла 2,2 тыс. экз./м² (0,08 тыс. экз./м³) против 7,7 тыс. экз./м² (0,12 тыс. экз./м³) в центральной части озера, т.е. была в 3,5 раза ниже. Биомасса *E. gracilis* в заливе была в 5 раз ниже, чем в центре озера: в заливе – 0,07 г/м² (0,003 г/м³), в центральной части озера – 0,35 г/м² (0,005 г/м³). В связи с более благоприятным температурным режимом, размножение популяции рачка в губе начиналось раньше, доля копеподитных стадий в структуре составляла в среднем 56%, в то время как в центре озера – 15%.

Первый максимум *E. gracilis* в Петрозаводской губе отмечен в начале августа и составлял по численности 22,7 тыс. экз./м² (0,87 тыс. экз./м³) и по биомассе – 0,61 г/м² (0,023 г/м³). В центральной части озера первый пик зарегистрирован на 2 недели раньше, во второй половине июля, и достигал 35,0 тыс. экз./м² (0,70 тыс. экз./м³) и 1,03 г/м² (0,21 г/м³) соответственно. Во второй половине августа в заливе регистрировали второй максимум показателей, численность – 24,7 тыс. экз./м² (0,95 тыс. экз./м³), биомасса – 0,61 г/м² (0,023 г/м³), в центре озера численность – 25,8 тыс. экз./м² (0,38 тыс. экз./м³), биомасса – 0,67 г/м² (0,010 г/м³).

Многолетние значения за вегетационный период в Петрозаводской губе также были ниже по численности 11,9 тыс. экз./м² (0,48 тыс. экз./м³) и по биомассе – 0,35 г/м² (0,014 г/м³), чем в центре озера, где численность *E. gracilis* составляла 17,0 тыс. экз./м² (0,29 тыс. экз./м³) и биомасса – 0,53 г/м² (0,009 г/м³) (рис. 5).

В динамике популяции рачка *E. gracilis* Петрозаводской губы и центральной части озера отмечены различия. Так, по сравнению с центром в заливе создаются неблагоприятные гидрохимические условия, особенно в весенний период, когда в губе отмечено высокое содержание гумуса, об этом также косвенно свидетельствует высокая цветность воды, и низкая доля автохтонного органического вещества (Ефремова и др., 2013; Ефремова, Зобкова, 2019). В исследованиях последнего десятилетия выявлено, что преобладание органического вещества аллохтонного происхождения может привести к ухудшению качества пищи для зоопланктона из-за отсутствия в нем незаменимых жирных кислот (Kelly et al., 2014; Brett et al., 2017). Качество пищи влияет на эффективность роста и размножения веслоногих рачков (Van, 1994; Cook et al., 2007) и определяется в первую очередь содержанием полиненасыщенных жирных кислот. Незаменимые жирные кислоты способствуют интенсивному росту, размножению, поскольку играют ключевую роль в эмбриогенезе, и большей продукции зоопланктона. Также жирные кислоты входят в состав липидов клеточных мембран и увеличивают её текучесть, что особенно важно для организмов, которые остаются активными при низких температурах (Гладышев и др., 2003; Brett et al., 1997; Kainz et al., 2009; Ravet et al., 2010). Кроме того, гуминовые вещества могут действовать как поверхностно-активные вещества и поражать мембраны водных организмов (Steinberg et al., 2003; Meems et al., 2004). Так, в экспериментах было показано, что гумусовые вещества оказывают отрицательное влияние на развитие веслоногих ракообразных и их науплий (Carlsson et al., 1995). По содержанию гумусовых веществ Петрозаводская губа содержит мезогумусные воды, центральная часть - олигогумусные (Лозовик, 2013).

В целом популяционная динамика *E. gracilis* в Петрозаводской губе и центральной части Онежского озера имеет дициклический характер. Весной развитие возрастных стадий рачка по районам определяется особенностями их термических режимов (Фомина, Сярки, 2018), в Петрозаводской губе развитие наблюдается на 1–2 декады раньше. Весенний прогрев, прохождение термобара, образование вертикальной стратификации в Петрозаводской губе происходит, примерно, на месяц раньше, чем в центральном и глубоководном районах (Ефремова, 2010). В столбе воды средние количественные показатели в июне, в целом за вегетационный сезон, а также максимальные значения в губе ниже, чем в центре озера (см. рис. 5). Как было показано для веслоногого рачка *Limnocalanus macrurus* (Фомина, Сярки, 2022), особенности сезонной динамики популяции *E. gracilis* в Петрозаводской губе могут быть связаны влиянием речных вод, богатых аллохтонным органическим

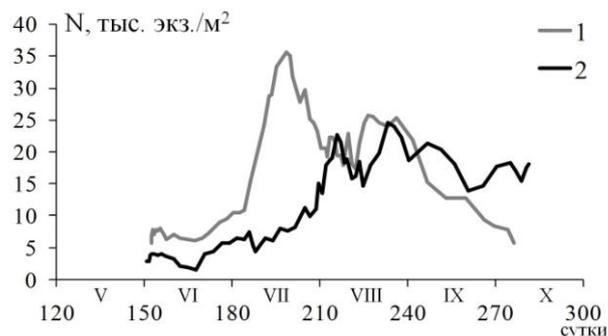


Рисунок 5. Динамика общей численности *Eudiatomus gracilis*
1 – центральная часть озера; 2 – Петрозаводская губа

веществам. Влияние речных вод на качество вод в заливе усиливается в весенний период, когда происходит интенсивное размножение и рост популяции.

4.2 Сезонная динамика доминирующих видов Cyclopoida

В ходе исследования (1988-2020 гг.) было показано, что в годовом цикле зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы доля Cyclopoida изменялась по численности от 3 до 65 % (в среднем 29 %), по биомассе от 1 до 66 % (в среднем 16 %). Основу комплекса доминирующих видов Cyclopoida составляли *Megacyclops gigas*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*.

M. gigas – холодноводный stenotherмный вид (Долгин, Романов, 2014). В зоопланктоне Петрозаводской губы рачок является типично зимним видом. В подледный период достигал 9 % общей численности и 56% общей биомассы, в вегетационный период обнаружен не был. *M. leuckarti*, *T. oithonoides* относятся к холодноводному комплексу умеренных широт – 50–60° с.ш (Пидгайко, 1984). В планктоне рачки обычно встречались вместе круглогодично. Зимой наблюдались только на стадии старших копепоидитов в диапаузе в придонных слоях. В период открытой воды максимальное значение рачков отмечено поздним летом и осенью. Так, поздним летом доля *M. leuckarti* составляла до 11 % общей численности, *T. oithonoides* – до 12 %, по биомассе – до 21 и до 27 % соответственно. Осенью численность *M. leuckarti* в сообществе достигала 9 %, *T. oithonoides* – 5 %, биомасса – 17 и 23 % соответственно.

T. oithonoides – самый характерный из Cyclopoida компонент зоопланктона карельских озер (Филимонова, 1965). Изучение подледного зоопланктона в Петрозаводской губе показало, что в сообществе *T. oithonoides* наблюдался только на стадии старших копепоидитов в диапаузе в придонных слоях, численность в столбе воды варьировала от 39 до 6591 экз./м² (2–254 экз./м³). В исследовании зоопланктона в озере Гьерстадванн (Норвегия) было показано, что диапауза у *T. oithonoides* продолжается около 5 месяцев (Wærvågen, Nilssen, 2010).

В конце мая – начале июня в Петрозаводской губе единично отмечались самки с яйцами. В среднем у самки отмечалось от 9 до 15 яиц (максимально 20), что согласуется с ранее полученными данными на Ладожском озере (максимальное количество яиц – 16) (Куликова, Сярки, 2000). Средняя доля самок с яйцами с мая по октябрь составляла 6 %, редко достигала 30–40 %. Активный рост числа младших и старших копепоидитов начинался с первой декады июля. Волны генерации были слабо выражены для старших копепоидитов, для младших копепоидитов и взрослых рачков не были различимы. В начале августа доля взрослых рачков составила в среднем 24 % (самок с яйцами – 6 %), младших копепоидитных стадий – 47 %, старших копепоидитных стадий – 29 %. Соотношение самцов к самкам за вегетационный период было равно 1 : 2. Для сравнения, в озере Выртсъярв (Эстония) соотношение самцов к самкам было примерно 1 : 1 (Nilssen, Wærvågen, 2000). Осенью доля взрослых рачков снижалась, доля копепоидитов увеличивалась. Старшие копепоидиты уходили в диапаузу и затем мигрировали в придонные слои (рис. 6).

Сравнение сезонной динамики популяции *T. oithonoides* Петрозаводской губы и центральной части озера показало, в июне в столбе воды среднемноголетняя численность в заливе, составившая 3,1 тыс. экз./м² (0,11 тыс. экз./м³), была ниже в 1,9 раз, чем численность этого вида в центре озера (5,9 тыс. экз./м² или 0,09 тыс. экз./м³). Различия по биомассе *T. oithonoides* между районами оказались двукратными, а именно, 0,03 г/м² (0,001 г/м³) – в Петрозаводской губе и 0,07 г/м² (0,001 г/м³) - в центре озера. Возрастная структура популяции рачка свидетельствовала о более раннем развитии в заливе, где доля самок с яйцами уже в июне составляла 12%, доля младших копепоидитных стадий – 25%, в то время как в центральной части озера – 3% и 5%, соответственно.

Первый максимум обилия рачка наблюдали в первой декаде августа, показатели в Петрозаводской губе по численности составляли 17,9 тыс. экз./м² (0,93 тыс. экз./м³), по биомассе – 0,22 г/м² (0,010 г/м³), в центральной части озера значения были выше, по численности – 36,4 тыс. экз./м², по биомассе – 0,35 г/м² (0,59 тыс. экз./м³ и 0,005 г/м³).

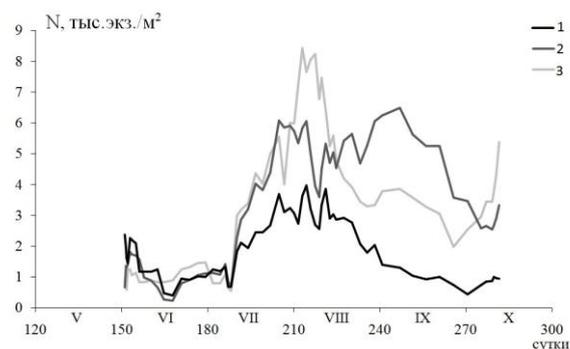


Рисунок 6. Динамика численности возрастных групп *Thermocyclops oithonoides* Петрозаводской губы

1 – младшие копепоидитные стадии; 2 – старшие копепоидитные стадии; 3 – взрослые особи;

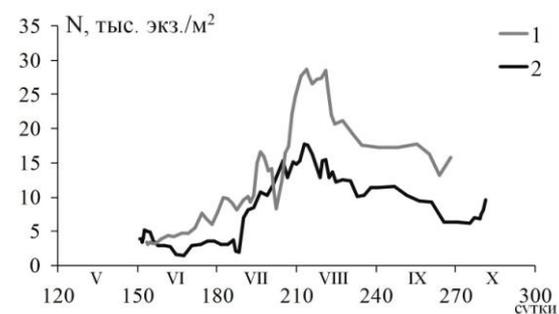


Рисунок 7. Динамика общей численности *Thermocyclops oithonoides* 1 – Центральная часть озера; 2 – Петрозаводская губа

Второй пик *T. oithonoides* был зарегистрирован в первой декаде сентября. В заливе его численность достигала 11,6 тыс. экз./м² (0,47 тыс. экз./м³), биомасса – 0,13 г/м² (0,005 г/м³), в то время как в центральном плесе – 19,0 тыс. экз./м² (0,25 тыс. экз./м³) и 0,17 г/м² (0,002 г/м³), соответственно.

В Петрозаводской губе средние за вегетационный сезон показатели численности 8,5 тыс. экз./м² (0,36 тыс. экз./м³) и биомассы – 0,09 г/м² (0,004 г/м³) также были ниже, чем в центре озера, где численность составляла 15,1 тыс. экз./м² (0,23 тыс. экз./м³), биомасса – 0,15 г/м² (0,002 г/м³).

В целом популяционная динамика *T. oithonoides* в Петрозаводской губе и центральной части озера имеет дициклический характер. Из-за разницы в термическом режиме районов весеннее размножение циклопа в заливе начинается раньше. В столбе воды средние количественные показатели в июне, в целом за вегетационный сезон, а также максимальные значения в губе ниже, чем в центре озера (рис. 7). Как было показано для веслоногого рачка *Eudiaptomus gracilis*, особенности в развитии популяции *T. oithonoides* в Петрозаводской губе могут быть связаны с воздействием аллохтонного органического вещества, которое может оказывать угнетающее воздействие на планктон (Argvola et al., 2014; Carlsson et al., 1995). Влияние речных вод на качество вод в заливе усиливается в весенний период, когда происходит интенсивное развитие популяции.

4.3 Сезонная динамика доминирующих видов Cladocera

Согласно полученным данным (1988–2020 гг.), в годовом цикле зоопланктона Петрозаводской губы ветвистоусые рачки имели наибольшее значение в вегетационный период, их доля изменялась от 1 до 60 % (в среднем 20 %). Зимой рачки встречались в незначительном количестве (1–2 %). Cladocera доминировали в августе (до 60 % по численности и до 56 % по биомассе), когда регистрировались максимальные показатели температуры воды и развитие предпочитаемого ветвистоусыми рачками мелкоразмерного фитопланктона. *Bosmina (E.) cf. longispina* относится к холодноводному комплексу умеренных широт 50–60° с.ш. (Пидгайко, 1984). Рачок преобладал в июне и июле и достигал 36 % общей численности и 26 % общей биомассы. *Daphnia (D.) longispina* являясь представителем тепловодного комплекса умеренных широт 50–60° с.ш. (Пидгайко, 1984), входила в число доминантов с августа до начала октября и составляла в среднем 9 % общей численности и 14 % общей биомассы. *Daphnia cristata* – представитель холодноводного комплекса умеренных широт 50–60° с.ш. (Пидгайко, 1984). Рачок присутствовал в планктоне круглогодично, в подледный период средняя доля по численности и биомассе составляла 0,5–1 %, в вегетационный период – 19 % и 45 %, соответственно.

D. cristata – один из самых продуктивных видов зоопланктона в Онежском озере (Куликова и др., 1997). Зимой были отмечены наименьшие количественные показатели рачка: в столбе воды численность составила 75,4 экз./м² (3,23 экз./м³), биомасса – 3,80 г/м² (0,162 г/м³). Размножение *D. cristata* начиналось, по-видимому, весной, и в начале лета большая часть популяции состояла из молодых особей (в среднем 37 %), значительную долю составляли самки с яйцами (в среднем 28 %). Партеногенетическое размножение обеспечивало быстрый рост рачка с начала июля (рис. 8). С конца июля до начала сентября происходило наиболее интенсивное размножение *D. cristata*, средняя доля самок с яйцами достигала 28 % от всей популяции. Известно, что самцы *D. cristata* встречаются крайне редко, в Петрозаводской губе, как и в водоемах средней полосы, период партеногенеза

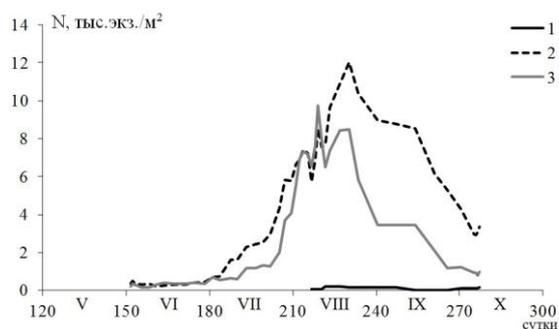


Рисунок 8. Динамика численности поло-возрастных групп *Daphnia cristata* Петрозаводской губы
1 - молодые самки; 2 - взрослые самки; 3 - самцы

преобладал над гамогенезом (Ривьер, 2012). В заливе самцы встречались в небольшом количестве (в среднем 10 экз./м³) со второй декады августа до начала октября. Во второй декаде августа – начале сентября отмечен максимум развития дафнии, численность составляла в среднем 24,4 тыс. экз./м² (0,9 тыс. экз./м³), биомасса – 0,91 г/м² (0,04 г/м³). С начала сентября количество *D. cristata* постепенно снижалось, во второй половине осени у рачка появлялись эфипии (рис. 8).

Сравнение сезонной динамики популяции *D. cristata* Петрозаводской губы с центральной частью озера показало, что максимумы в заливе наблюдали примерно на 2–3 недели позже, чем в центре озера. Несмотря на более благоприятный термический режим в Петрозаводской губе, вероятно, гидрохимические условия (высокое

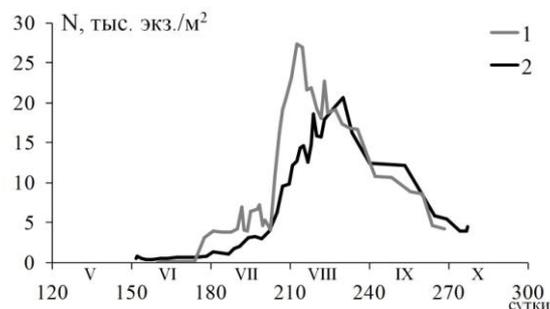


Рисунок 9. Динамика общей численности *Daphnia cristata*
1 – центральная часть озера; 2 – Петрозаводская губа

содержание гумуса, железа, низкая доля автохтонного органического вещества) в заливе весной вызывают задержку количественного развития *D. cristata* (рис. 9). Согласно литературным данным, сокращение в рационе *Daphnia* sp. доли автохтонного органического вещества снижает эффективность роста, приводит к задержке сроков размножения, уменьшению количества молоди (Гладышев и др., 2003; Brett et al., 2009).

В Петрозаводской губе среднемноголетние максимумы в столбе воды как по численности 21,1 тыс. экз./м² (0,84 тыс. экз./м³), так и по биомассе 0,91 г/м² (0,036 г/м³) были близки к показателям в центральном плесе, где численность составила 24,1 тыс. экз./м² (0,41 тыс. экз./м³), биомасса – 0,90 г/м² (0,015 г/м³). За вегетационный сезон в заливе средние показатели численности *D. cristata* составляют 7,0 тыс. экз./м² (0,29 тыс. экз./м³) и биомассы – 0,29 г/м² (0,012 г/м³), в центре озера – 8,4 тыс. экз./м² (0,13 тыс. экз./м³) и 0,33 г/м² (0,005 г/м³) соответственно.

В столбе воды средняя численность и биомасса за вегетационный сезон, а также максимальные значения в губе сходны с показателями в центре озера что объясняется тем, что процессы активного размножения и развития этого вида происходят в конце июля – августе. В этот период между Петрозаводской губой и центральным плесом происходит активный водообмен и термические и гидрохимические условия в заливе приближаются к значениям в центральном районе озера.

4.4 Сезонная динамика доминирующих видов Rotifera

В зоопланктоне Петрозаводской губы коловратки присутствуют на протяжении всего годового цикла. Зимой их численность составляет в среднем 11 %, а биомасса – около 1 %. В вегетационный период доля Rotifera варьирует по численности от 1 до 85 %, в среднем 36 %, по биомассе – от 1 до 70 %, в среднем 20 %. Основу доминирующего комплекса составляли *Kellicottia longispina*, *Notholca caudata*, *Notholca cinetura*, относящиеся к холодноводному комплексу умеренных широт 50–60° с.ш. (Пидгайко, 1984). *Kellicottia longispina* в планктоне присутствовала круглогодично, зимой доля по численности в среднем составляла 7 %, в вегетационный период достигала 60 % (в среднем – 12 %). Для сообщества Петрозаводской губы *Notholca caudata*, *Notholca cinetura* являлись типично весенними видами, их доля в общей численности весной составляла в среднем 8–10 %. Вклад в общую биомассу этих видов незначителен, в то время как виды рода *Asplanchna* достигали более 80 % (в среднем за вегетационный период – 28 %).

K. longispina – один из самых обычных и наиболее массовых видов планктона Онежского озера. Зимой в столбе воды средняя численность *K. longispina* подо льдом составляла 1,6 тыс. экз./м² (0,06 тыс. экз./м³), доля самок с яйцами составляла около 10%. В начале июня наблюдалась максимальная интенсивность размножения коловратки, численность составляла 9,8 тыс. экз./м² (0,38 тыс. экз./м³), доля самок с яйцами находилась на уровне в среднем 40% от всей популяции. Со второй половины августа показатели снижаются и во второй половине сентября составляют 8,0 тыс. экз./м² (0,32 тыс. экз./м³) (рис. 10).

Сравнение сезонной динамики популяции *K. longispina* Петрозаводской губы с центральной частью озера показало, что в заливе размножение коловратки начинается раньше. Так, в июне в губе средняя численность составляла 15,0 тыс. экз./м² (0,57 тыс. экз./м³) и доля самок с яйцами составляла в среднем 30 %, в центре озера – 7,4 тыс. экз./м² (0,11 тыс. экз./м³) и 4 %, соответственно. Максимальные показатели в разных районах были зарегистрированы в конце июля начале августа, в Петрозаводской губе – 55,8 тыс. экз./м² (3,23 тыс. экз./м³), в центре озера – 79,0 тыс. экз./м² (1,28 тыс. экз./м³) (см. рис.10). По результатам исследования в озере Светлояр, расположенном в средней полосе России, пик развития популяции *K. longispina* наблюдался в начале июня и достигал 11 тыс. экз./м³ (Баянов, Макеев, 2016).

Среднемноголетняя численность за вегетационный период в заливе 28,9 тыс. экз./м² (1,29 тыс. экз./м³), также была меньше, чем в центральном плесе, где этот показатель составил 38,8 тыс. экз./м² (0,61 тыс. экз./м³).

В столбе воды средние количественные показатели за вегетационный сезон, а также максимальные значения в заливе были ниже, чем в центре озера. Возможно, это связано с напряженными трофическими отношениями с ветвистоусыми рачками в заливе и/или более высоким, по сравнению с центральным плесом, обилием хищных видов рода *Asplanchna*, которые питаются растительной и животной пищей, в том числе различными коловратками и их яйцами (Лазарева, 2004).

Под воздействием климатических изменений во многих озерах были отмечены перестройки в видовом составе и структуре сообщества зоопланктона (Adrian et al., 2006; Anneville et al., 2007; Izmet'eva et al., 2016; Korneva et al., 2009 и др.). Для оценки возможных трендов в изменении численности и биомассы доминантных видов Петрозаводской губы и центральной части озера вследствие изменчивости климата рассчитывали

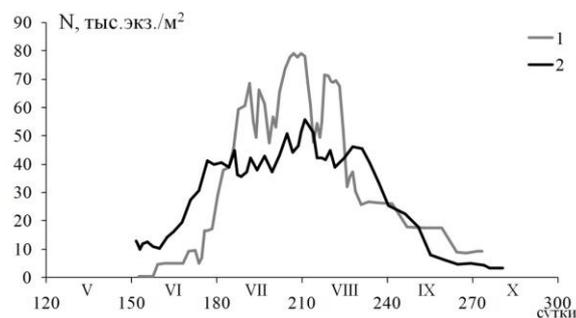


Рисунок 10. Динамика общей численности *Kellicottia longispina*:

1 – центральная часть озера; 2 – Петрозаводская губа

коэффициент корреляции Спирмена. Коэффициенты корреляции между годом наблюдений (1988–2020 гг.) и численностью, а также годом наблюдений и биомассой за вегетационный период оказались статистически незначимыми ($p < 0,05$), что свидетельствует о том, что в настоящее время под влиянием климатических изменений заметных изменений обилия видов в Петрозаводской губе не происходит, что можно объяснить сохранением естественных условий для обитания зоопланктеров в пелагиали озера.

3.3 Фенология зоопланктона Петрозаводской губы

Фенологический подход к изучению водных сообществ требует изучения связей между основными гидрологическими событиями (сроками схода льда, прохождения термического бара, наступления «биологического лета» и др.) и сроками фенологических явлений в зоопланктоне. Кроме того, необходимо получить статистические доказательства существования фенофаз в сезонном цикле зоопланктона.

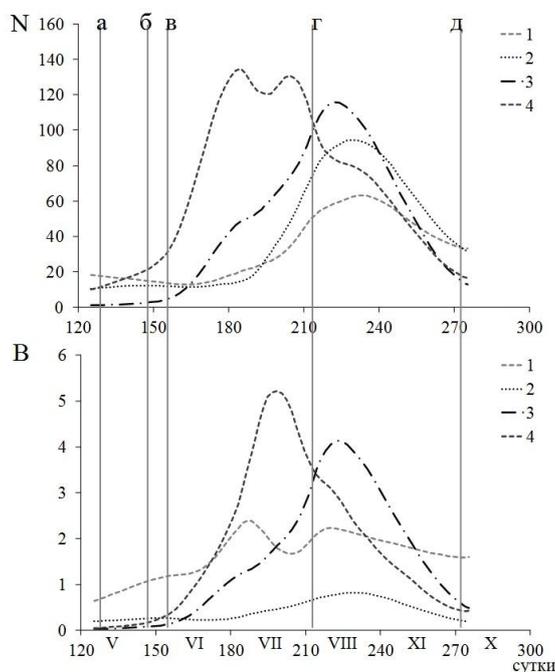


Рисунок 11. Среднегодовое сезонное изменение численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) основных групп зоопланктона:

- 1 – Calanoida; 2 – Cyclopoida;
- 3 – Cladocera; 4 – Rotifera.

Средние даты термических явлений в слое 0,5 м:
 а – сход льда; б – переход температуры воды в слое 0,5 м через 4 °С; в – переход температуры воды через 10 °С; г – среднегодовое максимум температуры воды; д – переход температуры воды через 10 °С

На основе литературных данных по термогидродинамическому режиму Петрозаводской губы были установлены важнейшие события в сценарии гидрологических процессов. Так, среднегодовое освобождение от льда – 9 мая, перехода значений температуры через 10 °С – 7 июня, максимум температур – 8 августа (рис. 11). Оказалось, что структура сообщества зоопланктона Петрозаводской губы связана с этим гидрологическими событиями. После схода ледяного покрова наблюдается весеннее состояние зоопланктона с преобладанием веслоногих, после перехода поверхностной температуры воды через 4 °С начинаются процессы активного размножения коловраток.

Во второй декаде июня поверхностные слои воды нагреваются выше 10 °С и наступает период «биологического лета», который соответствует раннелетней фенологической фазе. В этот период наблюдается доминирование коловраток по численности и по биомассе.

Начало позднелетней фазы отмечает максимальный прогрев поверхностных слоев воды, который наблюдается в конце июля – начале августа. С середины июля количество коловраток снижается, а ветвистоусых – увеличивается. В дальнейшем лидирующую роль по численности и биомассе играют ветвистоусые ракообразные, а также растет количество копеподитов и взрослых особей веслоногих рачков. В сентябре температура поверхности воды в среднем 13 °С и понижается, начинается осенний период, характеризующийся преобладанием веслоногих над остальными группами зоопланктона (см. рис. 11).

Таким образом, анализ сезонной изменчивости зоопланктона (1988–2011 гг.) показал, что его фенологические фазы (весенняя, раннелетняя, позднелетняя, осенняя) различаются по соотношению его основных таксономических групп и согласованы с основными гидрологическими и

термическими явлениями. Важно было статистически проверить гипотезу существования данных фаз, для чего был применен дискриминантный анализ.

3.2.1 Выделение фенологических фаз методом дискриминантного анализа

Используя данные по четырем основным группам зоопланктона (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera, Rotifera) за вегетационный период с 1988 по 2011 г. с помощью дискриминантного анализа была выполнена классификация сезонных состояний зоопланктона Петрозаводской губы. Максимальная точность классификации (100 %) была достигнута при разделении всего массива на четыре класса. Анализ распределения четырех классов данных по временной оси показал, что эти группы четко соответствовали естественным сезонным состояниям или фенологическим фазам: весенней, раннелетней, позднелетней, осенней (рис. 12), что в конечном итоге и позволило статистически доказать существование различных сезонных состояний в годовом цикле зоопланктона Петрозаводской губы.

Несмотря на то, что пробы зоопланктона могли сильно различаться по количественным показателям, сходная структура сообщества позволяли отнести их к одному сезонному состоянию. Наоборот, при одинаковой численности в один и тот же период сообщество могло иметь различное сезонное состояние, поскольку его структура различалась. Расположение четырех групп на временной оси позволило определить сроки начала, окончания и продолжительность фенологических фаз (см. рис. 12).

Формализация фенофаз зоопланктона позволила дать их характеристику с учетом сроков и продолжительности. Для всех фенологических фаз были рассмотрены температурные, гидрохимические и трофические условия и дано описание состояния зоопланктона в каждую фазу.

Зимняя фенофаза

Кроме четырех фаз, выявленных методом дискриминантного анализа, существует четко определяемая зимняя фаза в состоянии зоопланктона. Зимняя фенофаза зоопланктона наблюдается с начала установления ледового покрова и до очищения ото льда, средняя продолжительность ледостава составляет 144 суток (Ефремова, Пальшин, 2015). Этот период характеризуется низкими температурами воды, дефицитом солнечного света, минимальными показателями фитопланктона, бактериопланктона, хлорофилла *a* (табл. 5). Основная доля общей биомассы фитопланктона (до 99 %) приходится на крупноразмерные малосъедобные для зоопланктона диатомовые водоросли (Suarez et al., 2019). В зимнюю фенофазу наблюдается наибольшее содержание аллохтонного органического вещества гумусовой природы и железа.

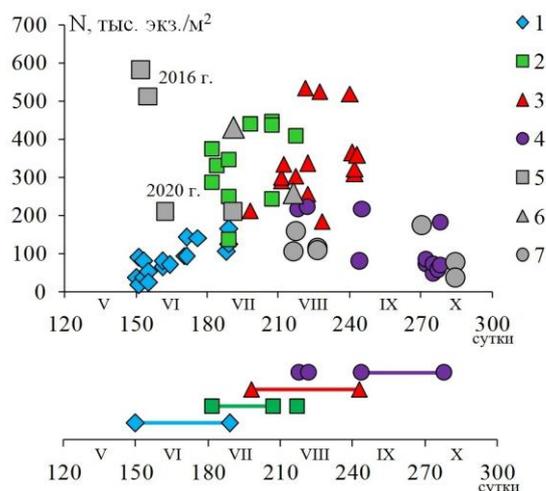


Рисунок 12. Распределение численности (N , тыс. экз./ m^2) зоопланктона по фенофазам за вегетационный период

1 – весенняя фенофаза; 2 – раннелетняя фенофаза; 3 – позднелетняя фенофаза; 4 – осенняя фенофаза
5, 6, 7 – данные 2014–2020 гг.

Таблица 5. Средние значения температуры поверхностного слоя воды, концентрации биогенных веществ, численности и биомассы фитопланктона, численности и биомассы бактериопланктона в пелагиали Петрозаводской губы по фенофазам (Вислянская, 1999; Лозовик и др., 2019; Макарова, 2020; Сабылина, 2015б; Efreмова et al., 2019; Suarez et al., 2019; Perga et al., 2020)

Параметр	Зима	Весна	Раннее лето	Позднее лето	Осень
Температура поверхностного слоя воды, °C	0,4	10,2	14,9	15,8	11,4
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	0,43	1,66	1,49	2,98	—*
Численность фитопланктона, тыс. кл./л	—*	2321	1175	980	1003
Процентное содержание диатомового фитопланктона по численности, %	96**	90	71	68	54
Процентное содержание «недиатомового» фитопланктона по численности, %	4**	10	29	32	46
Биомасса фитопланктона, г/м ³	0,30	7,06	1,83	0,61	0,63
Численность бактериопланктона, млн кл./мл	0,33	1,87	1,56	1,33	1,29
Биомасса бактериопланктона, г/м ³	0,25	0,64	0,52	0,45	0,42
Цветность, град.	68	74	29	29	59
Fe _{общ.} , мг/л	0,32	0,28	0,15	0,15	0,21
P _{общ.} , мкг/л	23	22	18	16	20
Num	26	22	14	14	13

* Данные отсутствуют; ** Процентное содержание диатомового и «недиатомового» фитопланктона по биомассе, %

В структуре подледного зоопланктона преобладали Calanoida (в среднем по численности – 44 % и по биомассе – 62 %) и Cyclopoidea (в среднем по численности 45 % и по биомассе 35 %). Средняя доля Cladocera и Rotifera составляла 1–2 %.

Показатели зоопланктона в этот период самые низкие в годовом цикле: численность в столбе воды составляла $14,9 \pm 0,95$ тыс. экз./ m^2 ($0,56 \pm 0,04$ тыс. экз./ m^3), биомасса – $0,386 \pm 0,038$ г/м² ($0,015 \pm 0,001$ г/м³). Продукция в марте была отмечена $0,06$ ккал/м², P/V-коэффициент – 0,3.

Зимой по численности и биомассе доминировали круглогодичные виды *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Kellicottia longispina* и типично зимние виды зоопланктона *Megacyclops gigas*, *Cyclops kolensis* Lilljeborg 1901, *Notholca cinetura*. В придонных слоях были отмечены старшие копеподиты

Mesocyclops leuckarti и *Thermocyclops oithonoides* в диапаузе. Ветвистоусые наблюдались редко и были представлены в основном *Daphnia cristata*, встречающимися в планктоне круглый год.

Весенняя фенофаза

Весенняя фенофаза в Петрозаводской губе наблюдается с таяния льда и продолжается до конца июня – начала июля, длится около 26 суток. Этот период характеризуется быстрым прогреванием прибрежных мелководных районов и формированием фронта термического бара. По Петрозаводской губе он проходит в конце мая – начале июня (Онежское..., 2010). Биомассу фитопланктона в этот период, по-прежнему, определяют крупноразмерные диатомеи. Хлорококковые водоросли, наиболее предпочитаемый корм для зоопланктона, весной малочислен и только начинает развиваться (Вислянская, 1999). Весной отмечается увеличение показателей бактериопланктона (см. табл. 5), поскольку отмирание диатомовых водорослей и большое количество органического вещества аллохтонного происхождения создают благоприятные условия для роста бактерий (Копылов, Косолапов, 2008). В Петрозаводской губе в весеннюю фенофазу, как и в зимнюю, отмечено усиленное влияние речных вод, которые определяют высокое содержание гуминовых веществ и железа (см. табл. 5). Весной по гидробиологическим показателям Петрозаводская губа соответствует олиго-мезотрофным (по биомассе фитопланктона – эвтрофным) условиям (Оксиук и др., 1993).

В весеннюю фенофазу в доминантный комплекс зоопланктона входит *Limnocalanus macrurus*. В составе доминантов отмечен наиболее холодолюбивый ветвистоусый рачок *Bosmina longispina*. По сравнению с ветвистоусыми рачками, коловратки имеют преимущества весной, поскольку они быстрее развиваются и обладают более высоким репродуктивным потенциалом (Галковская, 1990). Наиболее многочисленны из них *Kellicottia longispina* и *Notholca caudata*, а также в планктоне отмечены *Polyarthra dolichoptera*, *Notholca cinetura*. В это время отмечено активное размножение *Eudiaptomus gracilis*, доля самок с яйцами в популяции достигала 48 %. Весной количество науплиусов *Calanoida* составляло 31,7 тыс. экз./м² (1,16 тыс. экз./м³), большая часть (около 80 %) была представлена науплиусами *Eudiaptomus gracilis*.

В весеннюю фенофазу в структуре зоопланктона возрастала доля Rotifera до 82 % по численности (в среднем 55 %) и до 67 % по биомассе (в среднем 27 %). Роль Copepoda в сообществе снижалась, средняя численность *Calanoida* составляла 19 % и Cyclopoida – 18 %, средняя биомасса 52 и 14 % соответственно. Доля Cladocera по численности и по биомассе в среднем составляла 7 %.

Весной численность и биомасса зоопланктона более чем в 5 раз превышает зимние значения (численность в столбе воды – $82,2 \pm 10,43$ тыс. экз./м², или $3,14 \pm 0,39$ тыс. экз./м³, биомасса – $2,27 \pm 0,23$ г/м², или $0,085 \pm 0,008$ г/м³). Продукция за весеннюю фенологическую фазу составляет 0,99 ккал/м², P/B-коэффициент – 0,9.

Раннелетняя фенофаза

Раннелетняя фенофаза развития планктона наблюдается в июле, длится около 25 суток. По сравнению с весной биомасса фитопланктона снижается за счет уменьшения доли диатомовых, но увеличивается количество цианобактерий и хлорококковых водорослей (Вислянская, 1999). В начале лета уровень трофии соответствует олиго-мезотрофным условиям (Оксиук и др., 1993). Гидрохимические показатели приближаются к значениям в центральном районе озера (см. табл. 5).

Среди доминантов в раннелетнюю фенофазу отмечены холодолюбивые виды *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Bosmina longispina*, *Kellicottia longispina*. Однако развиваются и виды тепловодного комплекса зоопланктона умеренных широт (по классификации М.Л. Пидгайко (1984)) – *Leptodora kindtii* и *Bosmina longirostris*. В планктоне появляется крупный рачок *Heterocope appendiculata* Sars, 1863, средняя численность которого составляла 0,40 тыс. экз./м² (0,01 тыс. экз./м³).

В этот период, как и в весеннюю фенофазу, создаются благоприятные условия для развития Rotifera. Большую часть зоопланктонного сообщества составляли коловратки, численность которых достигала 80 % (в среднем 56 %), биомасса – 86 % (в среднем 53 %). Доля Cladocera увеличивалась по численности до 41 % (в среднем 25 %) и по биомассе – до 42 % (в среднем 20 %). Доля *Calanoida* по численности составляла в среднем 11 %, по биомассе – в среднем 24 %, Cyclopoida – 9 и 3 % соответственно.

Ранним летом отмечены максимальные значения численности и биомассы зоопланктонов (численность в столбе воды – $336,1 \pm 29,9$ тыс. экз./м², или $18,05 \pm 4,60$ тыс. экз./м³, биомасса – $11,77 \pm 1,45$ г/м², или $0,538 \pm 0,064$ г/м³). Продукция раннелетней фенофазы фенологическую фазу составляла 6,36 ккал/м², P/B-коэффициент – 1,1.

Позднелетняя фенофаза

Позднелетняя фенофаза наблюдается с конца июля и продолжается до конца августа – начала сентября, длится около 32 дней.

В этот период температура воды достигает максимума. Кроме летнего комплекса диатомовых водорослей, биомасса фитопланктона представлена активно развивающимися цианобактериями,

хлорококковыми, желто-зелеными и криптофитовыми водорослями (Вислянская, 1999). Уровень трофии соответствует олиго-мезотрофным условиям (Оксиук и др., 1993). Гидрохимические показатели позднелетней фазы схожи с раннелетними (см. табл. 5).

Доминирующей комплекс поздним летом состоит из холодноводных круглогодичных видов *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Kellicottia longispina* и дополняется циклопами *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* и ветвистоусыми рачками *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*. Наблюдалось увеличение числа тепловодных видов, таких как *Daphnia longispina* и *Diaphanosoma brachyurum*. *Diaphanosoma brachyurum* является сезонно-специфичным видом только для позднелетней фенофазы, численность рачка в столбе воды варьировала от 39 до 1326 экз./м² (от 2 до 58 экз./м³).

В этот период отмечена смена весеннего ротаторного планктона летним кладоцерным, что обусловлено адаптивной приспособленностью сообщества зоопланктона к максимальному использованию трофических ресурсов фитопланктона (Галковской, 1990). В структуре планктона преобладали Cladocera, численность рачков достигала 60 % (в среднем 34 %) и биомасса – 56 % (в среднем 44 %). Доля Rotifera снижалась по численности до 10 % (в среднем 23 %), по биомассе – до 5 % (в среднем 24 %). Доля Calanoida по численности составляла в среднем 17 %, по биомассе – в среднем 26 %, Cyclopoida – 22 и 11 % соответственно.

По сравнению с ранним летом в позднелетнюю фазу количественные показатели зоопланктонного сообщества снижались примерно в 1,5 раза (численность в столбе воды – 343,0±27,43 тыс.экз./м², или 13,22±1,00 тыс.экз./м³, биомасса – 9,07±0,89 г/м², или 0,348±0,032 г/м³). Продукция за позднелетнюю фенологическую фазу составляла 8,48 ккал/м², P/B-коэффициент – 1,9.

Осенняя фенофаза

Осенняя фенофаза наблюдается с начала сентября до образования ледяного покрова, длится около 106 суток. В этот период отмечается снижение температуры воды. К октябрю плотность фитопланктона уменьшается, отмечается небольшой подъем численности диатомовых водорослей (Вислянская, 1999). Уровень трофии соответствует олиго-мезотрофным условиям (Оксиук и др., 1993). В период осенней гомотермии большинство показателей химического состава воды несколько выше, чем в летний период. Показатели общего фосфора в течение всего года характеризуют залив как мезотрофный (Китаев, 2007) (табл. 5).

Осенью в составе зоопланктонного сообщества продолжали доминировать виды холодноводного комплекса *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Daphnia cristata*, *Kellicottia longispina* снижалась доля теплолюбивых видов *Limnospira frontosa*, *Daphnia longispina*, однако они продолжали входить в состав доминантного комплекса. Среди доминантных видов отмечен веслоногий рачок *Eurytemora lacustris*, в столбе воды его численность составляла в среднем 4,0 тыс. экз./м² (0,16 тыс. экз./м³).

В этот период зоопланктонное сообщество готовилось к зиме, возрастала доля Copepoda, численность Calanoida отмечена в среднем 33 % и Cyclopoida – 33 %, средняя биомасса 56 и 8 % соответственно. Доля Cladocera и Rotifera уменьшалась и составляла по численности в среднем 17 % (каждая группа), по биомассе – в среднем 24 % и 13 % соответственно.

Количественные показатели зоопланктона в осеннюю фенофазу снижались в 2,5 раза по сравнению с поздним летом (численность в столбе воды – 130,3±22,50 тыс.экз./м², или 5,40±1,04 тыс.экз./м³, биомасса – 3,44±0,61 г/м², или 0,141±0,025 г/м³). Продукция за осеннюю фенологическую фазу составляла 2,23 ккал/м², P/B-коэффициент – 1,3.

3.2.2 Фенологическая классификация данных по состоянию зоопланктона в 2014-2020 гг.

Фенологический подход позволяет вывить реакцию сообщества зоопланктона на изменение климатических условий и действие антропогенного фактора. Необходимо отметить, что выделенные фазы пересекаются по срокам, что отражает межгодовую изменчивость показателей зоопланктона. Длительность и сроки наступления сезонных фаз связаны с температурным режимом озера. Так, в Петрозаводской губе летний период длится около 60 суток, в то время как в более холодноводной центральной части озера – 40 суток (Сярки, 2013). В связи с некоторой изменчивостью сроков фенологических фаз важно иметь четкие критерии определения фенологической фазы для классификации новых данных. Для этой цели были использованы классификационные функции. Они представляют собой уравнения регрессии, в которые помимо значений признаков (численность и биомасса 4 основных групп зоопланктона), умноженных на значения коэффициентов, входит константа.

Согласно предложенному подходу данные, полученные за 2014–2020 гг., проверяли на принадлежность к тем или иным фенофазам, которые были выделены на основе анализа данных за 1988–2011 гг. В начале июня 2016 г. количественные показатели зоопланктона достоверно ($p < 0,05$) превышали многолетние весенние значения 1988–2011 гг. Общая численность была выше среднеемноголетних в 11 раз (545,7 тыс. экз./м²), общая биомасса – в 12 раз (20,45 г/м²). Структура зоопланктона соответствовала не весенней, а раннелетней фенофазе (сдвиг примерно на 30 дней), что связано с особенностями температурного режима года (рис. 12). Во второй декаде июня 2020 г. количественные показатели зоопланктона были выше среднеемноголетних значений по общей численности

в 2,7 раза (211,4 тыс. экз./м²), по общей биомассе – в 4,5 раза (8,46 г/м²), соотношение структуры зоопланктона также соответствовало раннелетнему сезонному состоянию, фенофаза сдвинулась вперед на 20 суток, что связано с повышением температуры воды весной. Сдвиг раннелетней фенофазы на более ранние сроки приводит к смещению позднелетней фенофазы. Так, во второй декаде июля 2016 г. структура зоопланктона свидетельствовала о наступлении позднелетнего сезонного состояния раньше на 7 дней. Обычно в августе наблюдается позднелетняя фенофаза, однако зоопланктон в августе 2014, 2015, 2017 гг. только в одном случае из пяти был отнесен к этой же фазе, остальные данные относились уже к осенней фенофазе (рис. 12). Состояние сообщества зоопланктона во второй декаде июля 2017 г. (раннелетнее) и в октябре 2015 и 2017 гг. (осеннее) соответствовало обычному для данного сезона. В сезонной динамике зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера отмечаются сдвиги, которые отражают изменения температурного режима озера в результате климатических колебаний.

3.2.3 Внедрение фенологического принципа в развитие биомониторинга Онежского озера

Подробные комплексные исследования по оценке состояния и изменения экосистемы Онежского озера, в том числе и Петрозаводской губы, проводились в 1992–1997 гг. (Современное..., 1998) и 1998–2006 гг. (Состояние..., 2007). Анализ современного состояния зоопланктона (2014–2020 гг.) показала, что в целом его видовой состав и доминирующий комплекс в Петрозаводской губе остается стабильным с 1960–х гг. (Филимонова, 1974). Высокие значения индекса видового разнообразия (по численности – 3,2, по биомассе – 2,6), крупные размеры видов (средняя масса особи – 32 мкг), соотношение основных таксономических групп ($N_{\text{clad}}/N_{\text{cop}} > 0,4$, $B_{\text{crust}}/B_{\text{rot}} > 18,7$), средняя за вегетационный период величина биомассы (8,23 г/м², или 0,315 г/м³), низкие значения продукции (21,1 ккал/м²*сезон) и P/B-коэффициента (5,1), согласно И.Н. Андрониковой (1996) соответствуют олиготрофному типу планктонной системы водоема. Показатели сапробности (1,6) находятся на границе олигосапробной зоны (чистая вода) и β -мезосапробной зоны (умеренно загрязненная вода) (Оксиук и др., 1997).

Новые подходы (Рекомендации..., 2012) к оценке состояния водных объектов рекомендуют учитывать ненарушенность сезонных циклов развития планктона, а для этого необходимо иметь базовые знания о естественных сезонных процессах. Модели многолетней динамики обилия зоопланктона Онежского озера в виде непрерывных среднегодовых траекторий численности и биомассы позволяют выделить особенности сезонной сукцессии зоопланктона, но не дают возможности четко выделить сезонные фазы (Сярки, 2013а; Сярки, Фомина, 2015). Формализация и определение сезонных состояний зоопланктона позволяет отслеживать изменения сообщества под влиянием потепления климата и колебаний антропогенной нагрузки.

В результате дискриминантного анализа были получены параметры классификационных функций, используя которые можно определить фенологическую фазу новых данных. По формальным признакам были выделены фенологические фазы годового цикла зоопланктона и их основные особенности. При оценке состояния экосистемы Петрозаводской губы рекомендуется учитывать состояние зоопланктона по предложенным информативным показателям (табл. 6).

Таблица 6. Информативные показатели для определения фенологической фазы

№ п/п	Показатели	Зимняя фенофаза	Весенняя фенофаза	Раннелетняя фенофаза	Позднелетняя фенофаза	Осенняя фенофаза	
1.	Сроки начала (дата и сутки с начала года)	18.12. (348)	10.05. (130)	02.07. (182)	18.07. (198)	04.09. (244)	
2.	Сроки окончания (дата и сутки с начала года)	09.05. (129)	01.07. (181)	17.07. (197)	03.09. (243)	17.12. (347)	
3.	Сезонно-специфичные виды (частота встречаемости более 50 %)	<i>Megacyclops gigas</i> , <i>Cyclops kolensis</i> , <i>Notholca cinetura</i>	<i>Holopedium gibberum</i> , <i>Polyarthra dolichoptera</i> , <i>Notholca cinetura</i>	<i>Bosmina longirostris</i> , <i>Holopedium gibberum</i> , <i>Leptodora kindtii</i> , <i>Polyphemus pediculus</i> , <i>Euchlanis dilatata</i> , <i>Notholca caudata</i>	<i>Leptodora kindtii</i> , <i>Diaphanosoma brachyurum</i> , <i>Limnoscira frontosa</i> , <i>Daphnia longispina</i>	<i>Limnoscira frontosa</i> , <i>Daphnia longispina</i>	
4.	Численность	Total, тыс. экз./м ³	0,56±0,04	3,14±0,39	18,5±4,60	13,22±1,00	5,40±1,04
5.		Доля Calanoida	44±3%	20±4%	11±1%	17±2%	33±3%
6.		Доля Cyclopoida	45±2%	19±3%	9±2%	26±3%	33±3%
7.		Доля Cladocera	0,5±0,1%	7±1%	25±3%	34±3%	17±2%
8.		Доля Rotifera	10±1%	55±6%	56±4%	23±2%	17±3%
9.	Биомасса	Total, г/м ³	0,014±0,001	0,085± 0,008	0,538±0,064	0,348± 0,033	0,141±0,025
10.		Доля Calanoida	62±3%	52±6%	24±5%	22±2%	56±3%
11.		Доля Cyclopoida	35±3%	14±2%	3±0,4%	11±1%	8±1%
12.		Доля Cladocera	1,4±0,5%	7±1%	20±3%	44±2%	24±3%
13.		Доля Rotifera	1,2±0,3%	27±5%	53±6%	24±3%	13±3%

Выводы

1. Видовой состав и доминантные виды Петрозаводской губы Онежского озера относятся к характерному для крупных озер Северо-Запада России и всей Фенноскандии северному планктонному комплексу видов. Основу зоопланктона создают 82 таксона рангом до рода и ниже. В пелагиали Петрозаводской губы за вегетационный сезон (2014–2020 гг.) средняя численность, биомасса, продукция, P/B-коэффициент зоопланктонного сообщества соответствуют величинам, отмечаемым в олиготрофных водоемах.
2. Среднеголетняя сезонная динамика количественных и функциональных показателей зоопланктона Петрозаводской губы имеет один максимум. Минимальные показатели были отмечены подо льдом. Максимальные показатели для всего сообщества зафиксированы в конце июля – первой половине августа. Группы зоопланктона (Rotifera, Cladocera и Copepoda) имеют максимумы в различные сроки. Осенью и зимой основу зоопланктона составляли Copepoda, весной доминировали Calanoida и Rotifera, ранним летом массово развивались Rotifera, в период позднего лета преобладали Cladocera.
3. Сезонная динамика видов-доминантов в Петрозаводской губе и в центральной части озера имеет схожий характер. Температурный режим является основным фактором, определяющим рост и развитие доминантных видов зоопланктона Петрозаводской губы. В июне – первой половине июля средние количественные показатели в столбе воды *Limnocalanus macrurus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eurytemora lacustris*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* в заливе ниже отмеченных в центре озера. Максимум численности *Daphnia cristata* Петрозаводской губы был зарегистрирован позже, чем в центральной части озера.
4. В годовом цикле зоопланктонного сообщества выявлены пять фенологических фаз (весенняя, раннелетняя, позднелетняя, осенняя, зимняя). Зимняя фенофаза соответствует подледному периоду. В вегетационный период по соотношению основных таксономических групп зоопланктона (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera, Rotifera) были выделены четыре фенологические фазы. Для каждой фенофазы определены сроки начала, окончания, продолжительность, а также характерные особенности. Определение фенологических фаз зоопланктона позволило отметить сдвиги в сезонном развитии зоопланктона, связанные с особенностями термического режима.
5. Оценку качества вод по состоянию зоопланктона необходимо проводить с учетом естественных фаз развития. Предложены формальные методы определения фенологической фазы по структуре зоопланктона, рекомендуемые для применения в системе экологического мониторинга Петрозаводской губы Онежского озера. Выделены информативные показатели зоопланктона с учетом сезонных особенностей (сроки отбора, сезонно-специфичные виды, структура, количество).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

В изданиях, рекомендованных ВАК, в том числе 1 – в научном издании, индексируемом базой данных Web of Science:

1. Сярки М.Т., **Фомина Ю. Ю.** Сезонные изменения в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера // Труды КарНЦ РАН. №1. Сер. Экологические исследования. 2015. С. 63–68.
2. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Определение динамических характеристик зоопланктона Онежского озера // Принципы экологии. 2016. № 4. С. 26–33.
3. Сярки М. Т., **Фомина Ю. Ю.** Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера в подледный период // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. №6 (167). С. 90–95.
4. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М.Т. Современное состояние зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и его отклик на изменение климата // Труды КарНЦ РАН. №9. Сер. Лимнология. Океанология. 2018. С. 54–64.
5. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Жизненный цикл рачка *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) в Онежском озере // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 92–105.
6. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Жизненный цикл рачка *Limnocalanus macrurus* Sars 1863 (Copepoda, Calaniformes, Centropagidae) в Онежском озере // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 1. С. 3–13 (Q4).

В других изданиях:

7. Сярки М. Т., **Фомина Ю. Ю.** Особенности сезонных явлений в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера // Принципы экологии. 2014. Т. 3. №3. С. 36–43.
8. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М.Т. Влияние природных и антропогенных факторов на зоопланктон Онежского озера / Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ / Отв. ред. А.А. Дерман – СПб.: Изд-во ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2014. С. 1125–1131.
9. **Фомина Ю. Ю.** Современное состояние зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и его сезонная динамика / Проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе: тез. докл. I междунар. конф. молодых ученых (г. Мурманск): Изд-во ПИНРО, 2014. С. 163–164.

10. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Фенология зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера / Моря, озера и трансграничные водосборы России, Финляндии и Эстонии. Лекции научных сотрудников, преподавателей и молодых ученых для вузов (по докладам Международной молодежной школы-конференции). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 109–114.
11. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность / Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: III Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием: материалы конф. (Казань, 24 февраля 2015 г.) / сост. Синяев Д. Н. Казань: ИП Синяев Д. Н., 2015. С. 71–74.
12. **Фомина Ю. Ю.** Учет сезонных изменений зоопланктона при оценке состояния экосистемы Петрозаводской губы Онежского озера / Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий. Материалы 5-й международной конференции, посвященной памяти выдающегося гидробиолога Г. Г. Винберга (12–17 октября 2015 г., г. Санкт-Петербург). СПб.: Изд-во «ЛЕМА», 2015. С. 75–76.
13. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Состояние зоопланктона Онежского озера // Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием посвященной 70-летию КарНЦ РАН, Петрозаводск, 24–27 мая 2016 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 197–198.
14. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Состояние зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера в зимний период // Водные ресурсы: изучение и управление (лимнологическая школа-практика). Материалы V Международная конференция молодых ученых (5–8 сентября 2016 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. Том 2. С. 124–129.
15. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М.Т. Летний зоопланктон Онежского озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Междунар. науч. конф., 12–17 сент. 2016 г., Минск-Нарочь / сост. и общ. ред. Т.М. Михеевой. – Минск: Изд-во Центр БГУ, 2016. С. 262–263.
16. Сярки М. Т., **Фомина Ю. Ю.** Фенология зоопланктона Онежского озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Междунар. науч. конф., 12–17 сент. 2016 г., Минск-Нарочь / сост. и общ. ред. Т. М. Михеевой. – Минск: Изд-во Центр БГУ, 2016. С. 258–260.
17. **Фомина Ю. Ю.** Современное состояние зоопланктона пелагиали Онежского озера // Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладожский симпозиум). Сборник научных трудов конференции. СПб.: Изд-во «Лема», 2016. С. 443–448.
18. Subetto D. A., Belkina N. A., Kalinkina N. M., Borodulina G. S., Sidorova A. I., Tarasov A. U., Potakhin M. S., Zobkov M. B., Filatov N. N., Bogdanova M. S., Baklagin V. N., Litvinenko A. V., Shelekhova T. S., **Fomina U. U.**, Lavrova N. B. The project “Lake Onego and its watershed: geological history, anthropogenic transformation current state”, preliminary result // Proceedings of the 2nd Pan-Eurasian Experiment (PEEX) Conference and the 6th PEEX Meeting. Helsinki, 2016. С. 439–441.
19. **Фомина Ю. Ю.** Сезонная динамика зоопланктона и её межгодовая изменчивость в Петрозаводской губе Онежского озера // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы I-й международной конференции (11–15 сентября). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. С. 564–569.
20. **Фомина Ю. Ю.** Годовой цикл зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: Материалы международной конференции. СПб.: Свое изд-во, 2017. С. 349–352.
21. Сярки М. Т., **Фомина Ю. Ю.** Особенности сезонных процессов в планктоне крупных озер // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы II Международной конференции (19–24 мая 2019 г.). Казань: Изд-во Академии наук РТ, 2019. Ч. 2. С. 336–341.
22. **Фомина Ю. Ю.** Жизненный цикл *Limnocalanus macrurus* в Онежском озере (на примере Петрозаводской губы) // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов, г. Петрозаводск, 16 сентября – 20 сентября 2019 г. / отв. ред. Н. В. Ильмаст. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. С. 497–499.
23. **Фомина Ю. Ю.** Фенология зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов, г. Петрозаводск, 16 сентября – 20 сентября 2019 г. / отв. ред. Н. В. Ильмаст. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. С. 499–501.
24. **Фомина Ю. Ю.**, Сярки М. Т. Жизненный цикл рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) в Онежском озере // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 3. С. 3–15.
25. Сярки М. Т., **Фомина Ю. Ю.** Зоопланктон Онежского озера, его центрального плеса и залива Большое Онего в различные по температурному режиму годы // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2019. № 9. С. 104–115.
26. **Fomina Yu. Yu.** Shifts in phenology of zooplankton due to climate change // Limnology and Freshwater Biology. 2020 (1). P. 131–132.
27. **Фомина Ю. Ю.** Фенологические фазы зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера // Водные ресурсы: изучение и управление (школа-практика). Материалы VI Международной конференции молодых ученых, 1–5 сентября 2020 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2020. С. 128–131.
28. **Фомина Ю. Ю.** Особенности жизненных циклов веслоногих рачков в Петрозаводской губе и центральной части Онежского озера // I Всероссийская научная конференция (с международным участием) «Чтения памяти В. И. Жадиной»: к 125-летию со дня рождения, Санкт-Петербург, 18–22 апреля 2022 г.: тезисы докладов. СПб: СПбФ ИИЕТ РАН; Ярославль: Филигрань, 2022. С. 88–89.