

ЭКОСИСТЕМА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ТЕНДЕНЦИИ ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI В.

Е.А. Курашов^{1, 2*}, М.А. Барбашова¹, Д.С. Дудакова¹,
Л.Л. Капустина¹, Г.Г. Митрукова¹, А.Г. Русанов¹,
Д.Г. Алешина¹, И.В. Иофина¹, Е.В. Протопопова¹,
Н.В. Родионова¹, М.С. Трифонова¹

¹ Институт озерадения Российской академии наук и ² Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий, механики и оптики, Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: evgeny_kurashov@mail.ru

Статья поступила в редакцию 19.04.2018; принята к печати 15.06.2018

Особое значение для всего региона Северо-Запада имеет крупнейшее в Европе озеро Ладожское. Постоянное слежение за его экологическим состоянием жизненно необходимо для решения самых разнообразных задач научного и практического характера. Цель публикации – на основании комплексных исследований основных биологических сообществ Ладожского озера (фитопланктон, макрофиты, водные грибы, бактериопланктон, зоопланктон, макро- и мейобентос) представить информацию по его современному экологическому состоянию и описать изменение экосистемы озера в конце XX – начале XXI в. Объединенные данные по всем основным гидробиологическим сообществам на основании исследований последнего десятилетия (2007–2017 гг.) позволяют заключить, что трофический статус центральной части акватории Ладожского озера оценивается как слабозотрофный (при олиготрофном характере гипolimниона), северной – как олиготрофный, западной – как мезотрофный, южной части (Свирская и Волховская губы) – как слабозотрофный. Средние величины биомассы фитопланктона и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро в целом как мезотрофный водоем. Для литоральной зоны озера наиболее значимой является трансформация биоценозов, вызываемая популяциями видов-вселенцев. В целом современное состояние озера может быть охарактеризовано как благоприятное. При этом в настоящее время вектор развития его экосистемы определяется, в основном, естественными факторами природной среды в конкретных климатических условиях. Вместе с тем подчеркивается, что ни в коем случае нельзя допускать увеличения антропогенной нагрузки на озеро, его загрязнения, поскольку этот огромный водоем имеет большую инерционность, и если произойдет сдвиг в его экологическом состоянии в худшую сторону, то возврат озера в благоприятное состояние при принятии даже всех необходимых мер займет не менее 2–3 десятилетий.

Ключевые слова: Ладожское озеро, планктон, макрозообентос, мейозообентос, чужеродные виды.

LADOGA LAKE ECOSYSTEM: PRESENT-DAY CONDITIONS AND TRENDS IN LATE XX TO EARLY XXI CENTURY

Ye.A. Kurashov^{1, 2*}, M.A. Barbashova¹, D.S. Dudakova¹, L.L. Kapustina¹, G.G. Mitrukova¹,
A.G. Rusanov¹, D.G. Aleshina¹, I.V. Iofina¹, Ye.V. Protopopova¹, N.V. Rodionova¹,
M.S. Trifonova¹

¹ Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences and ² Saint-Petersburg National Research Center of Information Technologies, Mechanics and Optics; Saint Petersburg, Russia

E-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

The lake Ladoga, which is the largest in Europe, plays a special role in the Northwestern region. Perpetual monitoring of its ecological conditions is vitally important for implementing different research and applied projects. The objective of the present publication is to characterize the present-day ecological conditions of Ladoga and their trends in late XX to early XXI century based on the results of comprehensive studies of the main biological communities of the lake (phytoplankton, macrophytes, aquatic fungi, bacterioplankton, zooplankton, and macro- and meiobenthos). Taken together, the data related to 2007–2017 suggest that by its trophic status the lake is weakly mesotrophic in the central part of its area (hypolimnion being oligotrophic), oligotrophic in the northern part, mesotrophic in the western part, and weakly eutrophic in the southern part

(the inlets of Svir and Volkhov rivers). The mean amounts of phytoplankton and chlorophyll-a are consistent with that Ladoga is mesotrophic on the whole. In the littoral zone, alien species are the most important factor of transformation of biocenoses. In general, the current conditions of the lake may be regarded as benign. Trends in the development of its ecosystems are determined primarily by natural factors under specific climatic conditions. At the same time, it should be stressed that the anthropogenic load on the lake must be reduced by all means, because this huge water body possess an immense inertia and, therefore, the reversal of any adverse shift of its conditions will take not less than 2–3 decades even upon all relevant measures being taken.

Keywords: Ladoga Lake, plankton, macrozoobenthos, meiozoobenthos, invasive species.

Введение

Оценка состояния поверхностных вод как среды обитания гидробионтов в условиях меняющегося климата в настоящее время является одной из приоритетных научных задач. Особое значение для всего региона Северо-Запада имеет крупнейшее в Европе озеро Ладожское. Постоянное слежение за его экологическим состоянием жизненно необходимо для решения самых разнообразных задач научного и практического характера.

Несмотря на отмечавшуюся уже некоторую стабилизацию экологических условий в Ладожском озере [49] проблема сохранения и улучшения качества его вод продолжает оставаться актуальной.

Такой огромный водоем, как Ладога, естественным образом подразделяется на несколько районов, существенно различающихся по многим лимническим показателям.

Батиметрия Ладожского озера и расположение основных притоков создают предпосылки для образования в его акватории неоднородных районов, отличающихся по глубине, донным отложениям, динамике температурного режима, стратификации и продуктивности. Озеро отчетливо разделено на северную глубоководную и южную относительно мелководную части, между которыми расположены участки дна со средними глубинами. На юге озера находятся обширные относительно мелководные участки, охватывающие открытые прибрежные зоны и заливы, благодаря чему южная часть озера оказывается более тепловодной по сравнению с северной [49].

Особенности протекания озерных процессов в этих районах определяются поступлением веществ с водосбора, происходящими в озере гидрологическими явлениями и функционированием озерной биоты. Одним из основных факторов, определяющих неоднородность лимнических процессов в разных частях акватории, является морфометрия озерной котловины. В связи с этим, на основе морфометрического районирования в Ладоге были выделены четыре лимнические зоны (рис. 1, табл. 1) [10], имеющие характерные особенности по целому комплексу озерных характеристик, в том числе гидрохимических и гидробиологических. Каждая из этих зон вносит свой специфический вклад в функционирование экосистемы Ладоги в целом.

Антропогенная нагрузка на Ладожское озеро, выразившаяся в его загрязнении и эвтрофировании (особенно в 70–80-х гг. прошлого века), привела к изменениям сообществ гидробионтов в озере и всей его экосистемы в целом. Снижение антропогенной нагрузки на озеро в середине и конце 90-х гг. XX в. вследствие уменьшения экономической активности в регионе отразилось на структуре и функционировании экосистемы Ладоги.

В 1970-х и 1980-х гг. интенсивно развивалось антропогенное эвтрофирование озера. Закономерным завершением этого процесса к концу XX в. стала трансформация всей озерной экосистемы в более трофное состояние (достижение мезотрофного статуса) и дестабилизация функционирования экосистемы [41], что было зафиксировано особенно наглядно по изменению мейобентоса открытой зоны Ладожского озера [26].

Изменения в биологических сообществах озера наиболее активно происходили начиная с последней трети XX в., во многом в результате воздействия антропогенного фактора. Однако можно ожидать, что природные процессы будут и дальше оставаться определяющими в формировании и функционировании биоценозов озера. Это следует из того, что, являясь огромным глубоководным водоемом с весьма замедленным водообменом, Ладожское озеро по природе своей обладает высокой инертностью и устойчивостью к внешним воздействиям. Гомеостаз озерной экосистемы также поддерживается за счет внутренних структурных перестроек сообществ гидробионтов, что в целом приводит к стабильному состоянию озерной биоты.

Характерные изменения сообществ гидробионтов под воздействием антропогенного фактора наиболее сильно проявляются в зонах, прилегающих к источникам повышенной антропогенной нагрузки [23]. В этих случаях характеристики развития сообществ гидробионтов могут выступать надежными критериями оценки экологического состояния водной среды.

Проводимые в Институте озероведения РАН исследования по оценке состояния биотической компоненты экосистемы Ладожского озера при воздействии природных и антропогенных

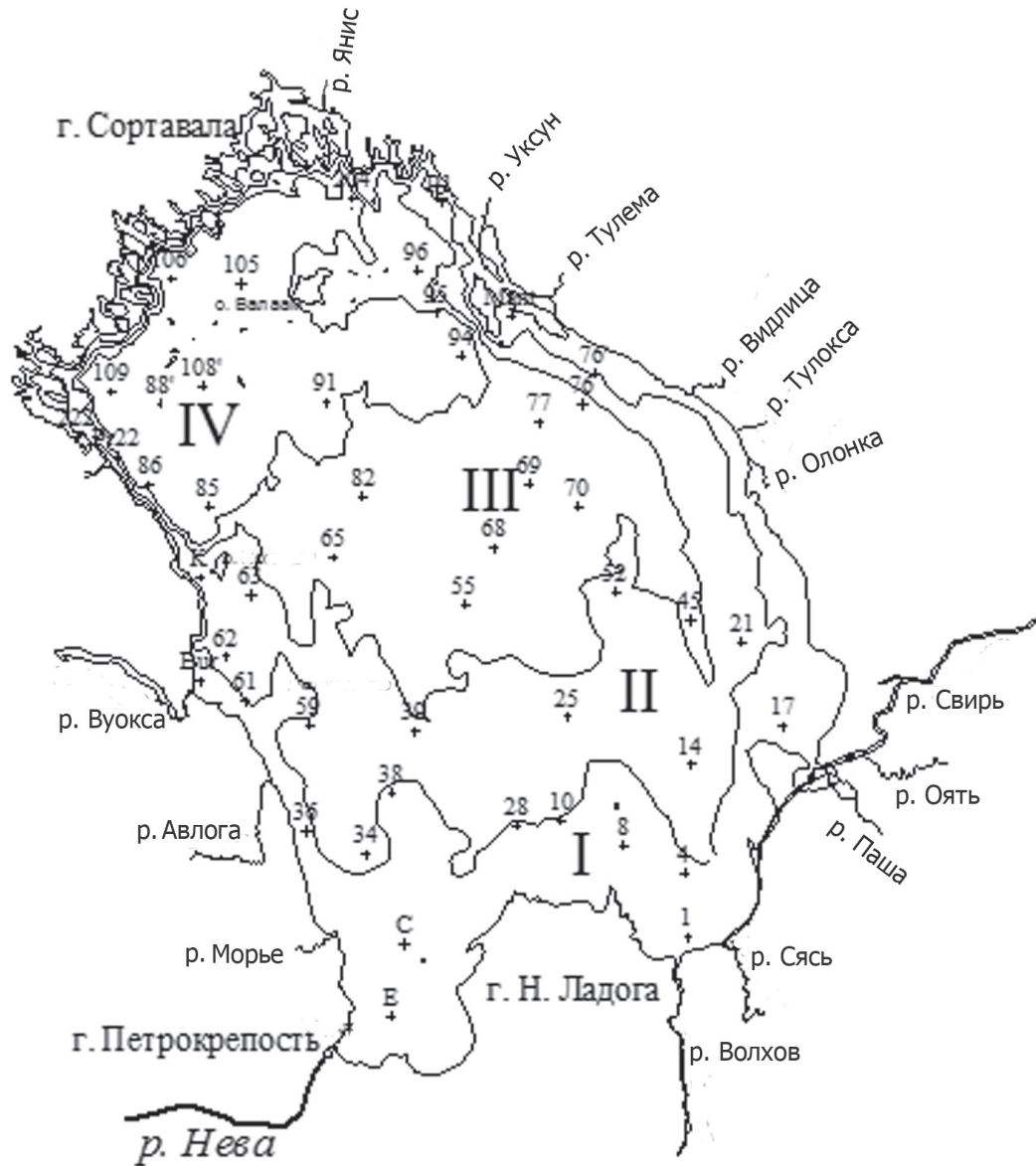


Рис. 1. Лимнические зоны Ладожского озера (I – прибрежная; II – деклинальная; III – профундальная; IV – ультрапрофундальная) и основные мониторинговые станции отбора проб

Табл. 1

Некоторые морфометрические характеристики выделенных лимнических зон Ладожского озера

Параметры	Прибрежная	Деклинальная	Профундальная	Ультрапрофундальная
Площадь, км ²	3700	5300	5800	3000
Диапазон глубин, м	<15	15–52	52–89	>89
Средняя глубина, м	9	30	66	113
Объем, км ³	30	158	382	338
Логическое основание для выделения зоны	$H_i \leq H - S$	$H \geq H_i > H - S$	$H < H_i \leq H + S$	$H_i > H + S$

Примечание: H_i – конкретное значение глубины; H – среднее значение глубины по озеру; S – оценка среднеквадратического отклонения.

факторов в условиях меняющегося климата по своей комплексности имеют мало аналогов среди лимнологических исследований во всем мире. Регулярному изучению в институте подлежат следующие сообщества гидробионтов Ладоги: фитопланктон, бактериопланктон, микопланктон, зоопланктон, макрозообентос, мейозообентос, высшая водная растительность, перифитон. К сожалению, в настоящее время не проводятся исследования микробентоса и протозойного планктона.

Цель настоящей публикации – на основании комплексных исследований основных биологических сообществ Ладожского озера представить информацию о его современном экологическом состоянии и описать изменение экосистемы озера в конце XX – начале XXI в.

Материал и методы

Материалом для данной публикации послужили результаты комплексных регулярных исследований всех основных биологических сообществ (фитопланктон, бактериопланктон, водные грибы, зоопланктон, макро- и мейобентос) крупнейшего европейского озера – Ладожского, полученные с начала 1990-х гг. по настоящее время, а также некоторые более ранние результаты в сравнительных целях.

Исследования проводили с мая по октябрь на

основных мониторинговых станциях, расположенных в открытой зоне озера за пределами литорали в четырех лимнических зонах озера: прибрежной (глубины менее 15 м), деклинальной (глубины – 15–52 м), профундальной (глубины – 52–89 м); ультрапрофундальной (глубины более 89 м) [10] (рис. 1). Наиболее важны станции продольного разреза (№ 1, 8, 25, 55, 82, 105), характеризующие типичные биотопы для данных лимнических зон, и на которых исследования были наиболее регулярны.

В основном настоящая публикация посвящена исследованиям открытой зоны озера. Однако, говоря в целом об экосистеме Ладоги, нельзя не упомянуть и его литоральную зону, где в настоящее время протекают очень динамичные процессы, связанные, в первую очередь, с жизнедеятельностью чужеродных видов. Мониторинг литоральной зоны проводится на станциях, расположенных по всему периметру Ладожского озера (рис. 2). Последнее полное обследование литорали состоялось в 2014 г. Наиболее подробно (в отдельные годы ежемесячно или чаще) изучался Щучий залив (61°04,930' N; 30°05,491' E) – модельный объект исследований (рис. 3).

В 2016 г. в открытой зоне озера исследования были проведены на 22 станциях, а в 2017 г. – на 42 станциях,

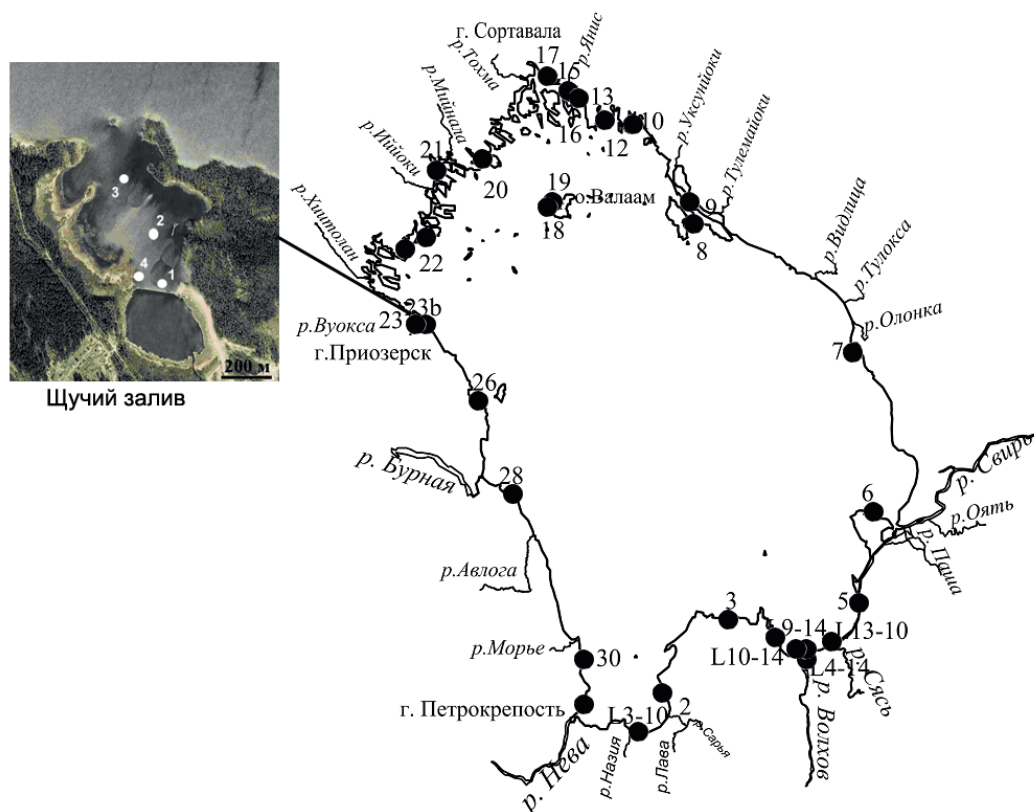


Рис. 2. Основные мониторинговые станции исследования литоральной зоны Ладоги и Щучий залив

расположенных по всей акватории озера (рис. 3), что позволило получить новые данные по состоянию всех основных биологических сообществ в Ладожском озере.

Ниже приводятся основные сведения об использованных нами методических приемах изучения биологических сообществ.

ФИТОПЛАНКТОН

Пробы воды для определения видового состава, численности и биомассы водорослей отбирали батометром из поверхностного слоя воды и по горизонтам, число которых зависело от глубины станции. Также по горизонтам отбирались пробы и других планктонных сообществ (во избежание повторения это не будет указано ниже при описании методов их исследования). Пробы воды фиксировали раствором Люголя с последующим добавлением формалина. После отстаивания и концентрирования каждой пробы часть ее просчитывали в камере Нажотта ($V = 0,05$ мл) под световым микроскопом [11]. Биомассу водорослей определяли расчетным способом [9]. Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах. При фильтрации проб использовали мембранные фильтры с размером пор

0,9–1,05 мкм. При расчете концентраций пигментов использовали формулы UNESCO [74].

Бактериопланктон

Исследования бактериопланктона выполнялись с использованием общепринятых в водной микробиологии методов [48, 65]. В материалы статьи также включены данные по общей численности бактериопланктона, полученные в 2017 г.

МИКОПЛАНКТОН

В ходе проведения микологических исследований определялись видовой состав и общая численность микопланктона. Для выделения водных грибов был использован метод глубинного посева воды. Объем пробы в опытах был 5 мл, использовалась агаризованная питательная среда – сусло-агар. С целью задержки роста бактерий к среде добавляли смесь антибиотиков. Опыты проводились в чашках Петри. Засеянные чашки Петри инкубировались в течение недели при температуре 18–24 °С. Выросшие колонии подсчитывали, а представителей отличающихся колоний отсеивали в пробирки со скошенным агаром того же состава [39]. Видовую принадлежность культур идентифицировали по определителям [43, 71].

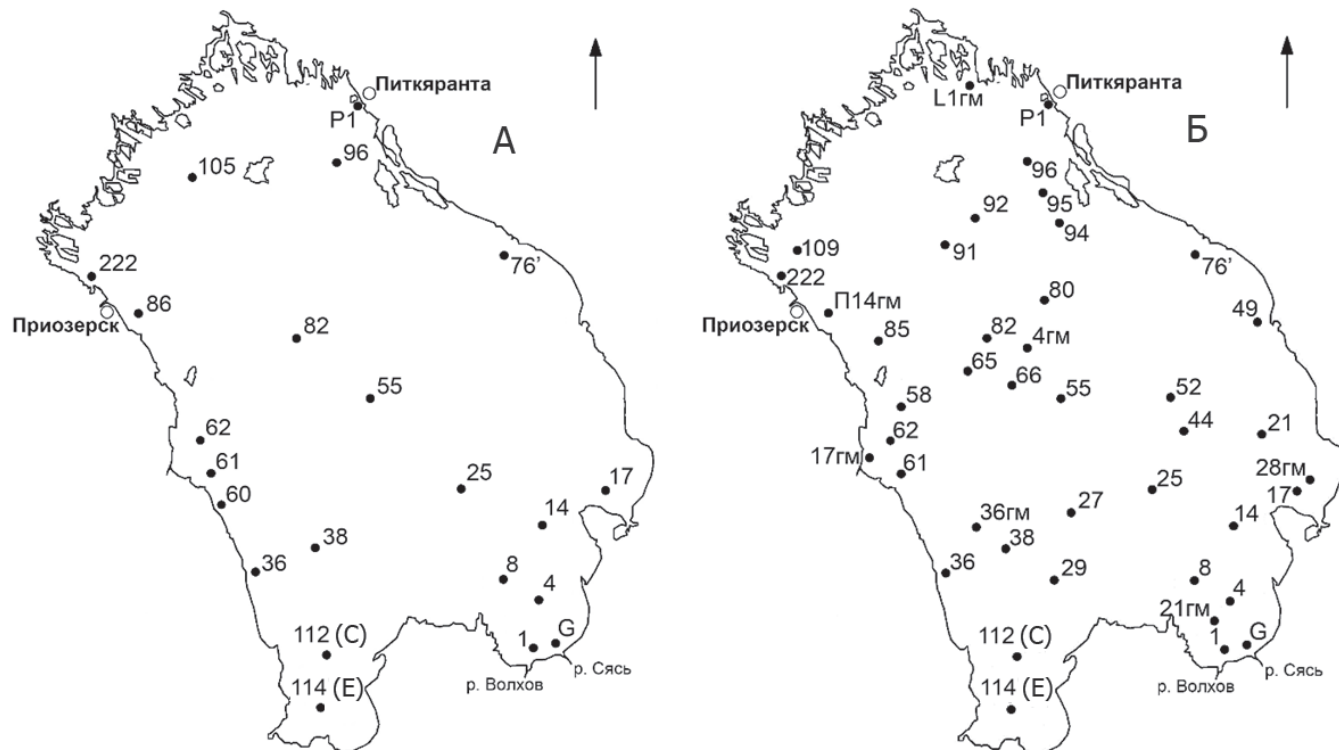


Рис. 3. Схема станций отбора проб в Ладожском озере в 2016 (А) и 2017 (Б) гг.

Зоопланктон

Пробы зоопланктона отбирали при помощи средней модели сети Джеди (диаметр входного отверстия – 25 см, размер ячеей – 120 мкм). В мелководной зоне зоопланктон отбирали тотально, на глубоководных станциях – фракционно в слоях 0–10, 10–25 м и 25–дно. Отобранные пробы обрабатывали с использованием традиционных рекомендованных методов [8]. Для расчета индивидуальной массы организмов (сырой вес) использовали уравнения связи «длина-масса» по [2].

Поскольку наибольшего развития в озере зоопланктон достигает в летние месяцы, то при специальной характеристике развития сообщества в озере в последние годы в данной статье использованы материалы, полученные на стандартных станциях в бухте Петрокрепость, Волховской губе и центральной части озера в конце июля – начале августа 2007, 2008, 2010, 2012 и 2017 гг., то есть в те годы, когда был собран наиболее репрезентативный материал.

Макрозообентос

Для сбора на песчаных грунтах применялся дночерпатель Петерсена, на илистых – Экмана-Берджа (площадь захвата – 1/40 м²; по 2 выемки в каждой точке). Пробы литоральных макробеспозвоночных также отбирались при помощи трубчатого пробоотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0,125 м² [40], представляющего собой металлическую трубу, которая внедряется в грунт и из которой тотально вычерпывается вся фауна, включая бентосные организмы и организмы, находящиеся на растениях, попадающих в сектор отбора. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора.

Пробы грунта промывались через капроновый газ с диаметром ячеей 0,125 мм и либо разбирались в полевых условиях (беспозвоночные фиксировались 70% спиртом), либо фиксировались 4% формалином (конечная концентрация). В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались и фиксировались 70% этиловым спиртом. Беспозвоночных животных сортировали по группам и видам, подсчитывали число особей и определяли биомассу на торсионных весах.

Мейозообентос

В данной работе представлены результаты исследования мейобентоса, полученные на стандартных мониторинговых станциях в Ладожском озере. Особое значение имеют станции продольного разреза (табл. 1) через все озеро, наблюдения на которых за мейобентосом ведутся много лет начиная с 1980-х гг., и по полученным на них данным с достаточным основанием можно судить в целом о состоянии всего озера и отдельных его лимнологических зон.

Отбор и обработка проб мейобентоса проводились по подробно описанным стандартным методикам [28].

Статистическое сравнение двух временных периодов по лимнологическим параметрам

Параметры состояния экосистемы озера в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.) сравнивали с предыдущим периодом (1990–1997 гг.) по t-критерию Стьюдента [36] для следующих лимнологических зон [10] и горизонтов:

- прибрежная зона (глубины <15 м): поверхность, 5–15 м;
- деklinальная зона (глубины 15–52 м): поверхность, 10–15, 15–52 м;
- профундальная зона (52–89 м): поверхность, 10–25, 40–80 м;
- ультрапрофундальная зона (> 89 м): поверхность, 10–25, 40–210 м.

Сравнительные расчеты выполняли для лета (июль, август) и осени (сентябрь, октябрь). Анализировали следующие параметры:

- *макробентос*: суммарная численность (N_{MB} , экз./м²), суммарная биомасса (B_{MB} , г/м²), численность Oligochaeta (N_{oli} , экз./м²), биомасса Oligochaeta (B_{oli} , г/м²), численность Chironomidae, биомасса Chironomidae, численность Amphipoda (N_{amph} , экз./м²), биомасса Amphipoda (B_{amph} , г/м²), численность Mollusca, биомасса Mollusca, численность Hydracarina, биомасса Hydracarina, численность Ceratopogonidae, биомасса Ceratopogonidae, численность Chaoboridae, биомасса Chaoboridae;
- *зоопланктон*: суммарная численность зоопланктона (N_{zp} , экз./м³), суммарная биомасса зоопланктона;
- *бактериопланктон*: общая численность ($N_{бак}$, 10⁶ кл/мл), численность бактерий, растущих на РПА ($N_{бак-рпа}$, 10³ кл/мл);
- *фитопланктон*: биомасса фитопланктона ($B_{фито}$, мг/л), концентрация хлорофилла-а (Chl-a, мкг/л);
- *физико-химические параметры*: pH; температура (T °C); прозрачность (П, м); концентрация кислорода (O₂, мг/л; O₂, %); концентрация общего углерода (ТОС, мг/л); концентрация лабильного органического вещества (ЛОС, мг/л); концентрация общего фосфора (P, мкг/л).

Для тех параметров, где получены статистически значимые различия, в скобках приведены соответствующие обозначения, использованные в табл. 5–8.

Результаты и обсуждение

Тенденции изменения экосистемы Ладоги в конце XX – начале XXI в.

Регулярные исследования всех основных биологических сообществ (фитопланктон, бактериопланктон, водные грибы, зоопланктон, макро- и

мейобентос) открытой акватории крупнейшего в Европе озера Ладожского позволили выявить сложный характер изменения его экосистемы в последней трети XX и начале XXI в.

Описание происходивших в Ладожском озере изменений целесообразно начать с мейобентоса, поскольку это сообщество является уникальным для маркирования происходящих по всей экосистеме в целом (в случае больших озер умеренной климатической зоны) изменений, связанных с антропогенным эвтрофированием и загрязнением. Так было показано, что изменение сообществ мейобентоса в открытой зоне больших озер (а именно – формирование скоплений диапаузирующих циклопов) указывает на изменение всей озерной среды в сторону более эвтрофного состояния, поскольку мейобентос отражает происходящие изменения, значимые не только для донных сообществ, но также и для планктона (рис. 4). Это важное свойство делает мейобентос неординарным и эффективным индикатором трансформирования экологического состояния больших озер умеренной климатической зоны [24, 25, 27].

Исследования мейобентоса Ладоги были начаты в 80-х гг. XX в., то есть когда практически во всем озере продолжали существовать еще ненарушенные

сообщества донной мейофауны. Определенные изменения мейобентоса под воздействием эвтрофирования и загрязнения наблюдались в Волховской губе на юге Ладоги и некоторых заливах в северной шхерной зоне озера [24].

Состав мейобентоса и его количественное развитие на станциях в открытых районах озера в годы исследований до середины 1990-х гг. были в пределах незначительных межгодовых различий. Повышение количественных показателей мейобентоса в 1991–1994 гг. по сравнению с состоянием до 1986 г. указывало на определенную тенденцию, но было статистически недостоверно [26]. При этом увеличение количественных показателей мейобентоса в открытой зоне Ладожского озера не сопровождалось изменением его видовой и трофической структур.

В результате подробных исследований [32] было показано, что в «норме» (олиготрофный период состояния экосистемы) для Ладожского озера совершенно не характерно образование в донных биотопах скоплений диапаузирующих копеподитов планктонных циклопов, а их развитие происходит в планктоне без донной диапаузы (рис. 4). Рис. 5 демонстрирует типичную структуру сообщества мейобентоса, характерную для олиготрофного состо-

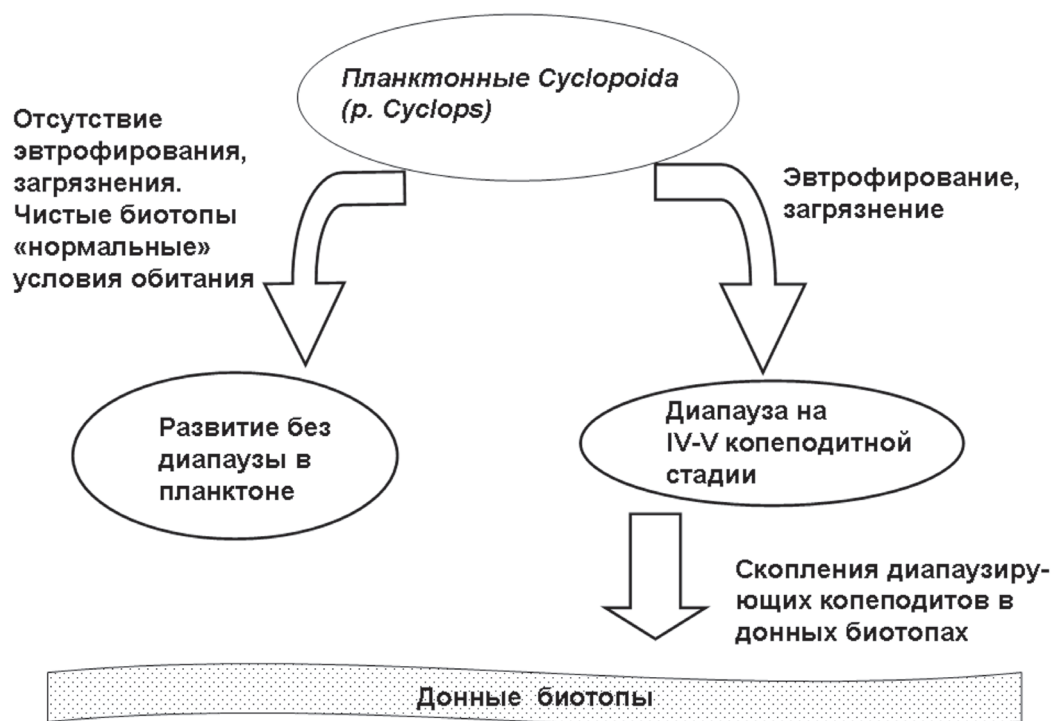


Рис. 4. Схема сезонного развития планктонных циклопов при разном состоянии среды в больших озерах умеренной климатической зоны

яния экосистемы озера, на станциях в центральной и глубоководной частях озера на глубинах 60, 65 м (ст. 55 и 82) и 190 м (ст. 105).

В профундальных биотопах в больших озерах, подверженных антропогенному воздействию, диапаузирующие циклопы становятся доминирующим компонентом донной мейофауны (30–98% суммарных численности и биомассы мейобентоса). Такие заметные изменения мейобентоса наблюдались до середины 1990-х гг. на участках акватории, непосредственно примыкающих к источникам загрязнения (заливы и шхеры), но не отмечались в открытых районах Ладоги [26]. Для профундальных биотопов загрязняемых и эвтрофируемых шхер было характерно абсолютное доминирование в мейобентическом сообществе трудно различимых копепоидов стадии IV диапаузирующих циклопов рода *Cyclops* (предположительно *Cyclops kolensis* Lill. и *Cyclops strenuus* Fisch.).

Исследования последних лет XX и начала XXI в. (1998–2004 гг.) показали, что в биотопах в центральной зоне Ладоги (глубины от 50 до 220 м) в летнее время стали образовываться скопления диапаузирующих циклопов рода *Cyclops*, чего в более ранние годы в них не отмечалось. В наиболее глубокой зоне озера (150–220 м) такие скопления диапаузирующих циклопов стали обнаруживаться с 1999 г. Среди копепоидов стадии IV диапаузирующих циклопов р. *Cyclops* преобладал, по-видимому, *C. strenuus*. Поскольку копепоиды р. *Cyclops* практически неразличимы на стадии IV, то среди диапаузирующих копепоидов могли быть и представители других видов циклопов этого рода, взрослые особи которых встречаются в зоопланктоне Ладоги (*C. kolensis*, *C. lacustris* Sars, *C. abyssorum* Sars).

Исследования 2001–2004 гг. подтвердили стабильность произошедших изменений в структуре мейобентоса Ладоги. В качестве примера на рис. 6 представлена структура изменившегося сообщества на трех самых глубоких станциях продольного разреза в центральной зоне озера в 2003 г. В табл. 2 приведены количественные показатели развития сообщества для отдельных лет в разные периоды, маркируемые структурой сообщества мейобентоса («олиготрофный» до 1998 г., мезотрофный с чертами эвтрофии (1998–2004 гг.), период деэвтрофирования (с 2007 г.)). В табл. 3 представлены данные по численности активных и диапаузирующих Cyclopoidea в отдельные годы, характеризующие эти периоды.

Важно указать на еще одно существенное изменение, касающееся количественного развития мейобентоса в биотопах открытой Ладоги. В самой глубоководной части Ладоги (150–220 м) биомасса мейобентоса никогда не превышала 100–150 мг/м². Однако в 1999 г. на глубине 220 м была зафиксирована общая биомасса

684 мг/м², а к 2003 г. биомасса достигла почти 3 г/м² при численности свыше 50 тыс. экз./м² (табл. 2). Значительное увеличение количественных показателей мейобентоса было отмечено и на других станциях центральной части озера, особенно на ст. 55, где средняя биомасса составила 5,5 г/м². Возрастание количественных показателей мейобентоса произошло в основном именно за счет диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов.

Примечательно, что наблюдавшиеся изменения в бентали озера, отражающие общую трансформацию экосистемы озера в сторону более высокого трофического статуса, проявились по прошествии примерно двух условных водообменов с середины 1970-х гг., когда начал интенсивно развиваться процесс антропогенного эвтрофирования Ладожского озера, который привел к резкой дестабилизации функционирования экосистемы во второй половине 1990-х гг. [41]. Это является свидетельством сложности проявления последствий антропогенного воздействия и эвтрофирования в таком огромном водоеме, как Ладога.

Наблюдаемая картина позволяет предположить, что в Ладожском озере повторился сценарий изменения экосистемы оз. Констанц (другого глубокого большого озера), где повсеместное распространение мейобентосных видов-индикаторов эвтрофных условий и большие количества диапаузирующих циклопов отражают длительную историю сильного эвтрофирования [27]. В то же самое время другие виды Harpacticoida и Ostracoda, предпочитающие олиготрофные условия и доминировавшие ранее, также обитают в профундальной зоне этого озера [27]. Это же было характерно и для Ладожского озера в 1998–2004 гг.

Таким образом, в огромном Ладожском озере в конце 1990-х гг. и в начале XXI в. шли разнонаправленные процессы. В целом озеро достигло мезотрофного статуса и приобрело отдельные черты эвтрофного водоема. В то же время в более динамичной южной части озера в результате снижения антропогенной нагрузки наблюдались определенные и устойчивые признаки улучшения озерной среды: появились виды из состава мейобентоса (гарпактициды и остракоды), характерные для ненарушенных биотопов озера, то есть протекал процесс олиготрофирования [29].

Продолжившиеся исследования мейобентоса показали, что с 2007 г. происходило снижение количественных показателей развития мейобентоса и резкое сокращение или полное исчезновение скоплений диапаузирующих циклопов в открытых районах Ладожского озера (табл. 2, рис. 7). Структура сообщества (рис. 7) стала близка к той, которая наблюдалась до 1990-х гг., то есть до резкой дестабилизации экосистемы озера.

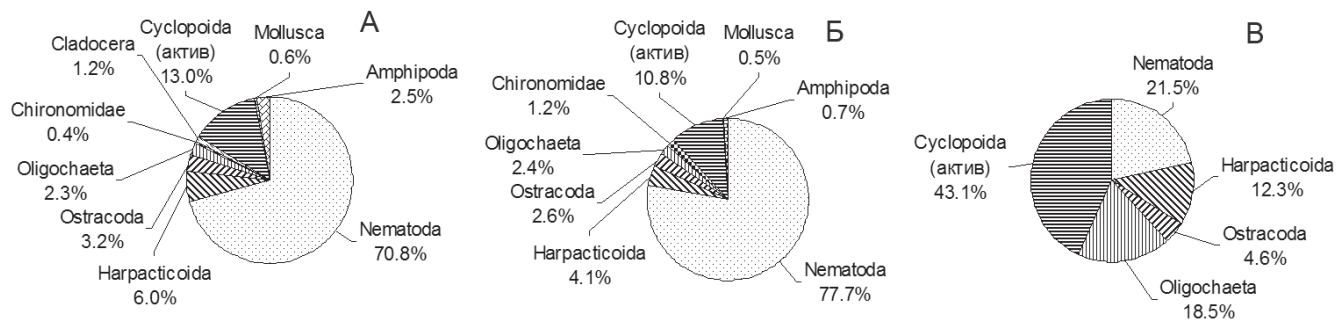


Рис. 5. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (1983 г.)

Табл. 2

Численность (тыс. экз./м², над чертой) и биомасса (г/м², под чертой) мейобентоса на станциях в центральной и глубоководной зонах Ладожского озера

Станция/координаты	Глубина, м	1983	2003	2004	2007	2008	2009	2016	2017
55/(60°47,2' с. ш.; 31°32,1' в. д.)	65	39,3	424,0	193,6	15,2	5,2	24,8	—	12,0
		1,06	5,54	3,10	0,19	0,03	0,36		0,05
82/(60°59,0' с. ш.; 31°10,3' в. д.)	60	13,9	128,5	95,5	13,2	11,2	8,4	22,9	4,8
		0,19	2,63	1,68	0,20	0,16	0,54	0,91	0,10
105/(61°21,4' с. ш.; 30°44,7' в. д.)	190	2,1	56,8	15,5	8,8	—	2,4	5,2	0,8*
		0,11	2,88	0,66	0,22		0,16	0,14	0,001

Примечание: «—» – данные не получены; * – представлены данные для ст. 109 (глубина – 210 м).

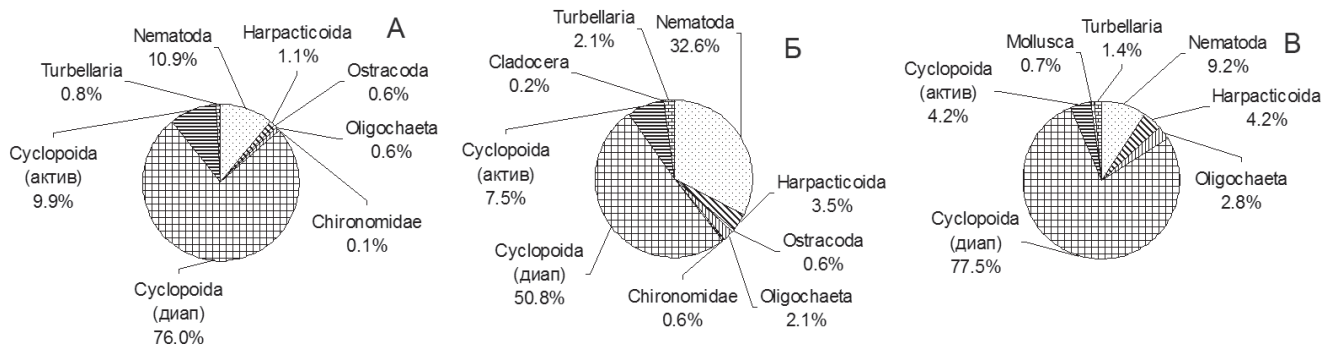


Рис. 6. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (2003 г.)

Табл. 3

Численность (экз./м²) активных и диапазирующих Cyclopoida мейобентоса на станциях в центральной и глубоководной зонах Ладожского озера

Станции	Состояние циклопов	1983	2003	2007	2016
55	Активные	5100	41980	1200	1800*
	В диапаузе	0	322240	0	0
82	Активные	1500	9750	2400	2000
	В диапаузе	0	65280	400	0
105	Активные	900	2390	3200	1600
	В диапаузе	0	44020	0	0

Примечание: * – приведены данные за 2017 г.

Возникает вопрос, почему в определенный период развития экосистемы Ладожского озера, характеризующийся дестабилизацией озерных процессов [41], стали образовываться скопления диапаузирующих циклопов, то есть происходил уход копепоидов планктонных циклопов от неблагоприятных условий в донную диапаузу? Очевидно, ответ следует искать в закономерностях трансформации озерного растворенного органического вещества (РОВ), прежде всего гуминового вещества. Высказана вполне обоснованная гипотеза [41, 42] о том, что сформировавшаяся к концу XX в. специфическая активность биоты способствовала, при дефиците доступных форм фосфора в воде, пополнению запаса фосфора, потребляемого фито- и бактериопланктоном, частично через разрушение консервативной, высокомолекулярной фракции РОВ.

Способность гуминового вещества образовывать водорастворимые комплексы с ионами и гидроксидами металлов хорошо документирована и обобщена в [45]. При этом ионные формы связи (гетерополярные) гуминовых веществ с металлами относительно слабы и способны разрываться, например, в процессе биохимической трансформации.

Установлено [19], что в состав гуминового вещества Ладожского озера наряду с биогенными элементами входят такие металлы, как железо, алюминий, марганец, медь, магний. Авторы этой работы констатируют, что в процессе многоступенчатого процесса биохимической трансформации из состава гуминового вещества могут выделяться биогенные элементы и металлы. Биогенные элементы в дальнейшем могут поддерживать развитие процесса эвтрофирования [20], а высвободившиеся металлы, как мы предполагаем, могли оказать негативное воздействие на планктонных циклопов, переключив их жизненный цикл на вариант с наличием диапаузы в бентали.

Помимо ухудшения условий существования, связанных, например, с загрязнением и эвтрофированием водных местообитаний и возникновением дефицита кислорода, в индукции диапаузы у ракообразных могут участвовать такие факторы, как трофические условия, фотопериод, температура, пресс хищников [1]. При этом прерывание активного развития диапаузой у циклопов с формированием скоплений диапаузирующих копепоидов в бентали является хорошо установленной характерной чертой эвтрофируемых озерных экосистем, часто с дефицитом кислорода в придонных горизонтах [1, 24, 27, 31, 58]. Очевидно, что в условиях Ладожского озера тем фактором из числа индукторов диапаузы, который вызывает формирование аномальных для открытой Ладоги скоплений диапаузирующих циклопов, мог стать только тот, что ухудшает условия обитания планктонных циклопов. Таким фактором, по нашему мнению, явилось высвобождение металлов из трансформируемого комплекса растворенного органического вещества в Ладожском озере.

В табл. 4 показаны средние концентрации металлов в воде Ладожского озера в период 1990–2000 гг., во второй половине которого, по всей видимости, началось активное трансформирование комплекса РОВ [19, 40, 42], и в годы, когда формирование скоплений диапаузирующих копепоидов прекратилось. Из данных видно, что в 2006–2007 гг. для озера были характерны существенно более низкие концентрации металлов, чем в предшествующий период.

Обращает на себя внимание тот факт, что в 1990–2000 гг. средние концентрации металлов в воде озера не превышали ПДК для водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования¹, но превышали ПДК для воды ры-

¹ ГН 2.1.5.1315-03. URL: http://www.geofaq.ru/art/resources/eco/PDK_ryboh_99.doc (дата обращения: 26.05.2018).

Табл. 4

Средние концентрации металлов (мкг/л) в воде лимнических зон Ладожского озера в 1990–2000 гг. (по [60]) и в период прекращения образования скоплений диапаузирующих циклопов (2006–2008 гг.) (по [50])

Элемент/ПДК/ПДКрх (мкг/л)	Прибрежная зона		Деклинальная зона		Пр + Упр зоны	
	1990–2000	2006/2007	1990–2000	2006/2007	1990–2000	2006/2007
Fe/300/100	170	72/72	103	58/41	78–84	43/38
Al/200/40	66	33/36	39	27/23	29–31	24/18
Mn/100/10	15	4,4/7,8	5	3,8/2,9	2–3	1,5/1,7
Cu/1000/1	7	7,2*	9	4,2*	6–8	3,5*

Примечание: * данные 2008 г.; Пр + Упр – прибрежная + ультрапрофундальная зоны; ПДК – предельно допустимые концентрации химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования; ПДКрх – предельно допустимые концентрации вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов.

бохозайственных водоемов². Это превышение сохранилось для меди и в 2006–2007 гг., в то время как уровни железа, алюминия и марганца стали ниже ПДК для рыбохозяйственных водоемов. При этом следует отметить, что большая часть металлов в воде Ладожского озера находится в связанной форме. Так, согласно [59], на связанные формы (в том числе в составе гуминового комплекса) в Ладоге приходилось до 99,5% растворенного железа, до 99% растворенного алюминия, до 50% растворенного марганца.

Известно, что токсичность тяжелых металлов и их биодоступность для гидробионтов определяются не столько их абсолютным содержанием, сколько формой, в которой они присутствуют в воде. Так, металлы в ионной форме более токсичны для водных организмов, чем большинство металлов, связанных в комплексные соединения с органическими веществами естественного происхождения (в том числе в составе гуминового комплекса) [12, 21, 38, 46, 64]. Поэтому отрицательное (токсическое) воздействие на планктонных циклопов могли оказать только металлы, которые высвобождались в ионной форме при биокаталитическом окислении гуминового вещества в Ладожском озере [19] в период экосистемной дестабилизации [40, 43].

В ходе биокаталитического окисления высвобождающиеся ионы металлов могли привести к своеобразной внутренней интоксикации водной толщи озера, на что и прореагировали планктонные циклопы, перестроив свой жизненный цикл в вариант, когда он протекает с уходом копепоидов в донную диапаузу (в основном на стадии IV) для избегания токсических эффектов трансформации РОВ (рис. 8).

Интересен вопрос, какие уровни содержания металлов в среде достаточны для индукции состояния диапаузы у циклопов? Однако, к сожалению, на сегодняшний день подобные исследования отсутствуют. Показано, что в случае меди и цинка 48-часовые ЛД₅₀ для *Eudiaptomus padanus* (Burckhardt) составили 0,5 мг/л, а для *Cyclops abyssorum* – 2,5 и 5,5 мг/л [60]. Также в отношении марганца сообщается [7], что ракообразные (дафнии и циклопы) погибают при концентрации 1 мг/л. Конечно же, эти концентрации намного превышают те, которые наблюдаются (по меди и марганцу) в Ладожском озере, а летальные дозы не имеют никакого отношения к тем концентрациям металлов, при которых могут проявляться популяционные компенсаторные эффекты, например, такие как разрыв жизненного цикла с индукцией диапаузы у копепоидных форм.

² Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. 304 с. URL: <http://www.gostrf.com/normadata/1/4293833/4293833060.pdf>.

Прекращение образования массовых скоплений диапаузирующих циклопов в центральной и глубоководной частях Ладожского озера (после 2006–2007 гг.), возможно, свидетельствует о существенном снижении уровня и замедлении темпов трансформации озерного гуминового комплекса с разрывом химических связей и образованием гуминового вещества с меньшей молекулярной массой и низкомолекулярных соединений, а также о прекращении поступления металлов в биоактивной форме в воду.

Завершение образования скоплений диапаузирующих циклопов и снижение количественных показателей мейобентоса может указывать на переход экосистемы озера в более благоприятное состояние, отражать стабилизацию протекания озерных процессов и уменьшение/прекращение разрушения основного пула РОВ, прежде всего гуминового комплекса. По-видимому, после периода дестабилизации экосистемы (1998–2004 гг.) в ходе деэвтрофирования на первый план в качестве основных регуляторов функционирования экосистемы (в частности, высвобождения и потребления фосфора) вышли внутриводоемные процессы, что является особенностью нового периода в развитии Ладожского озера. Особенностью этого постмезотрофного периода в состоянии экосистемы Ладожского озера является, в частности, то, что ее эволюция приобрела «гистерезисный» характер при возвращении экосистемы в менее трофное состояние [44].

Представляет интерес проанализировать, как вели себя другие параметры, характеризующие состояние экосистемы Ладожского озера, в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.), когда в профундальных биотопах наблюдалось образование скоплений диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов из-за внутренней интоксикации экосистемы озера ионами металлов, последовавшей за разрушением консервативной высокомолекулярной фракции РОВ.

В табл. 5–8 представлены только те параметры лимнологических зон, горизонтов и сезонов, для которых были получены статистически значимые различия между периодом экосистемной дестабилизации и предыдущим периодом.

Таким образом, кроме структурной перестройки мейобентосного сообщества для периода экосистемной дестабилизации статистический анализ изменений характеристик озерной среды выявил следующие важные тенденции:

а) прибрежная зона: увеличение бактериальной численности, увеличение концентрации органического вещества, увеличение плотности олигохет;

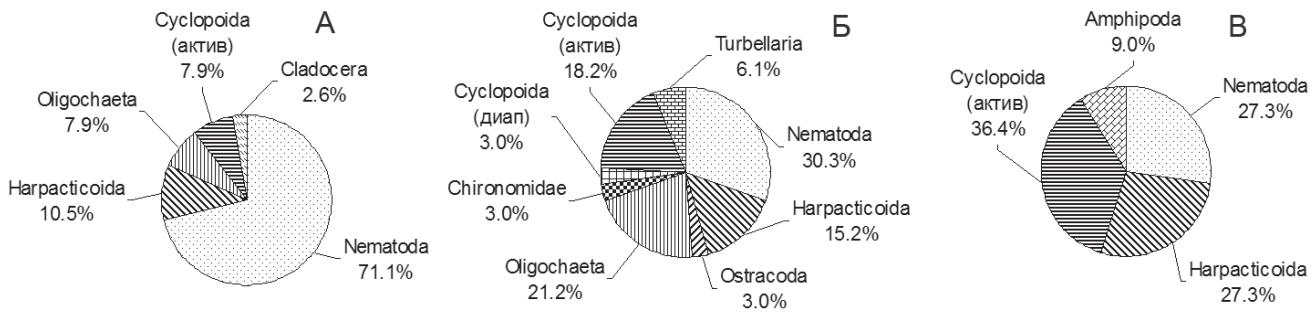


Рис. 7. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (2007 г.)

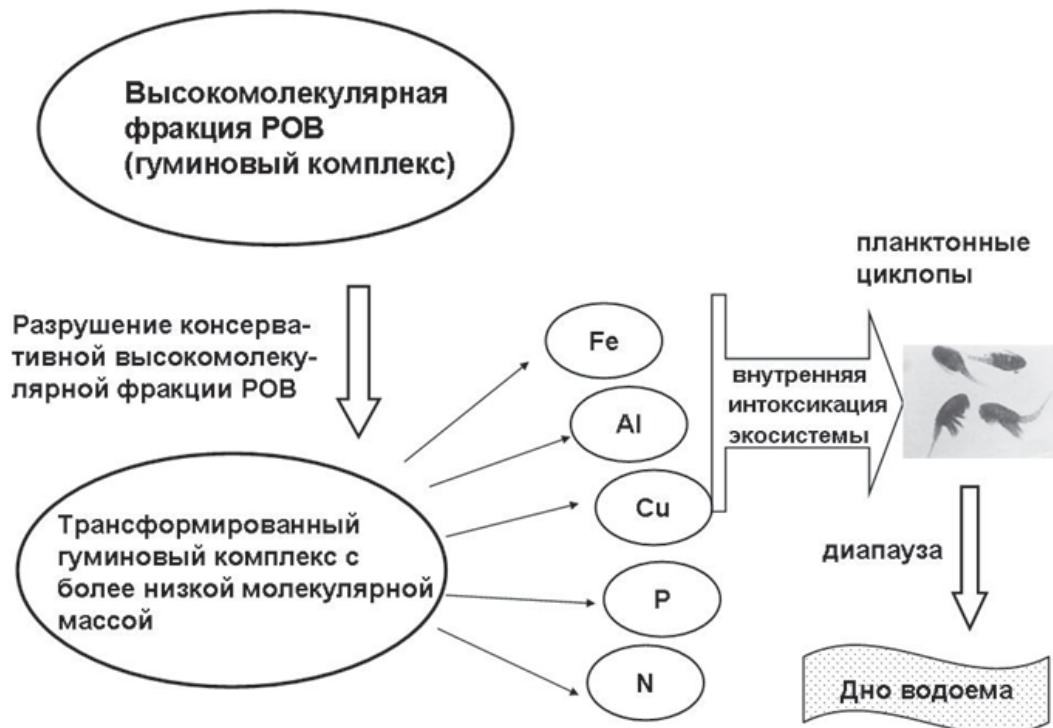


Рис. 8. Разрушение консервативной высокомолекулярной фракции РОВ с высвобождением биогенных элементов и металлов, приводившее к формированию скоплений диапаузирующих циклопов в Ладожском озере в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.)

б) деklinальная зона: увеличение концентрации общего фосфора, уменьшение концентрации кислорода, увеличение численности и биомассы олигохет, амфипод и всего бентоса;

в) профундальная зона: уменьшение бактериальной численности; увеличение концентрации общего фосфора; уменьшение концентрации органического вещества, увеличение плотности олигохет;

г) ультрапрофундальная зона: уменьшение концентрации лабильного органического вещества; увеличение концентрации хлорофилла; уменьшение концентрации кислорода, увеличение численности и биомассы

олигохет и всего бентоса, увеличение концентрации общего фосфора.

Обращает на себя внимание увеличение показателей количественного развития макробентоса, особенно в деklinальной зоне, в основном за счет амфипод. Увеличение их численности и биомассы может быть напрямую связано с формированием скоплений диапаузирующих циклопов, которые входят в рацион питания, например, монопореи (*Monoporeia affinis* (Lindstrom)) [24]. Олигохеты (в основном безвыборочные глотатели) также, очевидно, могут потреблять циклопов в состоянии полной диапаузы.

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в прибрежной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2004		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Прибрежная зона, поверхность, лето								
$N_{бак}$, 10^6 кл/мл	2,63	0,30	1,61	0,15	2,948	<0,01	61	Снижение
$N_{бак-рпа}$, 10^3 кл/мл	1,14	0,46	0,46	0,07	2,037	<0,05	34	Снижение
$N_{зп}$, экз./м ³	105269	13240	41142	3648	3,081	<0,01	66	Снижение
ТОС, мг/л	10,09	0,35	11,94	0,70	2,646	<0,01	85	Повышение
Прибрежная зона, поверхность, осень								
Т, °С	8,34	0,54	10,84	0,40	3,847	<0,001	53	Повышение
O ₂ , мг/л	10,80	0,13	10,01	0,15	3,673	<0,001	50	Снижение
ТОС, мг/л	8,12	0,36	9,95	0,67	2,110	<0,05	51	Повышение
ЛОС, мг/л	0,70	0,13	0,44	0,06	2,200	<0,05	26	Снижение
Прибрежная зона, слой 5–15 м, лето								
$N_{бак}$, 10^6 кл/мл	2,52	0,36	1,47	0,19	2,268	<0,05	41	Снижение
ТОС, мг/л	9,21	0,31	10,47	0,68	1,837	<0,05	72	Повышение
$N_{ол}$, экз./м ²	697	96	979	110	1,960	<0,05	106	Повышение
Прибрежная зона, слой 5–15 м, осень								
Т°С	8,57	0,90	10,95	0,49	2,648	<0,05	31	Повышение

Примечание: (X – среднее, SE – стандартная ошибка среднего, Т – вычисленное значение t-критерия, р – уровень значимости, n – число измерений); обозначения параметров расшифрованы в разделе «Материал и методы».

Этим можно объяснить увеличение количественных показателей олигохет.

В начале постмезотрофного периода (примерно с 2007 г.) состояние экосистемы озера маркируется прекращением образования скоплений диапаузирующих копеподитов планктонных циклопов в донных биотопах профундали и возвращением структуры и количественных показателей мейобентоса к тому, что наблюдалось в олиготрофный период состояния экосистемы озера.

Проведенные в последующие годы исследования всех сообществ открытой зоны Ладожского озера не выявили никаких тенденций ухудшения качества озерной среды. Более того, полученные данные говорят, в целом, о стабильном состоянии озера и даже об улучшении качества его вод.

Характеристика развития отдельных сообществ гидробионтов в Ладожском озере

Открытая часть

В этом подразделе будут представлены данные по основным сообществам гидробионтов озера, из которых последние получены в 2016 г. и частично в 2017 г. Новейшие полученные данные, рассмотренные в сравнительном аспекте, позволяют выявить направленность происходящих в озере изменений в самих отдельных сообществах и оценить экологическое состояние водоема в целом.

Фитопланктон

Исследования фитопланктона в последние годы показали, что значения численности, биомассы и

Табл. 6

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в деклинальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Деклинальная зона, поверхность, лето								
O ₂ , %	101,36	0,95	98,21	0,87	2,195	<0,05	84	Снижение
P, мкг/л	18,91	0,91	22,22	1,48	2,007	<0,05	85	Повышение
Деклинальная зона, поверхность, осень								
pH	7,52	0,03	7,41	0,03	2,804	<0,01	37	Снижение
T, °C	8,49	0,49	10,92	0,48	3,655	<0,001	37	Повышение
O ₂ , мг/л	10,67	0,13	9,95	0,15	3,624	<0,001	37	Снижение
LOC, мг/л	0,60	0,11	0,35	0,06	2,249	<0,05	18	Снижение
Деклинальная зона, слой 10–15 м, лето								
O ₂ , мг/л	9,91	0,17	9,28	0,23	2,093	<0,05	65	Снижение
O ₂ , %	95,28	1,21	90,56	2,04	2,074	<0,05	64	Снижение
P, мкг/л	17,82	0,74	21,07	1,51	2,145	<0,05	60	Повышение
Деклинальная зона, слой 10–15 м, осень								
pH	7,50	0,04	7,36	0,05	2,355	<0,05	21	Снижение
T, °C	7,64	0,38	9,91	0,79	2,867	<0,01	22	Повышение
O ₂ , мг/л	10,70	0,14	10,01	0,26	2,637	<0,05	21	Снижение
Деклинальная зона, слой 15–50 м, лето								
P, мкг/л	18,85	0,63	21,50	1,20	2,197	<0,05	62	Повышение
N _{MB} , экз./м ²	1461	146	2726	283	4,227	<0,001	139	Повышение
B _{MB} , г/м ²	4,51	0,52	6,84	0,76	2,637	<0,01	139	Повышение
N _{oli} , экз./м ²	488	52	931	124	3,519	<0,001	136	Повышение
B _{oli} , г/м ²	0,99	0,12	1,60	0,21	2,703	<0,01	136	Повышение
N _{amph} , экз./м ²	933	145	1517	217	2,268	<0,05	111	Повышение
B _{amph} , г/м ²	3,36	0,50	5,19	0,78	1,994	<0,05	111	Повышение
Деклинальная зона, слой 15-50 м, осень								
O ₂ , мг/л	10,94	0,18	10,17	0,18	2,794	<0,01	35	Снижение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в профундальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Профундальная зона, поверхность, лето								
$N_{\text{бак}}, 10^6$ кл/мл	1,97	0,18	1,49	0,12	2,150	<0,05	43	Снижение
$N_{\text{эл}}, \text{экз./м}^3$	127935	32917	24670	4037	2,720	<0,05	31	Снижение
pH	7,88	0,07	7,63	0,05	2,617	<0,05	49	Снижение
ЛОС, мг/л	0,86	0,08	0,65	0,09	1,877	<0,05	29	Снижение
Профундальная зона, поверхность, осень								
T, °C	7,78	0,26	9,23	0,46	2,467	<0,05	37	Повышение
П, м	3,37	0,18	3,88	0,16	2,235	<0,05	18	Повышение
P, мкг/л	17,14	0,76	19,35	0,80	1,972	<0,05	34	Повышение
Профундальная зона, слой 10–25 м, лето								
P, мкг/л	16,30	0,47	20,57	0,83	4,901	<0,001	85	Повышение
Профундальная зона, слой 40–80 м, лето								
$V_{\text{фито}}, \text{мг/л}$	0,21	0,04	0,10	0,02	2,519	<0,05	35	Снижение
ТОС, мг/л	7,69	0,21	6,72	0,51	2,073	<0,05	88	Снижение
P, мкг/л	17,18	0,87	21,06	1,28	2,571	<0,05	85	Повышение
$V_{\text{ол}}, \text{г/м}^2$	0,85	0,13	1,36	0,18	2,322	<0,05	48	Повышение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

хлорофилла-а (например, в 2015 г. средний уровень хлорофилла-а для озера составил $5,1 \pm 0,9$ мкг/дм³) в озере находятся в пределах многолетних колебаний этих параметров, что позволяет охарактеризовать Ладожское озеро в летний период как мезотрофный водоем. Большинство исследованных станций относится к 1-му классу качества воды, немногие – ко 2-му классу.

Характер развития фитопланктона в весенний период (май) проиллюстрирован на рис. 9. В начале мая активная вегетация водорослей может происходить лишь в мелководной области, где температура воды колеблется от 5 до 8 °C. В диапазоне этих температур и при активной турбулентности воды абсолютные доминанты в сообществе представлены, как правило, диатомовыми водорослями с преобладанием *Aulacoseira islandica* (O. Mull.) Sim. По мере дальнейшего прогревания водных масс озера граница термобара смещается к большим глубинам,

и в сообществе наряду с диатомеями растущий вклад в биомассу вносят криптофитовые водоросли (*Cryptomonas erosa* Ehr., *Cryptomonas sp.*; *Rhodomonas lacustris* Pascher et Ruttner in Pascher & Lemmermann). В течение мая в глубоководной части озера фитопланктон чрезвычайно беден и обычно представлен отдельными клетками диатомей (*Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira distans* (Ehr.) Sim., *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., *Aulacoseira subarctica* (O. Mull.) Haworth). Величины биомассы и концентрации хлорофилла-а различались между районами, разделенными термобаром, на порядок. Наибольшие уровни биомассы (2,4–4,8 г/м³) и хлорофилла-а (7,6–18,6 мг/м³) отмечались в мелководной зоне и соответствовали слабо эвтрофным условиям. В районах средних и больших глубин, перед термобаром, количественные показатели фитопланктона не превышали 0,2 г/м³ биомассы и 1,5 мг/м³ хлорофилла-а, что характеризует воды этой зоны как олиготрофные.

Табл. 8

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в ультрапрофундальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		T	p	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Ультрапрофундальная зона, поверхность, лето								
LOC, мг/л	0,94	0,10	0,62	0,06	2,658	<0,05	26	Снижение
P, мкг/л	18,62	0,69	21,78	2,01	1,931	<0,05	43	Повышение
Ультрапрофундальная зона, поверхность, осень								
Chl-a, мкг/л	0,79	0,16	1,38	0,19	2,196	<0,05	19	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 10–25 м, лето								
T, °C	7,57	0,54	9,58	0,90	2,040	<0,05	86	Повышение
Chl-a, мкг/л	2,13	0,54	3,70	0,41	2,408	<0,05	28	Повышение
O ₂ , мг/л	11,52	0,16	10,81	0,24	2,516	<0,05	86	Снижение
O ₂ , %	98,78	0,48	96,11	0,96	2,825	<0,01	86	Снижение
LOC, мг/л	0,64	0,10	0,41	0,05	2,040	<0,05	50	Снижение
P, мкг/л	16,73	0,43	19,06	1,05	2,502	<0,05	69	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 10-25 м, осень								
LOC, мг/л	0,91	0,21	0,29	0,06	3,674	<0,01	21	Снижение
Ультрапрофундальная зона, слой 25–210 м, лето								
pH	7,31	0,03	7,40	0,02	2,430	<0,05	99	Повышение
Chl-a, мкг/л	0,42	0,06	1,06	0,11	5,557	<0,001	43	Повышение
N _{бак-рпд} , 10 ³ кл/мл	0,36	0,10	0,71	0,11	2,410	<0,05	15	Повышение
O ₂ , мг/л	12,29	0,07	11,98	0,06	3,227	<0,001	100	Снижение
O ₂ , %	97,63	0,36	94,47	0,45	5,467	<0,001	99	Снижение
P, мкг/л	17,02	0,35	19,71	1,12	3,092	<0,01	83	Повышение
N _{МБ} , экз./м ²	222	52	552	132	2,067	<0,05	27	Повышение
B _{МБ} , г/м ²	0,47	0,13	1,30	0,28	2,366	<0,05	27	Повышение
N _{олп} , экз./м ²	198	42	524	130	2,063	<0,05	25	Повышение
B _{олп} , г/м ²	0,44	0,12	1,25	0,29	2,274	<0,05	25	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 25–210 м, осень								
T°С	5,19	0,16	4,50	0,07	4,449794	<0,001	66	Снижение
O ₂ , %	93,27	1,10	90,65	0,63	2,247057	<0,05	66	Снижение
LOC, мг/л	0,88	0,42	0,33	0,06	2,795776	<0,05	24	Снижение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

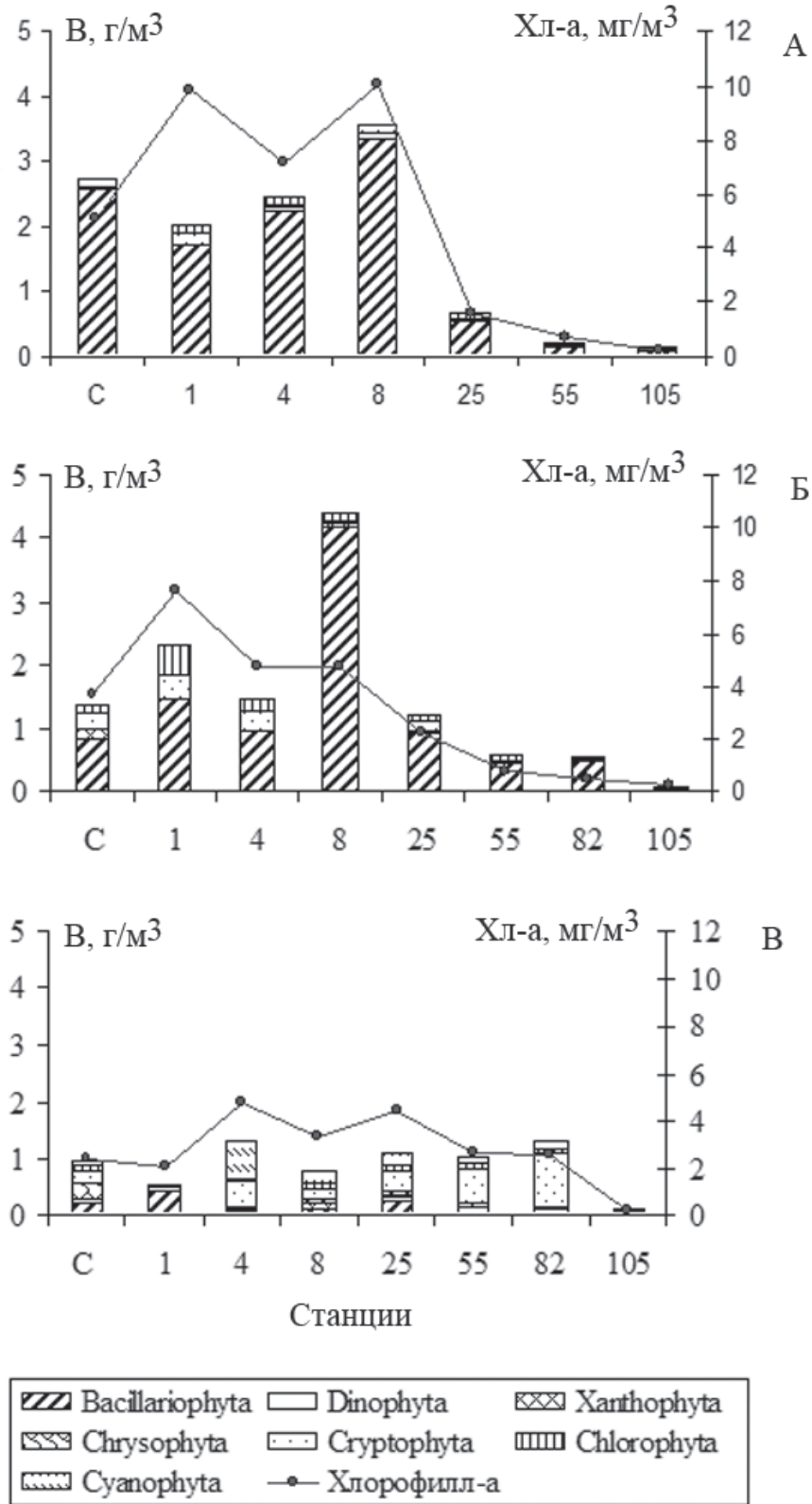


Рис. 9. Биомасса фитопланктона (В, г/м³), концентрация хлорофилла-а (Хл-а, мг/м³) в разные фазы весеннего периода: А – 3–6 мая 2007 г.; Б – 28–31 мая 2008 г.; В – 25–29 июня 2009 г.

В конце лимнологической весны обычно наблюдается выравнивание показателей количественного развития фитопланктона в озере (рис. 9 В).

На рис. 10 представлены примеры результатов оценки состояния фитопланктона в раннелетнюю, летнюю и позднелетнюю фазы вегетационного сезона. В конце июля и первую половину августа абсолютными доминантами обычно являются синезеленые водоросли с вкладом в общую биомассу от 35% на севере и до 84% на юге. На основной акватории доминантами являются *Anabaena spiroides* Kleb., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *Anabaena circinalis* (Kutz.) Hansg., *Aphanizomenon flos-aquae* (L) Ralfs, *Gomphosphaeria naegeliana* (Unger) Lemm. Содоминантами синезеленых являются криптофитовые водоросли. Их вклад в биомассу в районе средних и больших глубин колеблется от 20 до 30%. На южных мелководьях их значение меньше. Среди этой группы преобладали *Cryptomonas erosa* Ehrenberg, *Cryptomonas sp.*, *Rhodomonas lacustris*.

Сравнение наших данных по состоянию летнего фитопланктона с соответствующими результатами из литературных источников (табл. 9) показало, что, несмотря на межгодовую динамику условий среды в водоеме, продуктивность фитопланктона достаточно стабильна.

Являясь крупным глубоководным водоемом с замедленным водообменом, озеро изначально обладает

высокой устойчивостью к внешним воздействиям, а внутриводоемные процессы играют доминирующую роль в функционировании экосистемы. Структурные перестройки, которые произошли в сообществе лидирующих видов водорослей, а именно массовое развитие криптононад, также способствовали поддержанию гомеостаза системы достаточно длительное время.

Исследования 2016–2017 гг.

Более подробно будут представлены данные за 2016 г. и, частично, за 2017 г. Всего в 2016 г. в исследованных пробах было обнаружено 97 видов водорослей, относящихся к 7 отделам: синезеленые – 16, криптофитовые – 7, динофитовые – 6, золотистые – 9, диатомовые – 24, желтозеленые – 1 и зеленые – 34. Наибольшим разнообразием, как и обычно, в Ладожском озере отличались зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли (соответственно 35, 25 и 17% общего числа видов), остальные группы составляли менее 10% общего числа видов. Из табл. 10 видно, что наибольшее таксономическое разнообразие фитопланктона наблюдалось на ст. 1 в Волховской губе, а наименьшее – на ст. 38 в бухте Петрокрепость.

В июне 2017 г. в фитопланктоне Ладожского озера было обнаружено 65 видов водорослей, относящихся к 8 отделам: зеленых – 14, диатомовых – 22, синезеленых – 6, криптофитовых – 6, динофитовых – 5,

Табл. 9

Средние (медиана) и максимальные значения биомассы (В), содержания хлорофилла-а (Chl-a) в поверхностном слое и эпилимнионе Ладожского озера (июль-август 1973–2009 гг.)

Год	Поверхность					0–10 м			Источник	
	В, г/м ³		Chl-a, мг/м ³		В	Chl-a	В, г/м ³	Chl-a, мг/м ³		Число измерений
	Средн.	Макс.	Средн.	Макс.	Число измерений	Средневзвеш.	Средневзвеш.			
1973	2,1	8,2	4,6	10,0	10	10	–	–	–	[47]
1976–1979	–	–	2,8	38,9	–	–	0,6	2,6	–	[72]
1987	1,1	3,1	5,5	39,5	14	38	0,8	4,5	37	[14]
1990	1,7	2,9	5,6	10,2	6	98	–	–	–	[67, 70]
1992–1995	1,6	6,6	6,8	18,6	79	79	0,9	5,3	63	[66]
1996–1997	1,1	3,0	5,0	10,3	23	23	0,8	4,5	39	[36]
1998–1999	1,6	5,1	6,0	11,8	24	24	1,0	4,7	39	[36]
2000–2009	1,8	12,6	5,1	22,6	151	151	1,2	4,2	87	Наши данные

Примечание: «–» – данные отсутствуют.

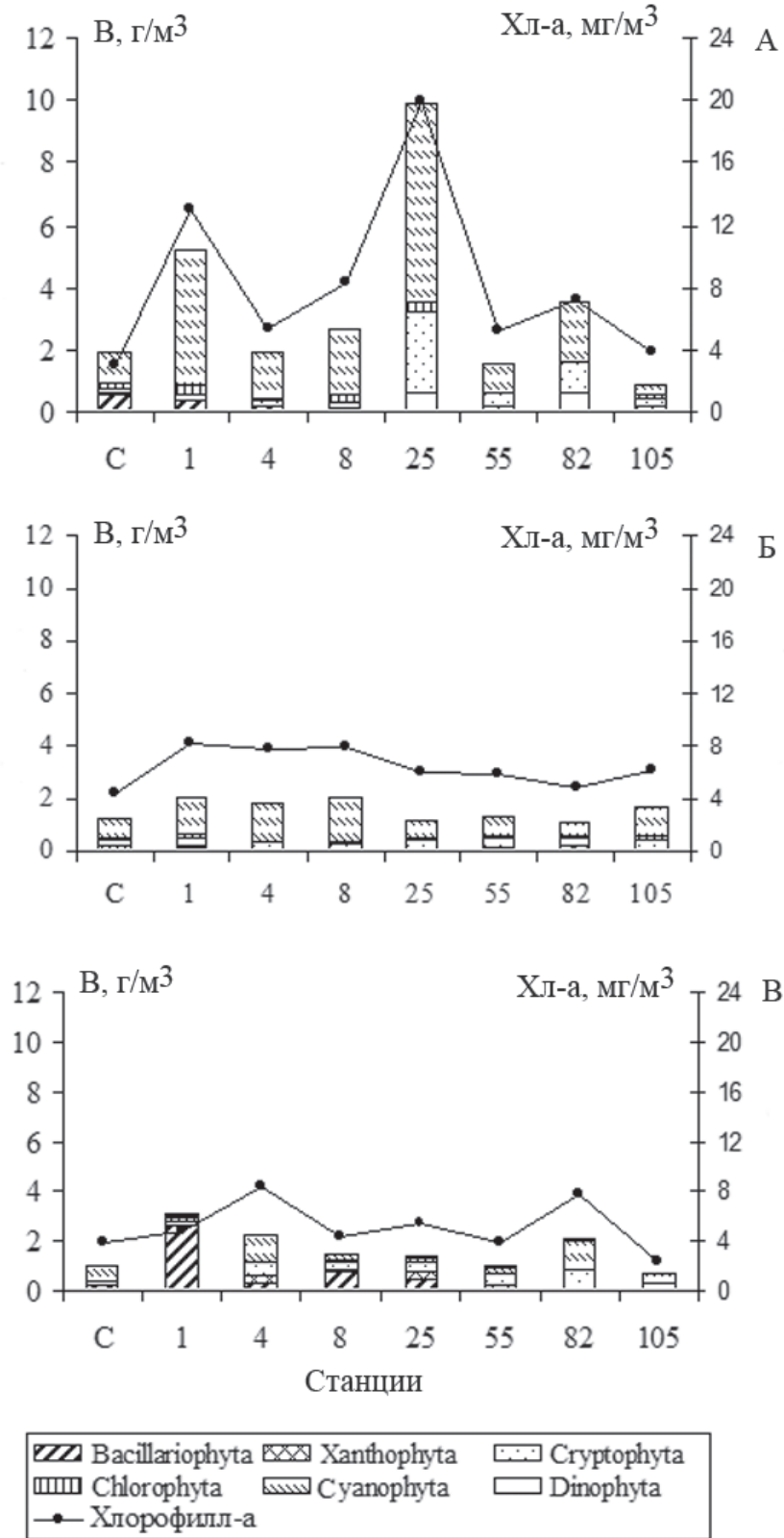


Рис. 10. Биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла-а в разные фазы летнего периода: а – 31 июля–3 августа 2006 г.; б – 11–20 августа 2008 г.; в – 27 августа–3 сентября 2005 г.

Табл. 10

Число видов основных отделов водорослей в составе фитопланктона в Ладожском озере в 2016 г.

Станция	Отделы водорослей								Всего видов
	Сине-зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Золотистые	Диатомовые	Желто-зеленые	Эвгленовые	Зеленые	
Е	2	5	2	3	3	1	0	5	21
С	5	4	3	2	2	1	0	8	25
38	3	4	1	2	0	1	0	1	12
1	11	4	1	2	8	1	0	21	48
4	4	5	3	2	1	1	0	7	23
8	5	4	0	1	3	1	0	7	21
G	5	4	1	2	5	1	0	7	25
17	3	5	1	4	7	1	0	9	30
36	3	4	2	4	5	0	0	5	23
60	3	5	1	2	6	1	0	4	22
61	3	4	0	1	4	0	0	2	14
62	4	6	1	5	11	0	0	3	30
86	2	4	0	8	6	1	0	5	26
222	2	4	3	6	12	1	0	3	31
14	3	5	3	1	1	1	0	4	18
76	3	5	1	3	5	1	0	2	20
96	3	5	3	4	6	1	0	2	24
П1	4	5	2	3	5	1	0	1	21
25	4	4	3	3	3	1	0	2	20
55	1	4	4	2	1	1	0	1	14
82	1	5	2	2	2	0	0	2	14
105	2	5	2	4	7	1	0	3	24

желтозеленых – 1, золотистых – 10 и эвгленовых – 1. Наибольшим разнообразием, как и в июне 2013 г., отличались диатомовые, зеленые и золотистые водоросли (соответственно 34, 22 и 15% общего числа таксонов), остальные группы составляли менее 10% общего числа таксонов. Максимальное число видов (30) было обнаружено в Волховской губе (ст. 1), а минимальное (4 вида) – на ст. 105.

В конце июня 2016 г. температура воды на станциях Ладожского озера изменялась от 10 (ст. 105 и 222) до

22 °С (ст. 1). То есть благодаря ранней и теплой весне в конце июня на озере уже не было зоны термобара, что обычно происходит примерно на месяц позже. Таким образом, поздневесенний комплекс фитопланктона (*Asterionella formosa* Hassall и криптомонады) существовал только на двух исследованных станциях (105 и 222), а на остальной исследованной части озера развивались водоросли, характерные для летнего периода.

Основную роль в фитопланктоне играли 18 видов водорослей из 7 отделов, то есть они были доминантами

или субдоминантами на какой-либо из исследованных станций. Из синезеленых водорослей это *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena circinalis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenkin, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Microcystis wesenbergii* (Kom.) Starmach, *Microcystis viridis* (A. Braun) Lemmermann и *Microcystis reinboldii* (Richter) Forti. *Aphanizomenon flos-aquae* – они доминировали на большинстве исследованных станциях, за исключением ст. 1 и станций, где температура воды была менее 13 °С (это ст. 222, 86, 82 и 105). Виды рода *Anabaena* были обильны в Волховской губе и на ст. 25. Вид *Woronichinia naegeliana* доминировал в губе Петрокрепость. *Planktothrix agardhii* входил в доминантный комплекс фитопланктона на отдельных станциях вдоль западного (ст. 60) и восточного (ст. П1) берегов. Виды рода *Microcystis* наибольшего развития достигали в районе Волховской губы (ст. 1). Как обычно, летом в Ладоге массово вегетировали криптофитовые водоросли – виды рода *Cryptomonas* (*Cryptomonas* sp. # 10–13×17–25µm, *Cryptomonas* sp. # 14–17×26–33µm) и *Rhodomonas lacustris*. Эти водоросли являлись доминантами практически на всех исследованных станциях (кроме ст. Е и 8). В районе бухты Петрокрепость, как и в прошлом году, в доминирующий комплекс фитопланктона входил крупный представитель динофитовых водорослей *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin. Из золотистых водорослей в районе восточного берега и на северо-западе преобладал вид *Uroglena americana* G.N. Calkins. Среди диатомовых водорослей наибольшего развития достигали виды *Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira formosa* и *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing. В основном диатомеи были обильны вдоль западного берега и в районе северной глубоководной части озера. Желтозеленая водоросль *Tribonema affine* (Kützing) G.S. West входила в доминантный комплекс фитопланктона в бухте Петрокрепость, в Волховской и в Свирской губах. На многих исследованных станциях в качестве субдоминанта выступала крупная хлорококковая водоросль *Botryococcus braunii* Kützing.

Вклад основных систематических групп водорослей в общую численность фитопланктона исследуемых станций представлен на рис. 11. Как обычно, летом по численности преобладали синезеленые (до 87% общей численности фитопланктона) и криптофитовые (до 80%) водоросли. Золотистые водоросли достигали 52% общей численности фитопланктона на северо-западе озера. В районе западного берега были также многочисленны диатомовые водоросли. Общая численность водорослей по станциям различалась на порядок, от 1815 до 18014 тыс. кл./л.

Максимальная численность водорослей отмечена в Волховской губе (ст. 1) за счет вклада в сообщество мелкоячеичных колониальных синезеленых водоро-

слей (табл. 11), видов *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Microcystis grevillei* (Berkeley) Elenkin и *Microcystis viridis*. Минимальная численность фитопланктона была обнаружена в бухте Петрокрепость (ст. Е).

Вклад основных систематических групп водорослей в общую биомассу фитопланктона исследуемых станций представлен на рис. 12.

По биомассе на всех исследованных станциях, за исключением ст. 8, доминировали криптофитовые водоросли (15–82% общей биомассы фитопланктона) с характерными для летнего ладожского планктона видами рода *Cryptomonas* (*Cryptomonas* sp. # 10–13×17–25µm, *Cryptomonas* sp. # 14–17×26–33µm) и *Rhodomonas lacustris*. Синезеленые водоросли входили в доминантный комплекс фитопланктона в бухте Петрокрепость (30–62% общей биомассы), в Волховской губе (32–64%), в Свирской губе (35%), в районе восточного берега (36–61%), на отдельных станциях западного берега и на некоторых глубоководных центральных станциях (до 49%). Почти на всех станциях доминировал вид *Aphanizomenon flos-aquae*. В бухте Петрокрепость кодоминантом была *Woronichinia naegeliana*. В Волховской губе основную роль играли виды рода *Microcystis* и *Anabaena* (*A. circinalis*, *A. flos-aquae*). Золотистые водоросли (14–24%) преобладали в районе восточного берега, на ст. Е и 86. Доминировал вид *Uroglena americana*. На многих станциях озера обильно развивалась характерная для Ладожского озера желтозеленая водоросль *Tribonema affine*, составляя до 35% общей биомассы фитопланктона. Диатомеи преобладали преимущественно вдоль западного берега, достигая 49% общей биомассы фитопланктона, и в северной глубоководной части озера. Вдоль западного берега доминировали *Tabellaria fenestrata* и *Aulacoseira islandica*. На ст. 105 в доминантный комплекс фитопланктона входила поздне-весенняя диатомея *Aulacoseira formosa*. Динофитовые водоросли играли значительную роль в бухте Петрокрепость на ст. Е. Доминировал крупный вид *Ceratium hirundinella*. Зеленые водоросли доминировали на некоторых станциях бухты Петрокрепость, Волховской губы и вдоль западного берега. Преобладал, как и обычно, вид *Botryococcus braunii*.

Биомасса фитопланктона в 2016 г. изменялась от 0,43 до 2,95 мг/л. Максимальная биомасса наблюдалась на ст. 105 (северная глубоководная часть озера), а минимальная – в бухте Петрокрепость на ст. Е (табл. 11). В среднем для озера биомасса составила $1,32 \pm 0,15$ мг/л (число станций $n = 22$).

В июне 2017 г. в озере еще существовал термобар, и температура воды в этот период изменялась от 2,6 до 14 °С. Минимальная температура воды наблюдалась в глубоководном северном районе озера (ст. 105), а максимальная – на юге, в Волховской губе (ст. 1).

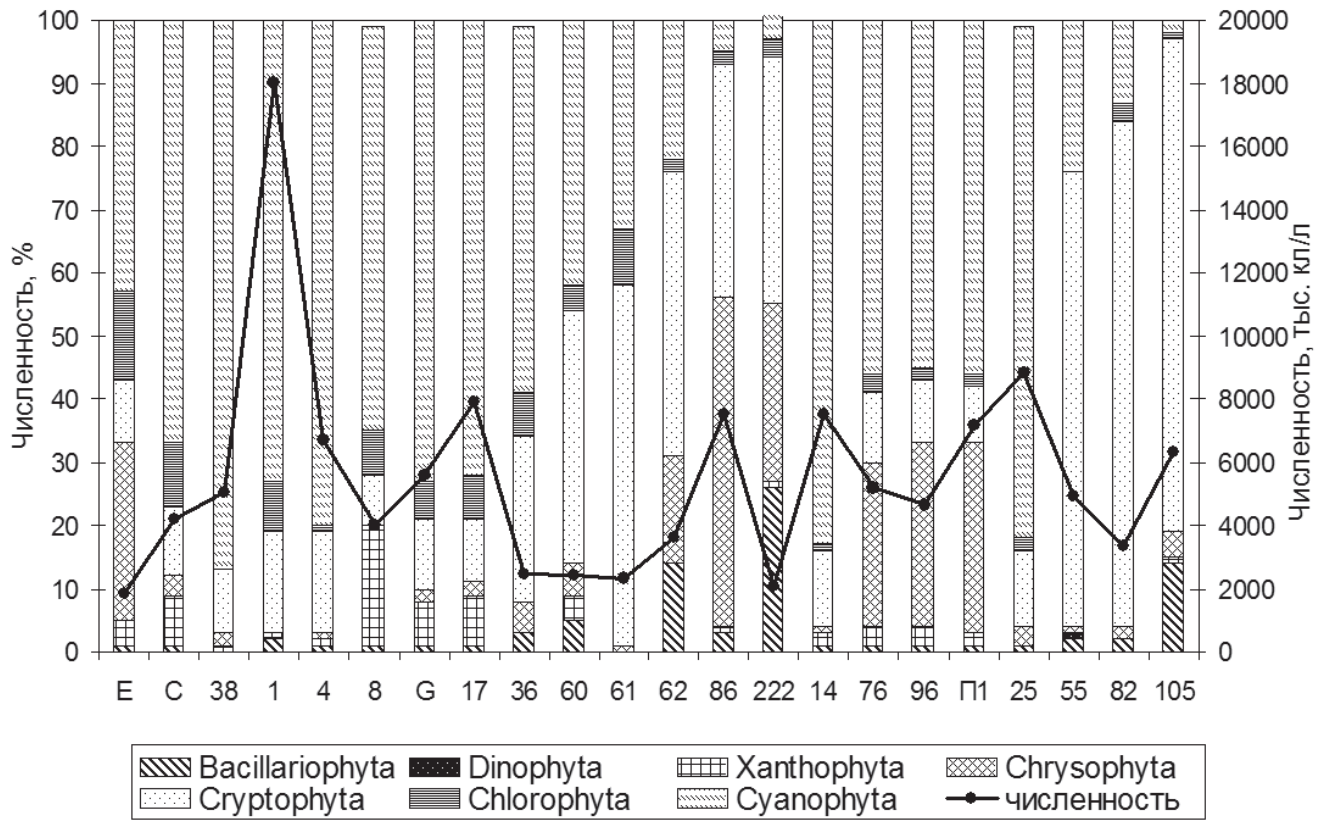


Рис. 11. Структура фитопланктона по численности на исследованных станциях Ладожского озера в 2016 г.

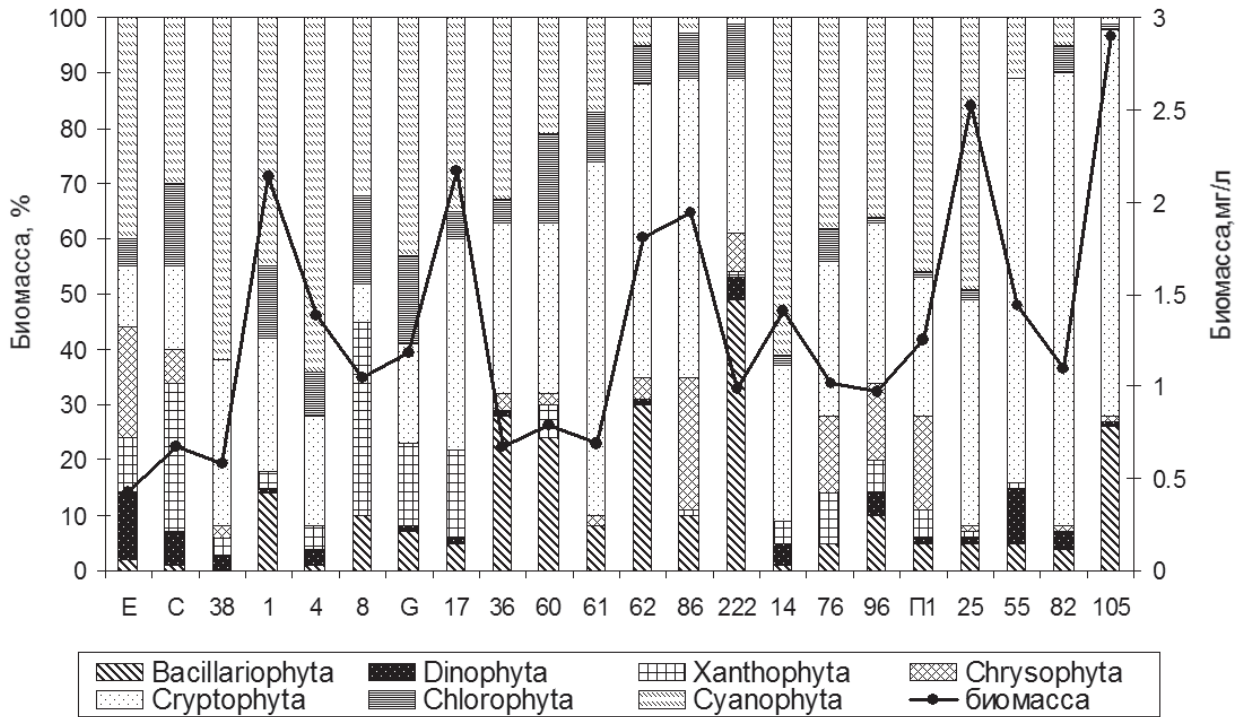


Рис. 12. Структура фитопланктона по биомассе на исследованных станциях Ладожского озера в 2016 г.

Численность (тыс. кл./л) и биомасса (мг/л) основных систематических групп водорослей на станциях Ладожского озера в июне (24–30) 2016 г.*

Станция	Сине-зеленые	Крипто-фитовые	Диа-томовые	Зеленые	Золотистые	Желто-зеленые	Дино-фитовые	Сумма
Е	786	182	8	254	502	80	6	1815
	0,172	0,048	0,008	0,023	0,086	0,040	0,086	0,427
С	2802	468	6	406	150	360	10	4202
	0,206	0,100	0,006	0,100	0,039	0,180	0,044	0,675
38	4368	502	0	4	120	40	2	5036
	0,359	0,173	0	0,008	0,012	0,020	0,008	0,580
1	13240	2822	282	1536	12	120	2	18014
	0,962	0,508	0,310	0,285	0,009	0,060	0,008	2,142
4	5360	1094	10	94	48	100	10	6716
	0,891	0,281	0,007	0,116	0,008	0,050	0,038	1,391
8	2550	336	58	294	4	740	0	3980
	0,342	0,070	0,101	0,165	0,002	0,370	0	1,050
G	4096	642	72	334	82	364	2	5592
	0,505	0,209	0,082	0,187	0,009	0,182	0,002	1,176
17	5698	776	72	544	128	680	2	7900
	0,778	0,819	0,104	0,101	0,018	0,340	0,008	2,168
36	1436	638	80	172	130	0	4	2460
	0,222	0,209	0,186	0,031	0,017	0	0,010	0,675
60	1020	960	124	106	124	90	2	2426
	0,169	0,242	0,194	0,124	0,014	0,045	0,002	0,790
61	734	1304	30	202	32	0	0	2302
	0,117	0,439	0,055	0,060	0,016	0	0	0,687
62	784	1610	500	74	618	0	8	3594
	0,096	0,964	0,553	0,118	0,071	0	0,012	1,814
86	412	2764	250	160	3910	20	0	7516
	0,058	1,046	0,187	0,160	0,476	0,010	0	1,937
222	78	802	526	50	580	10	8	2054
	0,012	0,277	0,484	0,104	0,066	0,005	0,042	0,990
14	6248	916	40	106	82	112	8	7512
	0,868	0,389	0,008	0,021	0,013	0,056	0,056	1,411
76	2858	568	68	162	1364	180	2	5202
	0,387	0,288	0,053	0,058	0,140	0,090	0,008	1,024
96	2534	478	40	88	1366	120	6	4632
	0,350	0,279	0,096	0,009	0,140	0,060	0,033	0,967
П1	4044	644	34	160	2164	130	8	7184
	0,575	0,317	0,052	0,008	0,218	0,065	0,012	1,247
25	7180	1100	90	202	248	32	6	8858
	1,238	1,040	0,115	0,060	0,028	0,016	0,018	2,515
55	1188	3572	102	0	44	20	28	4954
	0,158	1,043	0,076	0	0,006	0,010	0,144	1,437
82	432	2680	70	82	80	0	8	3352
	0,058	0,899	0,047	0,054	0,008	0	0,030	1,096
105	132	4984	866	104	230	16	10	6342
	0,021	2,080	0,758	0,021	0,034	0,008	0,032	2,954

Примечание: * Первая строчка – численность, вторая строчка – биомасса.

Биомасса фитопланктона на исследованных станциях изменялась от 0,01 до 2,6 мг/л. Минимальные значения биомассы наблюдались в северной холодной глубоководной части озера (ст. 105), а максимальные – в районе восточного берега (ст. 49). Средние величины биомассы для теплоинертной области озера составляли $0,24 \pm 0,14$ мг/л ($n = 4$), а для теплоактивной области озера – $1,0 \pm 0,11$ мг/л ($n = 19$).

В летний период (июль-август) биомасса фитопланктона на исследованных станциях в 2017 г. изменялась от 0,3 до 2,3 мг/л. Минимальное значение биомассы наблюдалось в районе Волховской губы (ст. 8), а максимальное – в районе восточного берега (ст. 21) и на северо-западе озера (ст. 109). Средняя величина биомассы для озера составила $1,00 \pm 0,15$ мг/л ($n = 21$).

Полученные средние для озера величины биомассы фитопланктона укладываются в пределы многолетних колебаний этого параметра для летнего периода (обычно это конец июля – начало августа) [37].

На рис. 13 показано распределение хлорофилла-а и биомассы фитопланктона в 2016 г. Концентрация хлорофилла-а изменялась от 1,42 до 8,33 мкг/л. Максимальное значение наблюдалось на ст. 86 (северо-запад озера), а минимальное – на ст. Е (бухта Петрокрепость). Среднее значение хлорофилла-а (Chl-a) для

озера составило $3,96 \pm 0,42$ мкг/л ($n = 22$). Как видно из рисунка, биомасса в целом изменялась параллельно концентрации хлорофилла-а, коэффициент корреляции: $r = 0,87, p \leq 0,01$.

В 2017 г. в июне концентрация хлорофилла-а на исследованных станциях изменялась от 0,08 до 5,6 мкг/л. Минимальное значение концентрации хлорофилла-а, как и биомассы, отмечены на ст. 105, а максимальное – на ст. 49. Средние величины концентрации хлорофилла-а для теплоинертной области озера составляли $0,47 \pm 0,24$ мкг/л ($n = 4$), а для теплоактивной области озера – $3,2 \pm 0,27$ мкг/л ($n = 19$).

В июле-августе 2017 г. концентрация хлорофилла-а на исследованных станциях изменялась от 0,83 до 7,6 мкг/л. Минимальное значение концентрации хлорофилла-а, так же как и биомассы, наблюдалось на ст. 8, а максимальное – на ст. 109. Средняя для озера величина концентрации хлорофилла-а составила $3,2 \pm 0,42$ мкг/л ($n = 21$).

Средние величины биомассы и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро как мезотрофный водоем [6, 16, 17]. В целом в настоящее время можно говорить о стабильности Ладожского озера по показателям фитопланктона.

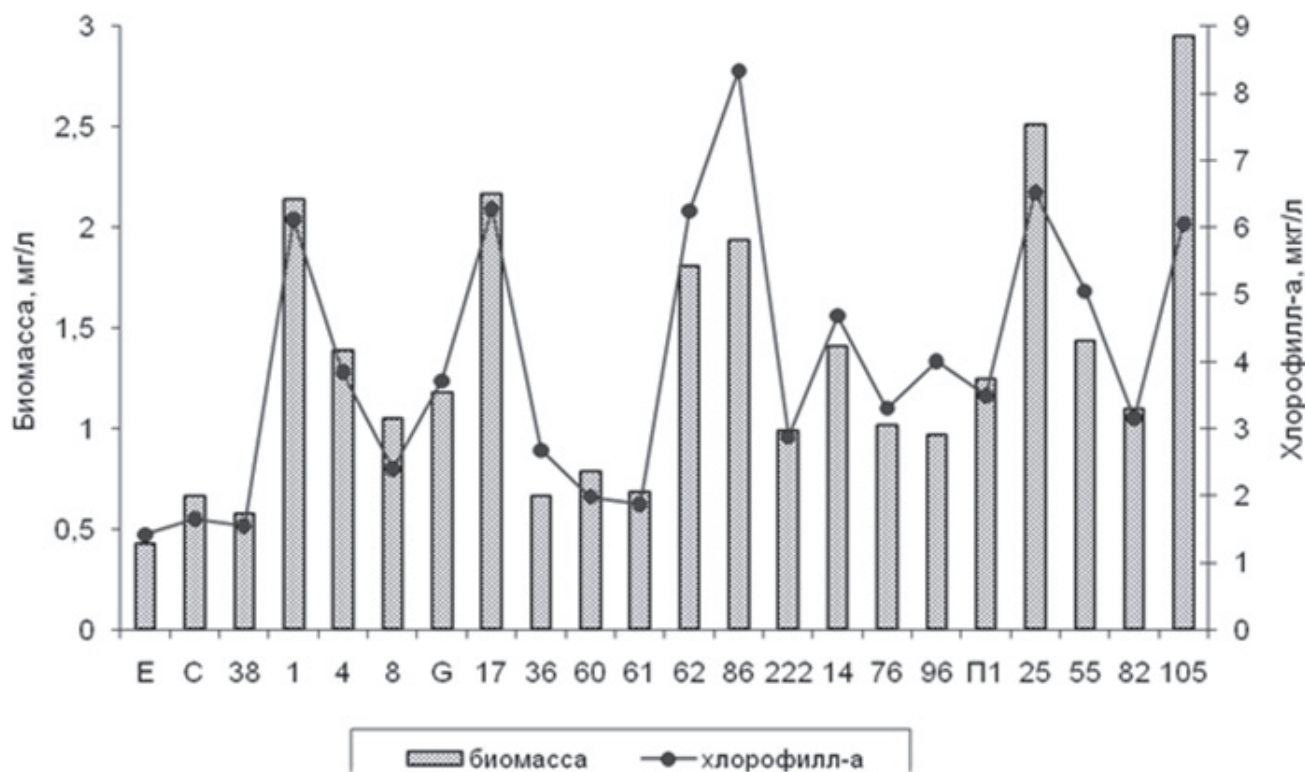


Рис. 13. Распределение биомассы фитопланктона и хлорофилла-а на станциях Ладожского озера в конце июня 2016 г.

В соответствии с ГОСТ 2761-84³ по показателю биомассы большая часть исследованных станций относится к 1-му классу качества воды, а меньшая часть – ко 2-му классу.

Бактериопланктон

Величины микробиологических параметров, полученные для Ладожского озера до 2017 г., отражают характерный уровень развития бактериального сообщества, свойственный этому водоему, – естественно, с определенными межгодовыми колебаниями (рис. 14). Межгодовые изменения среднелетних показателей общей численности бактериопланктона с 2000 г. по настоящее время менее значительны по сравнению с предшествующим периодом исследований, особенно в гипolimнионе. Максимальный разброс величин за этот период в эпи- и гипolimнионе составлял 1,7 и 1,6 раз соответственно, тогда как в 1994–1999 гг. в эпи- и гипolimнионе максимальные величины превышали минимальные в 2 и 3 раза соответственно. Еще более существенные колебания отмечались до 1994 г. Характер пространственно-временного распределения

³ ГОСТ 2761-84. Источники централизованного хозяйственно-питьевого водоснабжения Гигиенические, технические требования и правила выбора. М.: Стандартинформ; 2006.

микробиологических параметров в последние годы также характеризуется определенной стабильностью и определяется, в основном, особенностями гидрофизического режима и развития фитопланктона Ладожского озера. Судя по величинам общей численности бактериопланктона, характерной для озера в последние годы, Ладога не выходит за границу мезотрофного состояния.

Благодаря широкому диапазону адаптационных возможностей и высоким скоростям роста микроорганизмы являются одним из наиболее информативных компонентов экосистем, способным реагировать на малейшие изменения экологических условий. Микроорганизмы участвуют в круговороте биогенных элементов и играют важную роль в процессах самоочищения водоемов. За счет деструкционной деятельности микрофлоры происходит трансформация большей части энергии, поступающей в водные экосистемы с автохтонным и аллохтонным органическим веществом. Еще в середине прошлого века была выявлена тесная связь между концентрацией бактериопланктона и продуктивностью водоемов, что позволяет по уровню количественного развития этого сообщества судить о трофическом статусе водоема [22, 61].

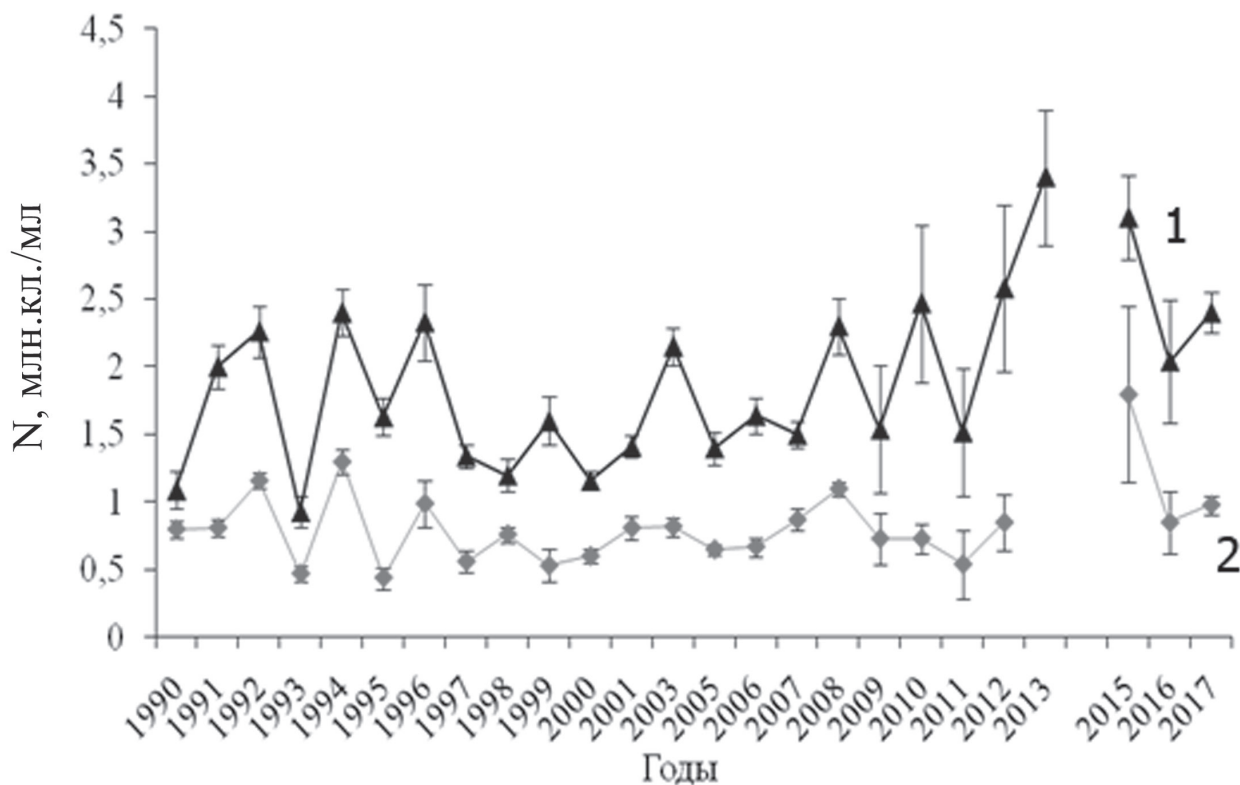


Рис. 14. Динамика общей численности бактериопланктона (N, среднелетние величины, млн кл./мл) в эпилимнионе (1) и гипolimнионе (2) Ладожского озера

Общая численность бактерий в воде является одним из основных показателей чистоты вод и трофического статуса водоемов, а также в большой степени характеризует интенсивность процессов самоочищения вод. Были установлены пределы колебаний численности бактерий, характерные для водоемов различного трофического статуса. В результате обнаружено, что среднее за вегетационный сезон количество бактериопланктона (млн кл./мл) составляет 0,2–1,4 в олиготрофных водоемах, 0,9–5,9 – в мезотрофных, 4,2–12,9 – в эвтрофных и 8,4–26,5 – в гиперэвтрофных [19]. Эти данные хорошо согласуются с величинами численности бактерий, рассчитанными по уравнению зависимости между концентрациями бактериопланктона и хлорофилла [63]. Однако нужно заметить, что определение трофического уровня водоемов производится в первую очередь по количеству фосфора и уровню развития фитопланктона, и результаты могут не всегда совпадать с таковыми по микробиологическим параметрам. Концентрация бактериопланктона, как правило, подвержена значительным сезонным колебаниям, поэтому при оценке степени эвтрофирования водоемов по общему количеству бактериопланктона лучше учитывать его сезонную динамику. Однако средние значения концентрации бактериопланктона за год или вегетационный период в стабильных водных экосистемах достаточно постоянны. Поэтому наибольшей надежностью обладают средние за вегетационный сезон величины общей численности микроорганизмов. При отсутствии систематических наблюдений на протяжении всего вегетационного сезона можно использовать данные, полученные во время наиболее показательного периода годового цикла – летней стагнации. В это время, чаще всего в июле – начале августа, в условиях максимального прогрева воды и пика развития фитопланктона обычно наблюдается и самый высокий уровень развития бактериопланктона. Поэтому наиболее репрезентативными при выявлении тенденций развития бактериального сообщества мы считаем данные, полученные в летний период при максимальных температурах воды и при наличии устойчивой температурной стратификации. Наиболее интенсивный уровень развития бактериопланктона в Ладожском озере по всем показателям за весь период исследований наблюдался в летний период.

Общая численность микроорганизмов в конце июня 2016 г. колебалась от 0,70 млн кл./мл в гипolimнионе глубоководной части озера до 4,6 млн кл./мл в поверхностном слое воды прибрежного района Ладоги (Свирская губа) (табл. 12).

Поздней весной и ранним летом общее количество бактерий в эпилимнионе наиболее мелководных районов – прибрежного и декарнального – обычно

превышает таковую в глубоководной части озера, что иллюстрируется, например, данными за 2011 и 2016 гг. (табл. 13). Как видно из табл. 13, средние величины общей численности микроорганизмов в прибрежном и декарнальном районах превышают аналогичные величины в глубоководной части озера в 1,2–3,2 раза.

В 2015 г. в гипolimнионе Ладожского озера наблюдались необычно высокие величины общей численности бактерий (рис. 14), максимальные за весь срок наблюдений, хотя и в некоторые предыдущие годы концентрация микроорганизмов в гипolimнионе была велика, особенно в 1990-е гг., в период особенно интенсивных колебаний численности бактериопланктона. В последний раз вышеуказанная величина существенно повышалась в 2008 г. Поскольку по объективным причинам мы не располагаем данными за 2014 г., невозможно определить, являлись ли данные 2015 г. отражением продолжения поступательного роста численности бактерий в гипolimнионе с 2013 г., или же речь шла лишь об особенностях этого года. В 2016 и 2017 гг. общая численность бактерий снижалась по сравнению с 2015 г. и приближалась к таковой в 2008, 2010 и 2012 гг. В 2017 г. концентрация микроорганизмов несколько повысилась по сравнению с 2016 г. как в эпи-, так и в гипolimнионе, но это повышение укладывается в пределы нормальных межгодовых колебаний. Кроме того, это может объясняться тем, что в 2017 г. пробы отбирались в период максимальных температур воды и интенсивности развития фитопланктона (конец июля – начало августа), тогда как в 2016 г. – в начале лета (конец июня). Судя по результатам исследований 2016–2017 гг., высокие величины общей численности микроорганизмов в 2015 г. не являлись продолжением роста численности бактерий в гипolimнионе с 2013 г., а свидетельствовали об особенностях 2015 г.

Средние величины общей численности микроорганизмов в отдельных районах Ладоги представлены в табл. 13. Пробы в 2011 г. отбирались в середине июня, когда в озере еще существовал термический бар и концентрация бактериопланктона в глубоководных районах была низка (в 2–3 раза ниже, чем в 2010 и 2012 гг.). В 2016 г. пробы отбирались в конце июня, при этом стояла необычно теплая погода, и температура воды была достаточно высокой, поэтому концентрация микроорганизмов во всех районах была несколько выше, чем в 2011 г., хотя и не существенно. Тем не менее, общая численность бактериопланктона в 2016 г. во всех районах была ниже таковой в те годы, когда пробы отбирались в начале августа, особенно в глубоководной части озера (табл. 13).

Судя по величинам общей численности бактериопланктона в последние годы, Ладожское озеро, в целом, является мезотрофным водоемом.

Общая численность бактериопланктона (N) в Ладожском озере в июне 2016 г.

Станция	Глубина на станции, м	Горизонт	N, млн кл./мл
С	9,5	—*	2,81
Е	5,5	—	2,10
G	8,6	—	3,80
1	6	—	3,80
4	12	—	3,30
8	8	—	2,40
17	5,5	—	4,60
14	29,5	—	2,60
25	32	—	2,30
		Дно	0,88
36	17,6	—	2,01
		Дно	1,61
38	22	—	1,80
		Дно	1,42
60	10,5	—	1,34
		Дно	0,98
61	9,5	—	2,00
		Дно	1,10
62	30	—	2,33
		Дно	0,84
55	70	—	1,61
		10 м	1,27
		Дно	0,72
76	15	—	2,70
		Дно	1,60
82	68	—	1,53
		10 м	1,28
		Дно	0,98
86	94	—	1,95
		Дно	0,86
222	35–40	—	1,66
		Дно	0,67
96	85	—	2,13
		10	2,16
105	220	Дно	0,85
		—	1,81
		10 м	1,20
		25 м	
		100 м	0,77
		Дно	0,70

Примечание: * – = поверхность.

Средние величины общей численности бактериопланктона (млн кл./мл)
в различных зонах Ладожского озера в летний период

Дата	Прибрежная	Деклиналичная	Профундальная	Ультрапрофундальная
2010 г. (начало августа)	2,6 ± 0,57	1,5 ± 0,60	2,3 ± 0,58	2,7 ± 0,40
2011 г. (июнь)	2,0 ± 0,56	1,40 ± 0,10	0,90 ± 0,16	0,62*
2012 г. (начало августа)	2,7 ± 0,85	2,1 ± 0,38	2,6 ± 0,31	3,4 ± 0,67
2013 г. (начало августа)	3,6 ± 1,20	3,0 ± 0,80	3,1 ± 1,00	4,1 ± 0,81
2015 г. (начало августа)	2,9 ± 0,91	2,4 ± 0,76	2,0 ± 0,98	2,1 ± 1,27
2016 г. (июнь)	2,60 ± 1,20	1,72 ± 0,66	1,40 ± 0,52	1,22 ± 0,54
2017 г. (июль-август)	2,50 ± 0,83	2,27 ± 0,50	2,46 ± 0,61	2,62 ± 0,81

Примечание: * Определено по одной станции.

Микопланктон

Все водные грибы являются гетеротрофными организмами. Они участвуют в минерализации органических субстратов, а уровень заспоренности воды их пропадаулами (грибные зародыши гиф и споры различных типов) является показателем трофности водоема. В условиях антропогенного воздействия на водоем они могут быть использованы в качестве индикаторов загрязнения водоема. Их интенсивное развитие характерно для водоемов, подвергающихся антропогенному эвтрофированию. Микопланктон может влиять на активность и развитие других гидробионтов. Пути воздействия могут быть различными – от прямого паразитирования до опосредованного влияния путем выделения биологически активных метаболитов [55].

Исследования водной микофлоры Ладожского озера показали, что для всех районов озера характерны относительно низкие значения численности водных грибов. С 2001 г. средняя численность микопланктона по акватории озера колебалась от 500 до 900 пропадаул/л.

Качественный анализ микофлоры показал, что состав водных грибов в настоящее время представлен *Hyphochytridiomycetes*, *Chytridiomycetes*, *Zigomycetes*, *Deuteromycetes* (Fungi), *Oomycetes* (Chromista), которые характеризуются различной встречаемостью (рис. 15). Доминировали виды оомицетов, зигомицетов и несовершенных грибов. Из класса *Oomycetes* (Chromista) наиболее распространенными являются *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Kütz. и *Leptomytus lacteus* Agardh. Из класса *Zygomycetes* периодически отмечалась высокая встречаемость грибов рода *Mucor*; представители остальных родов встречались редко. Класс *Deuteromycetes* широко представлен родами *Penicillium*, *Trichoderma*, *Candida* и *Rhodotorula*. Отмечается изменение качественного состава микопланктона в сторону увеличения численности

дрожжевых грибов, которые образуют в последние годы доминирующий комплекс, вытесняя виды других таксономических групп. При антропогенном воздействии отмечается повышение популяции дрожжевых клеток [53]. Видовой состав в исследованные периоды был одинаков.

Анализ частоты встречаемости микопланктона показал, что выделенные виды можно условно разделить на три группы: постоянные, периодические и редкие виды [50]. Группа постоянных обитателей представлена видами, чье развитие было стабильным на протяжении многолетних наблюдений, колебалась лишь численность того или иного вида (родов *Mucor*, *Trichoderma*, *Penicillium*). Вторая группа – виды, встречающиеся периодически по всей акватории или в отдельных районах озера. К этой группе относятся виды родов *Achlya*, *Chytridium*, *Aspergillus*. Третья группа – виды, встречающиеся эпизодически и имеющие очень низкую численность. Это представители родов *Fusidium*, *Rhizophidium*, *Woronina* и др. Они не могут оказывать существенного влияния на процессы, происходящие в озере. Таким образом, можно отметить, что первые две группы составляют стабильный комплекс мицелиальных грибов, участвующий в деструкционных процессах.

Исследования 2016 г. выявили повышение численности микопланктона по сравнению с 2015 г., при этом сохранилась тенденция видовой перестройки доминирующего комплекса, возможно, вызванная ростом объема новообразованного органического вещества. Высокие значения микопланктона были характерны для 1980-х гг. (максимум отмечался в 1986 г. и составлял 7500 п/л), что объяснялось последствиями антропогенного эвтрофирования. Снижение численности стало наблюдаться с 1991 г., когда антропогенная нагрузка на озеро упала (рис. 16). С 2001 г. средняя численность микопланктона по акватории озера колебалась от 500 до 900 пропадаул/л.

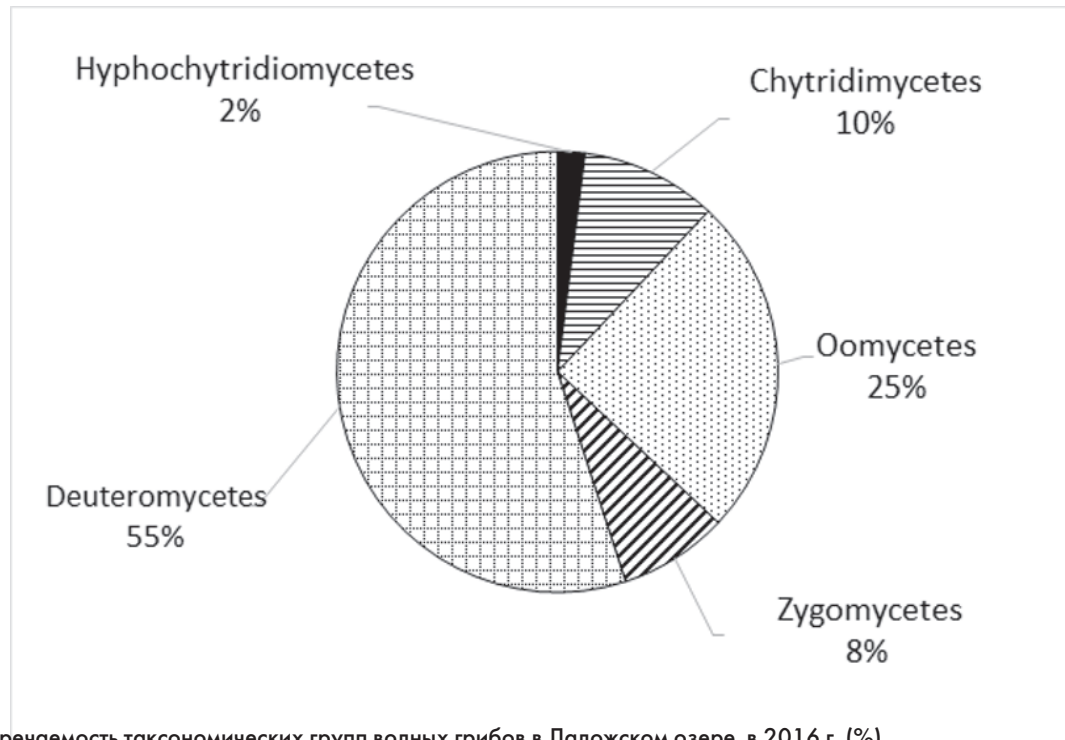


Рис. 15. Встречаемость таксономических групп водных грибов в Ладожском озере в 2016 г. (%)

С 2009 г. отмечался рост численности водных грибов с достижением наибольшего значения в 2013 г. (7000 пропагул/л). Наиболее интенсивно развит микопланктон в прибрежном районе (рис. 17).

Именно здесь были выделены виды, развитие которых связано с повышенным содержанием органического вещества и антропогенного загрязнения – *Saprolegnia ferax* и *Leptomytus lacteus* [18, 57]. Причем на грибах рода *Saprolegnia* был обнаружен паразитирующий *Woronina polycystis* Cornu. В Волховской губе выделялись дрожжевые грибы *Rhodotorula rubra* (Schimon) F.C. Harrison, Nouveau Traité Méd. и *Torulopsis candida* (Saito) Lodder, что указывает на локальное техногенное воздействие [56]. В профундальном районе отмечались единичные экземпляры *Rhizophidium planctonicum* Canter, паразитирующие на *Aulacoseira formosa*.

Надо отметить, что полученные данные не показали наличия грибов в таких объемах, которые могли бы привести к ухудшению качества воды. Интерес представляет изменение качественного состава микопланктона в сторону увеличения численности дрожжевых грибов, которые и входят в доминирующий комплекс, вытеснив виды других таксономических групп.

Зоопланктон

Сообщество зоопланктона является одним из основных планктонных сообществ, обладающих высокой

скоростью размножения, что определяет его значительную численность, а интенсивная фильтрационная активность зоопланктона, большое количество видов которого являются фильтраторами и седиментаторами, обуславливает ведущую роль зоопланктона в самоочищении вод и формировании качества воды. Ниже мы рассмотрим основные характеристики развития этого сообщества в различных районах Ладожского озера, включая последние годы.

Бухта Петрокрепость

За период наблюдений в последнее десятилетие число видов зоопланктона, обнаруженных в бухте, варьировало от 19 до 30 и было максимальным в 2007 г., а минимальным – в 2008 г. (табл. 14, 15).

В 2017 г. в летнем планктоне бухты Петрокрепость обнаружено 24 вида из четырех основных структурообразующих групп: Rotifera – 11, Cladocera – 11, Calanoida – 3, Cyclopoida – 3. В июле 2017 г. до 67% численности зоопланктона составляли коловратки (рис. 18), среди которых 43% приходилось на долю *Conochilus hippocrepis* (Schrank) и 56% – на долю *Kellicottia longispina* (Kellicott).

Наиболее часто в зоопланктоне бухты доминировали коловратки (рис. 18): *C. hippocrepis* в 2007, 2008 и 2017 гг.; *Kellicottia longispina* – в 2007 и 2017 гг.; *Polyarthra dolichoptera* Idelson – в 2012 г. В 2010 г., самом жарком году за весь период наблюдений (температура воды достигала 25 °С), массовым видом в бухте

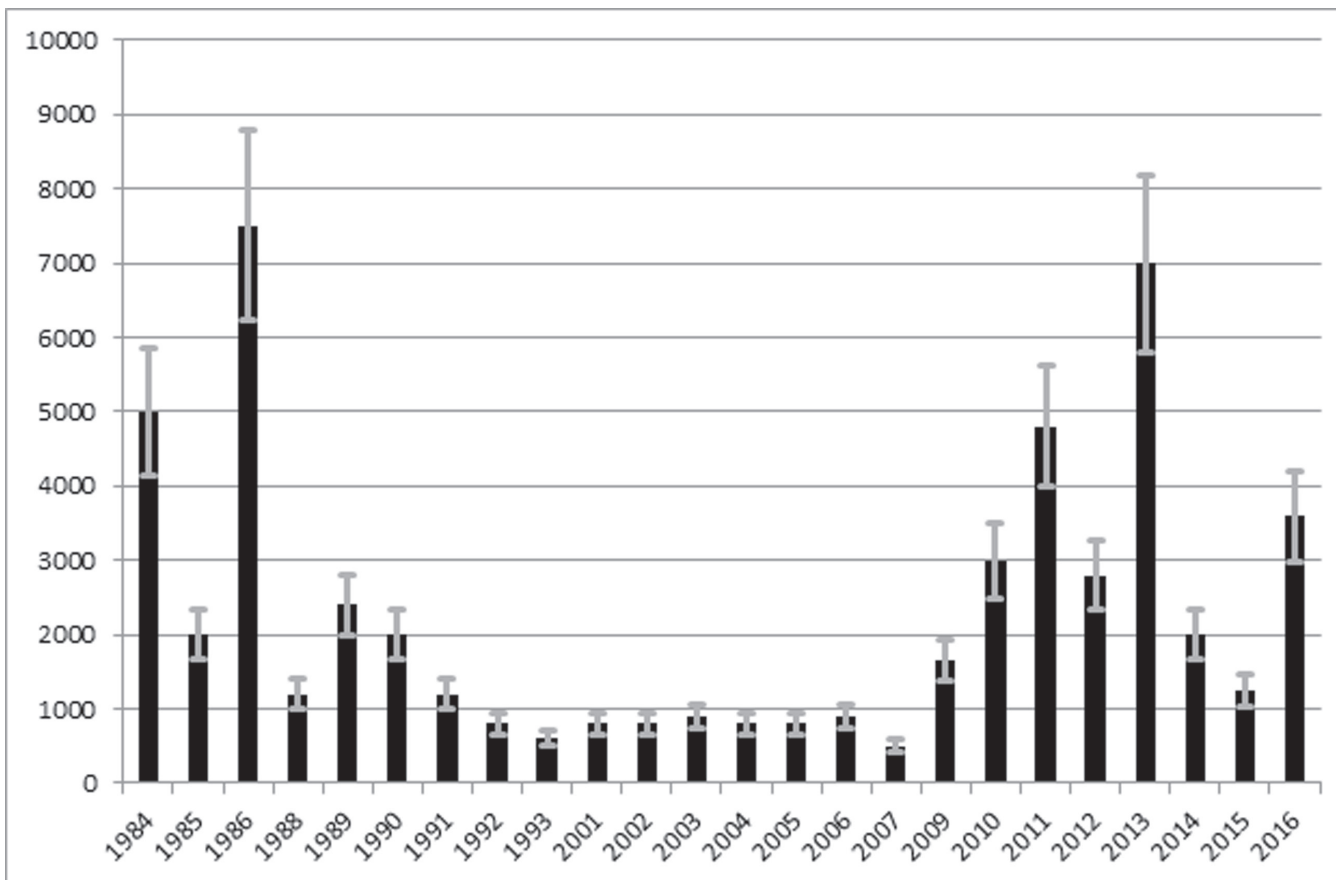


Рис. 16. Численность водных грибов в различные годы в Ладожском озере

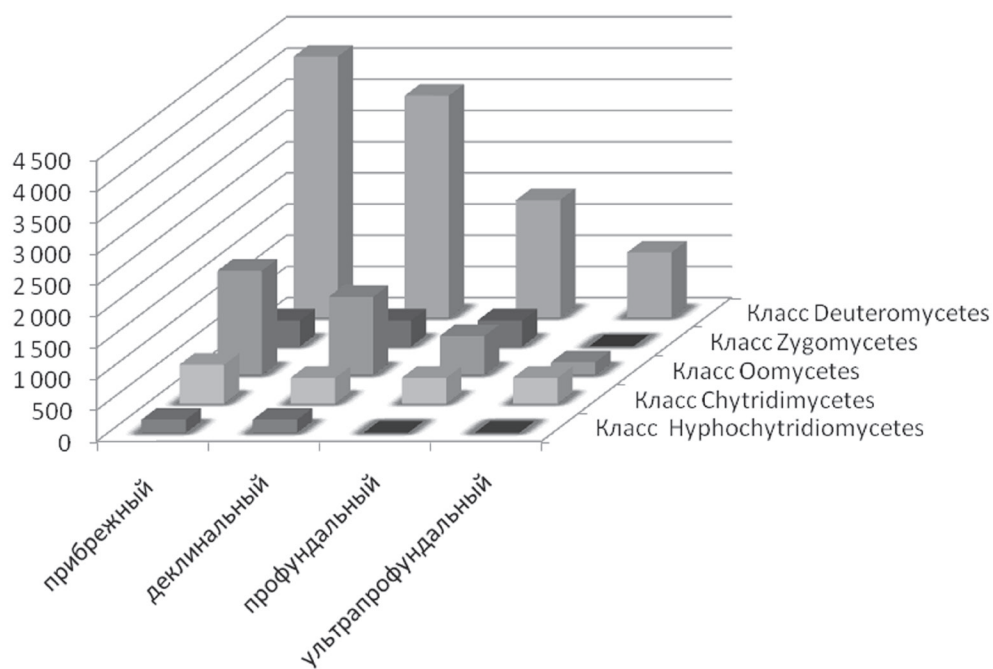


Рис. 17. Распределение микопланктона по районам Ладожского озера (пропагул/л)

Петрокрепость был циклоп *Thermocyclops oithonoides* Sars, многочисленны также были науплии циклопов. Аномально высокие температуры в 2010 г. определили лидирующее развитие веслоногих рачков и угнетение развития коловраток, адаптированных обычно к более низким температурам в Ладожском озере.

Диапазон численности зоопланктона в бухте составлял 8,6–190,3 тыс. экз./м³. Ее минимальные и максимальные величины наблюдались на ст. С, соответственно в 2008 и в 2012 гг. В целом величины численности и биомассы находились в пределах межгодовых колебаний (табл. 12, 13).

В 2017 г. основу биомассы зоопланктона в равных долях формировали ветвистоусые и веслоногие рачки, незначительно меньшей была доля коловраток (38 : 36 : 26). За весь период наблюдений вклад ветвисто-

усых в биомассу изменялся от 32 до 85% и, как правило, превышал суммарный вклад всех веслоногих. Биомасса в 2017 г. была невысокой и составляла в среднем 0,30 г/м³ и укладывалась в ее межгодовые колебания от 0,14 до 1,68 г/м³ (табл. 14, 15). Высокие уровни биомассы в 2010 г. связаны с высокой температурой воды, результатом чего стало возможным развитие в планктоне крупных форм ветвистоусых и веслоногих рачков. В 2012 г. отмечена значительная разница в количественных показателях на ст. С и Е. Ветровой нагон или изменения в направлении течений явились возможной причиной этого явления.

Во все годы на обеих станциях в бухте отмечены высокие показатели индекса Шеннона, диапазон которых составлял по численности 1,56–3,59 бит/экз. и по биомассе 2,07–3,81 бит/г. Низкие значения

Табл. 14

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. Е в бухте Петрокрепость по годам

Год	Число видов	N	B	Доля (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	30	21,1	0,30	61	10	7	22	2,45	3,68
2008	20	13,2	0,26	50	19	15	16	3,28	3,22
2010	29	89,3	0,72	42	7	22	30	3,59	3,41
2012	25	94,0	1,56	41	38	7	14	3,28	2,07
2017	24	39,6	0,35	63	2	26	9	2,45	3,68
VAR	0,16	0,74	0,86	0,20	0,93	0,56	0,44	0,17	0,21

Примечание: N – численность, тыс. экз./м³; B – биомасса, г/м³; Hn – индекс Шеннона по численности, бит/экз.; Hb – индекс Шеннона по биомассе, бит/г.; VAR – коэффициент вариации.

Табл. 15

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. С в бухте Петрокрепость по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	26	20,0	0,33	59	8	11	22	3,09	3,65
2008	19	8,6	0,14	43	14	15	28	2,96	3,38
2010	29	151,8	1,69	31	13	14	12	3,54	3,56
2012	22	190,3	0,50	95	3	1	1	1,93	3,44
2013	21	110,5	1,25	35	3	25	37	3,32	2,45
2017	22	26,0	0,24	67	3	17	13	3,41	3,81
VAR	0,16	0,98	0,96	0,44	0,70	0,57	0,68	0,19	0,14

Примечание: Обозначения – как в табл. 14.

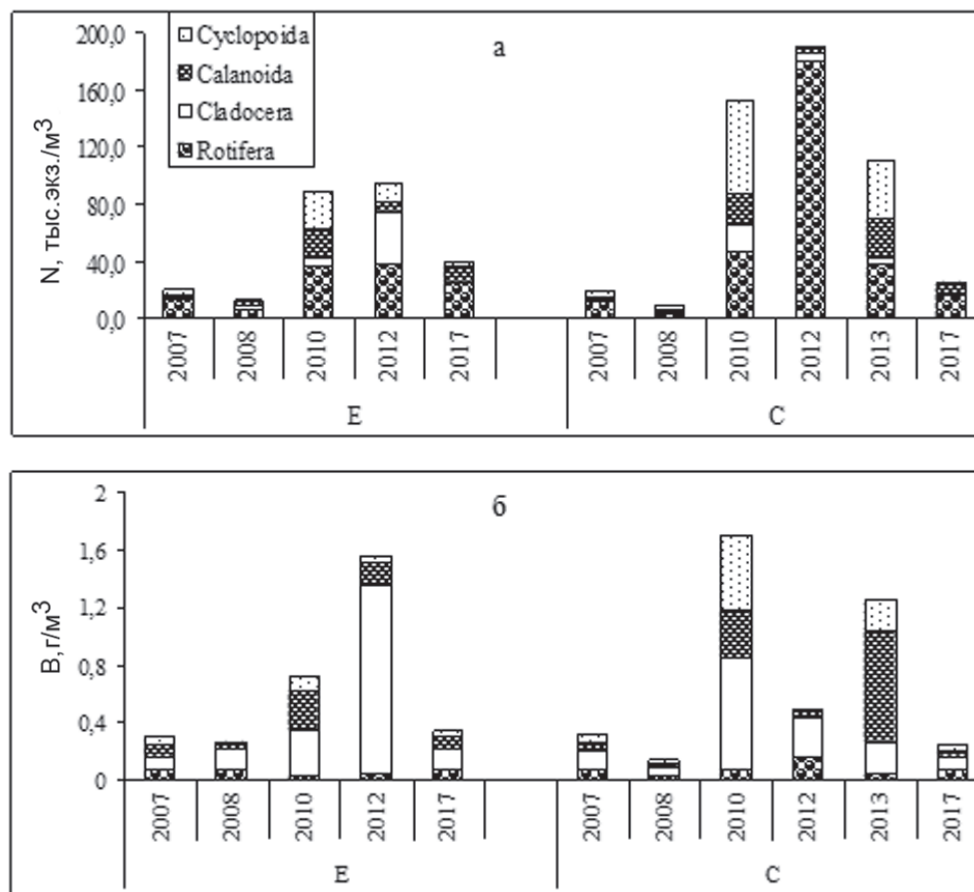


Рис. 18. Средние значения (медиана) численности (а) и биомассы (б) основных групп зоопланктона в бухте Петрокрепость на ст. Е и С в июле-августе по годам

коэффициента вариации числа видов и индекса Шеннона (табл. 14, 15) указывают на высокую стабильность зоопланктонного сообщества.

Волховская губа и прибрежная зона

В устье р. Волхов (ст. 1) в 2017 г. в летнем планктоне отмечено 14 видов: Rotifera – 3, Cladocera – 6, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал один вид – *Conochilus hippocrepis*. Число видов зоопланктона на этой станции изменялось от 14 в 2017 г. до 25 в 2010 г. (табл. 16). Комплекс доминант был не постоянным и не ярко выраженным. Так, в 2007 г. доля входящих в доминантную группу *Conochilus hippocrepis* и *Mesocyclops leuckarti* (Claus) составляла всего 19 и 21%. Наиболее выраженным было доминирование *Bosmina crassicornis* Sars в 2008 (47%) и *Conochilus hippocrepis* в 2017 г. (86%).

Структуру численности зоопланктона в большей или меньшей степени формировали все его группы, только в 2008 г. 70% численности составляли ветвистоусые рачки, а в 2013 и 2017 гг 65 и 94% приходилось на долю коловраток, из которых в 2013 г. 38% составляли

коловратки рода *Polyarthra*, а в 2017 г. 86% составлял *Conochilus hippocrepis* (табл. 16, рис. 19).

Основной вклад в биомассу (от 72 до 88%) вносили ветвистоусые, за исключением 2007 г., когда их доля в общей биомассе была равна суммарной биомассе всех веслоногих (соотношение 48 : 47), и 2017 г., когда 30% общей биомассы составляли коловратки (рис. 19).

Максимальные численности (84,7 и 77,4 тыс. экз./м³) и биомассы (1,20 и 1,75 г/м³) наблюдались в 2010 и 2012 гг. В остальные годы диапазон численностей составлял 15,3–19,8 тыс. экз./м³. Минимальная биомасса (0,11 г/м³) отмечена в 2017 г. (табл. 16, рис. 19).

В 2017 г. очень низкий индекс Шеннона по численности (0,93) связан с доминированием *Conochilus hippocrepis*. В остальные годы диапазон изменений индекса Шеннона составлял по численности 2,71–3,34 бит/экз., а по биомассе – 2,49–3,01 бит/экз., что наряду с низкими показателями коэффициента вариации числа видов и индекса Шеннона по биомассе характеризовали зоопланктонное сообщество как стабильное.

Табл. 16

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. 1 Волховской губы по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	21	15,3	0,45	33	8	23	37	3,23	2,87
2008	18	19,7	0,63	4	70	12	13	2,77	2,91
2010	25	84,7	1,23	23	27	38	13	3,17	3,01
2012	23	77,3	1,75	11	28	22	38	3,34	2,49
2013	19	25,9	0,30	65	8	8	19	3,48	3,46
2017	14	17,90	0,10	94	3	1	3	0,93	2,1
VAR	0,19	0,80	0,84	0,91	1,04	0,76	0,69	0,34	0,17

Примечание: Обозначения – как в табл. 14.

Табл. 17

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. 4 (Волховская губа) и ст. 8 (прибрежная зона) по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
Ст. 4									
2007	29	14,0	0,36	41	9	21	29	3,24	3,56
2008	24	26,0	0,23	50	7	21	22	2,95	3,54
2010	21	235,0	1,54	80	3	7	10	3,0	2,50
2012	33	128,6	1,92	21	19	28	32	3,38	2,98
2013	20	56,5	0,71	34	7	10	49	3,41	3,06
2017	23	55,7	0,56	80	4	9	7	2,71	3,27
VAR	0,20	0,83	0,77	0,48	0,67	0,53	0,62	0,09	0,13
Ст. 8									
2008	29	23,2	0,25	72	7	7	14	2,40	3,64
2010	29	124,0	1,31	47	8	7	38	3,51	3,23
2012	32	123,5	1,65	32	9	21	38	3,51	3,35
2013	24	50,4	0,85	34	27	10	28	3,59	1,22
2017	22	268,4	1,02	95	1	2	2	0,65	2,68
VAR	0,15	0,58	0,27	0,47	0,99	0,71	0,66	0,44	0,32

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

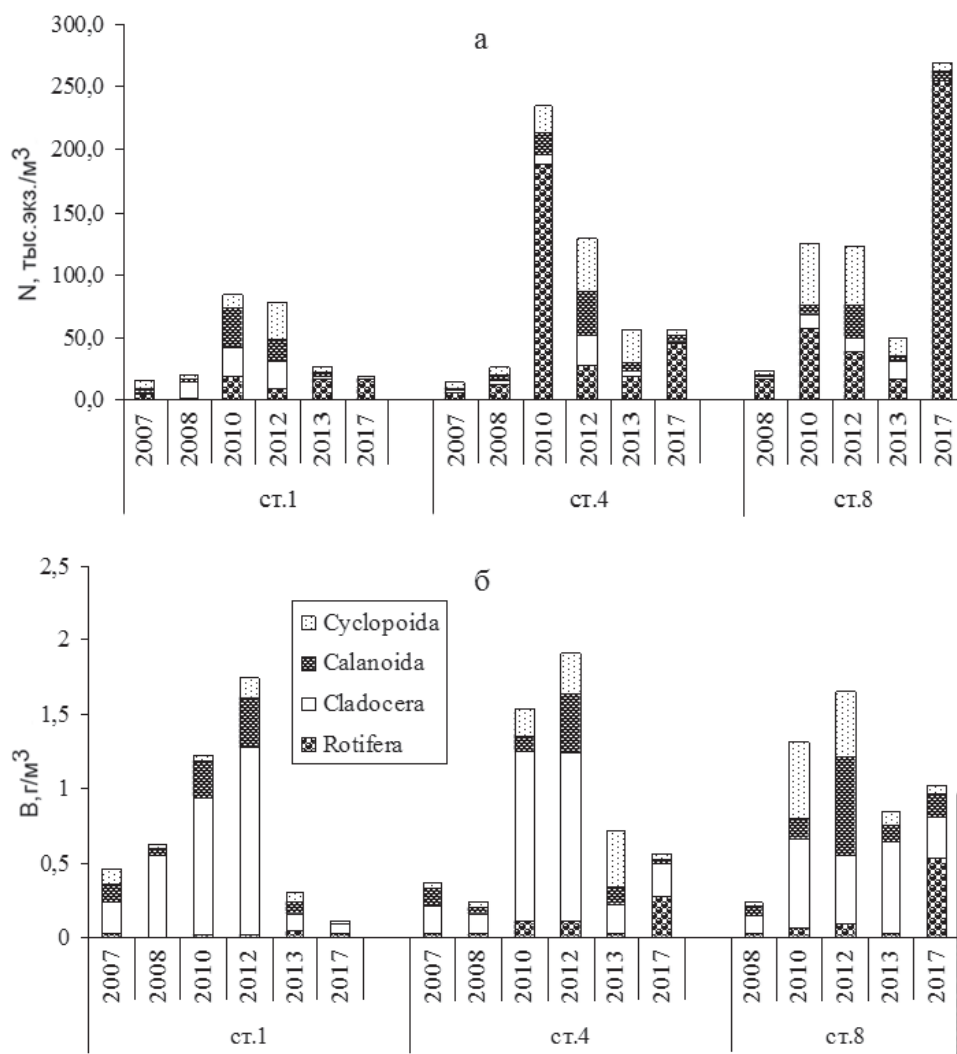


Рис. 19. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона на станциях Волховской губы (ст. 1, 4) и прибрежной зоны (ст. 8) в июле-августе по годам

На ст. 4 и 8, расположенных ближе к открытому озеру, но также подверженных влиянию вод реки Волхов, в 2017 г. обнаружен 31 вид зоопланктона: Rotifera – 11, Cladocera – 13, Calanoida – 4, Cyclopoida – 2. Число видов на обеих станциях было почти равным – 23 и 22 таксона. На ст. 4 не встречен крупный лимнический вид *Limnocalanus macrurus* Sars. Доминировали *Conochilus hippocrepis* и *Kellicottia longispina*.

По годам число видов изменялось от 21 до 33 и было минимальным в 2010 г. на ст. 4 и максимальным на этой же станции в 2012 г. (табл. 17). Массовыми формами зоопланктона здесь были *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, *Polyarthra dolichoptera*, коловратки группы *Synchaeta*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии калянид.

Основу зоопланктона по численности составляли коловратки и веслоногие – каляниды и циклопы.

Соотношение этих групп менялось по годам (рис. 19).

Численность зоопланктона на обеих станциях могла на порядок различаться по годам (табл. 17). Максимальные численности зарегистрированы на ст. 4 в 2010 г. и на ст. 8 в 2008 и 2017 гг. – 235,0, 128,6 и 268,4 тыс. экз./м³ соответственно.

На ст. 4 основу биомассы, как правило, составляли ветвистоусые рачки, за исключением 2013 г. (рис. 19). На ст. 8 половина, а в 2012 г. 66% общей биомассы приходилось на веслоногих рачков, причем в последние годы в этой части Ладожского озера каляниды преобладали над циклопами (рис. 19). Коловратки вносили существенный вклад в биомассу зоопланктона только в 2017 г. Если на ст. 4 биомасса имела значительные колебания, и диапазон ее величин составлял 0,23–1,91 г/м³, а коэффициент вариации – 0,82, то на ст. 8 изменчивость данного показателя была

невелика (коэффициент вариации 0,24), а значения биомассы были выше, чем на ст. 4 (табл. 15, рис. 19). Возможно, большая озерность, глубина и меньшее влияние волховских вод определяют более высокие численность и биомассу зоопланктона на ст. 8.

Диапазон изменения индексов Шеннона был небольшим, а его невысокая вариабельность, так же как и вариабельность числа видов, указывает на высокую стабильность зоопланктонного сообщества Волховской губы.

Деклиальная зона

В эпилимнионе мелководного района (ст. 25) в 2017 г. обнаружено 18 видов, из них Rotifera – 8, Cladocera – 5, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал *Conochilus hippocrepis*. По годам число видов изменялось от 16 до 23 (табл. 18). Массовыми формами здесь были *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии циклопов.

Основу численности составляли либо коловратки, либо коловратки и веслоногие рачки, среди последних основная доля принадлежала циклопам (рис. 20). В 2008 г. 34% численности формировала *Kellicottia longispina* и 19% – *Conochilus hippocrepis*. В 2017 г. зоопланктон на 88% состоял из *Conochilus hippocrepis*, а в 2007 и 2010 гг. численность зоопланктона почти в равных долях формировали коловратки и веслоногие рачки. Среди коловраток не было доминант, а у копепод доминировал *Thermocyclops oithonoides*. В формировании численности зоопланктона во все сроки наблюдений отмечалась незначительная роль ветвистоусых рачков.

В данном районе озера наблюдались значительные колебания численности зоопланктона по годам – от 11,0 до 176,2 тыс. экз./м³ (табл. 16).

В биомассе зоопланктона доля ветвистоусых была более заметной, особенно в 2007 г. (41%), однако, как и в численности, основная роль в ее формировании принадлежала коловраткам и веслоногим рачкам (рис. 20). Диапазон изменений биомассы был не резко выражен, в сравнении с численностью, и составлял 0,20–0,89 г/м³ (табл. 18).

В 2017 г. низкий индекс Шеннона (0,95) здесь, как и в других районах Ладоги, связан с доминированием одного вида. В целом для эпилимниона мелководного района отмечается устойчивое равномерное распределение видов внутри сообщества.

Профундальная зона (центральный район)

В центре озера (ст. 55) в 2017 г. в эпилимнионе найдено 17 видов зоопланктона Rotifera – 9, Cladocera – 3, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал *Conochilus hippocrepis*. Максимальное видовое разнообразие наблюдалось здесь в год максимального прогрева воды (2010 г.) и в 2013 г., в остальные годы диапазон видового разнообразия был незначительным и составлял 17–19 видов (табл. 19). Массовыми видами были: *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, коловратки группы *Synchaeta*, *Thermocyclops oithonoides*.

В 2017 г. в эпилимнионе центра озера, как и во всех ранее описанных районах, основу численности зоопланктона составляли коловратки, среди которых 79% приходилось на *Conochilus hippocrepis*. Коловратки формировали численность зоопланктона во все годы наблюдений, составляя в ней от 49 до 86% , за исключением 2012 г., когда 73% общей численности было сформировано веслоногими рачками (рис. 21).

Максимальные численности зоопланктона – 121,1 и 128,2 тыс. экз./м³ – зарегистрированы в 2010 и 2017 гг.,

Табл. 18

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе оз. Ладожского в деклиальной зоне (ст. 25) по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	17	11,0	0,19	43	3	11	43	2,86	2,68
2008	16	23,6	0,40	74	3	5	18	3,02	2,04
2010	23	98,4	0,81	35	3	15	47	3,40	3,23
2012	22	90,5	0,63	81	4	7	8	3,18	3,49
2013	20	96,2	0,84	40	3	14	43	3,25	2,70
2017	18	176,3	0,60	93	1	4	2	0,92	2,53
VAR	0,15	0,72	0,43	0,40	0,35	0,50	0,74	0,33	0,19

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

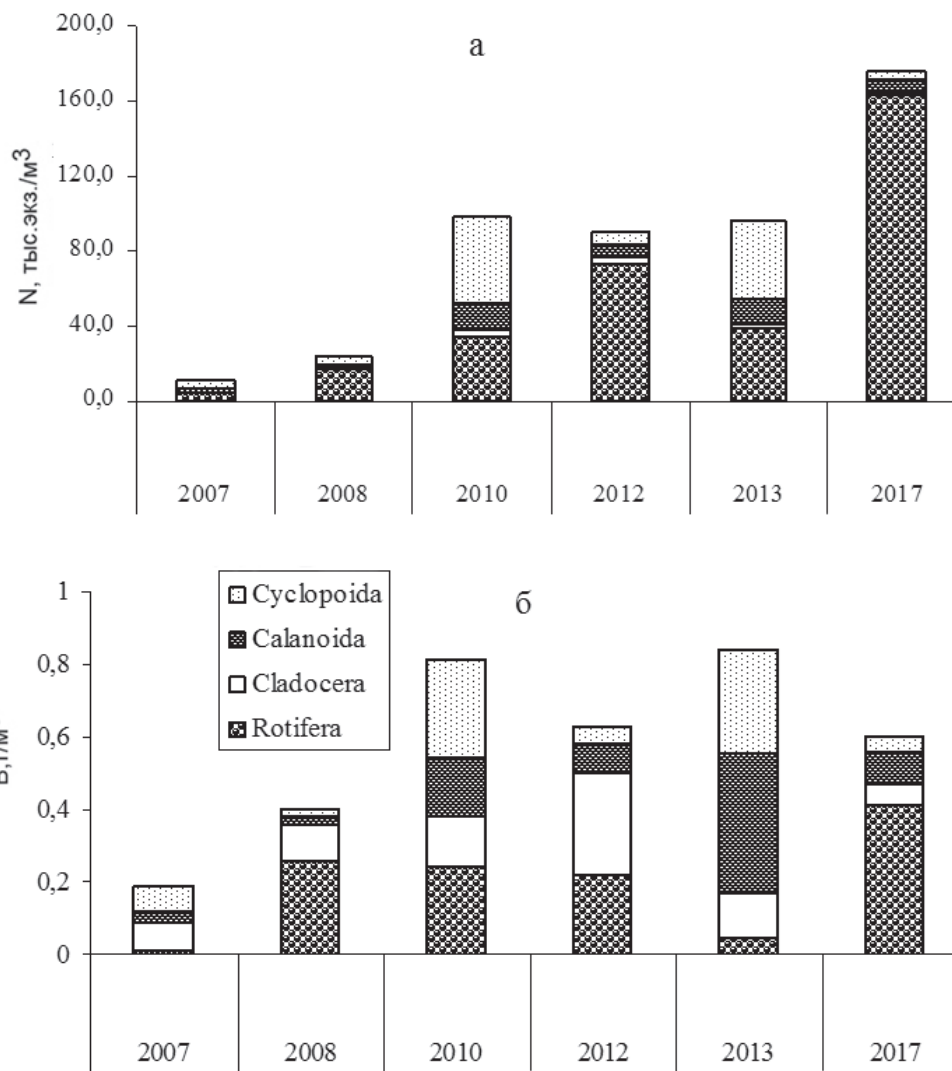


Рис. 20. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе (0–10 м) деklinальной зоны в июле-августе по годам

причем в оба года главной составляющей был вид *Conochilus hippocrepis*.

В биомассе доля ветвистоусых составляла до 43% и была сопоставима в 2008 и 2010 гг. с долей веслоногих, в равной степени состоящих из калянид и циклопов, а в 2007 г. – с долей коловраток (59 и 39% соответственно). В 2017 г. ветвистоусые не имели значимой доли в общей биомассе зоопланктона, которая была сформирована на 59% коловратками и на 39% веслоногими рачками (рис. 21). В 2017 г., несмотря на высокую численность, биомасса зоопланктона была незначительно больше, чем в годы с более низкой численностью (ее диапазон по годам составлял 0,26–0,70 г/м³). Это связано с тем, что в годы с небольшой численностью планктона в нем присутствовали крупные хищники *Bythotrephes cederstroemi* Schoedler, *Leptodora kindti* Lilljeborg,

Asplanchna priodonta Gosse и крупный фильтратор *Bosmina longispina* Leydig.

Индексы Шеннона были более низкими, чем в ранее описанных районах Ладожского озера. Их вариабельность была невысока, что свидетельствует о достаточной межгодовой стабильности сообщества. Невысокий индекс ($H_n = 1,41$) в 2017 г. также связан с доминированием одного вида (*Conochilus hippocrepis*).

Ультрапрофундальная зона (глубоководный район)

В эпилимнионе глубоководного района в 2017 г. найден 21 вид зоопланктона, из них Rotifera – 8, Cladocera – 5, Calanoida – 4, Cyclopoida – 4. Доминировали *Kellicottia longispina* и науплии калянид. За период исследований количество видов оставалось практически неизменным и было максимальным в 2012 г. (табл. 20). В группу доминант в разные годы входили *Conochilus hippocrepis*, *Filinia longisaeta*

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе профундальной зоны Ладожского озера на ст. 55 по годам

Годы	Число видов	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³	Соотношение (%) основных групп по N				Hн	Hб
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	17	34,1	0,33	85	1	5	9	2,47	2,25
2008	19	22,5	0,25	49	3	10	38	2,83	2,91
2010	25	121,2	0,70	74	6	9	11	2,30	3,24
2012	18	45,8	0,29	25	2	34	39	2,84	3,04
2013	27	50,7	0,34	80	1	9	10	3,42	3,78
2017	17	128,2	0,50	86	0,1	4	10	1,41	2,71
VAR	0,21	0,68	0,42	0,37	0,97	0,94	0,76	0,27	0,17

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

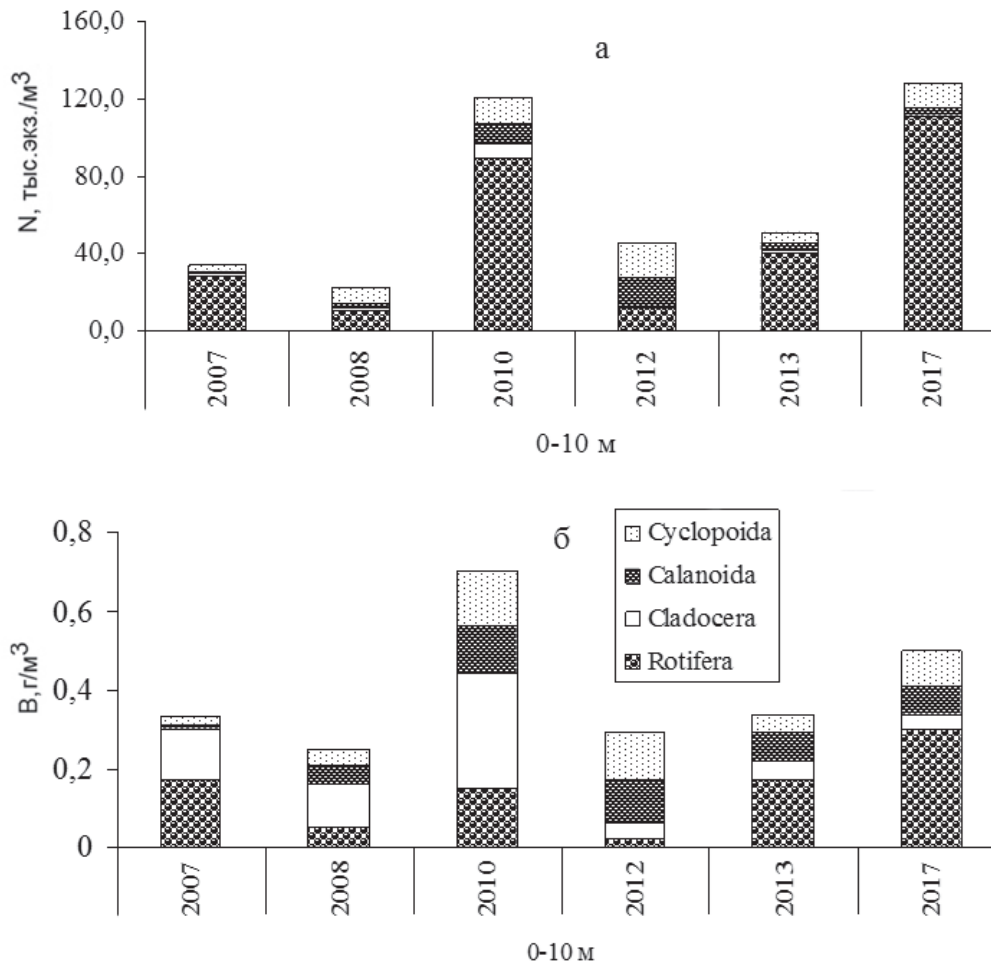


Рис. 21. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе профундальной зоны Ладоги в июле-августе по годам

(Ehrenberg), *Kellicottia longispina*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии калянид.

Коловратки вносили в численность зоопланктона существенный вклад (от 26 до 45%), а в 2007 и 2013 гг. составляли ее основу (рис. 22). Доля ветвистоусых в формировании численности была несущественной на протяжении всего периода наблюдений. Диапазон численности изменялся от 17,2 до 110,0 тыс. экз./м³ (табл. 20). В год максимальной численности зоопланктон на 46% состоял из *Conochilus hippocrepis*.

Биомассу зоопланктона в эпилимнионе глубоководного района в первые три года исследований почти в равных долях формировали ветвистоусые и веслоногие рачки (рис. 22). В 2013 г. 52% общей биомассы составляли коловратки, за счет крупной коловратки *A. priodonta* (25%), а в 2017 г. 55% общей биомассы составляли веслоногие рачки, среди которых основной вклад вносили старшие копеподиты *Cyclops lacustris* Sars (19%) и *L. macrurus* (20%). Преобладание в эпилимнионе глубоководных рачков является особенностью 2017 г. Как правило, здесь биомассу формируют науплии, копеподиты и взрослые *Thermocyclops oithonoides* и *M. leuckarti*, копеподиты *Eudiaptomus gracilis* (Sars).

Диапазон изменения биомасс составлял 0,11–1,30 г/м³ и в целом соответствовал диапазону изменения численностей, за исключением 2013 г., когда численность и биомасса зоопланктона были сформированы коловратками, и 2017 г., когда количественное развитие зоопланктона определяли веслоногие рачки (рис. 22).

Индексы Шеннона были высокими и сравнимы с индексами в бухтах и мелководном районе. Их вариабельность была незначительной, что свидетельствует о межгодовой стабильности сообщества зоопланктона в этой части озера.

Рис. 23 показывает, что в 2007–2017 гг. прибрежная зона Ладоги характеризовалась наибольшим уровнем количественного развития летнего зоопланктона. Наименьшая численность сообщества характерна для губ Петрокрепость и Волховская, что возможно связано с влиянием вод реки Волхов и особенностями повышенной динамики водных масс. При этом уровень биомасс зоопланктона в губе Петрокрепость был сопоставим с таковым в профундальной зоне, а в Волховской губе – с деklinальной и ультрапрофундальной зонах и не превышал 0,6 г/м³.

Сравнение структуры и количественного развития зоопланктона по годам показало довольно устойчивую картину распределения основных групп зоопланктона и относительно равномерное распределение численностей и биомасс зоопланктона на исследованной акватории озера. Стабильные высокие значения индекса Шеннона и их низкая вариабельность свидетельствуют о высокой стабильности зоопланктонного сообщества озера. Низкие среднегодовые значения биомассы зоопланктона в исследованных губах, а также в деklinальной, профундальной и ультрапрофундальной зонах по классификации С.П. Китаева [16, 17] соответствуют олиготрофному статусу озерной экосистемы, наиболее продуктивная прибрежная зона относится к α-мезотрофному типу шкалы трофности озер по биомассе зоопланктона.

Макрозообентос

Для описания современного состояния макрозообентоса Ладожского озера мы подробно представим данные за 2017 г., в котором были получены детальные данные о состоянии макрозообентоса на всей акватории озера (всего 42 станции) (рис. 3).

Табл. 20

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе ультрапрофундальной зоны оз. Ладожского по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	21	17,2	0,11	77	11	7	5	2,32	3,17
2010	22	62,2	0,78	41	16	15	28	3,76	3,54
2012	24	38,5	0,46	26	10	24	40	3,31	3,14
2013	21	110,0	0,54	79	3	9	9	2,82	3,38
2017	21	56,9	1,30	45	3	35	17	3,23	2,82
VAR	0,06	0,61	0,69	0,44	0,65	0,64	0,72	0,18	0,08

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

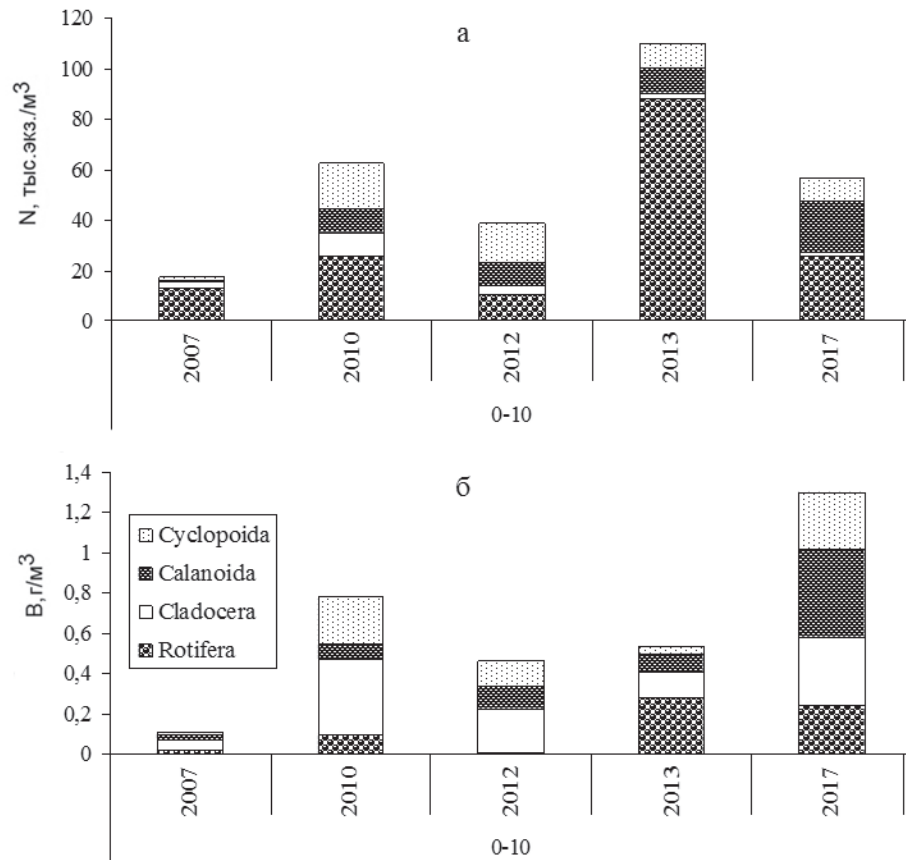


Рис. 22. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе ультрапрофундальной зоны Ладоги в июле-августе по годам

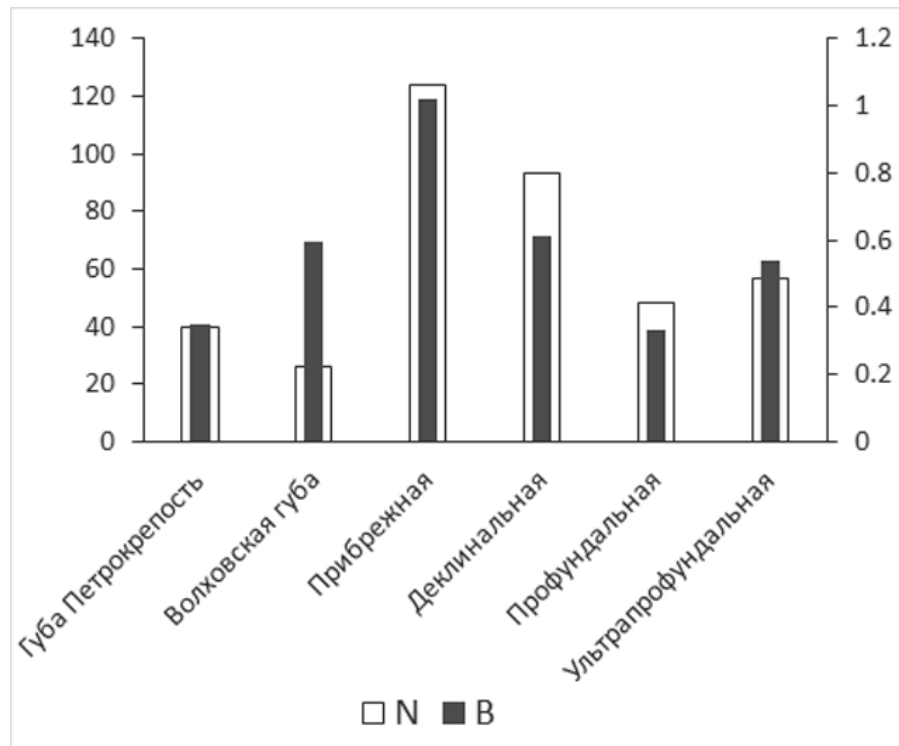


Рис. 23. Средние (медиана) межгодовые значения численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в различных зонах Ладожского озера в 2007–2017 гг.

На рис. 24 и 25 представлены количественные показатели развития и соотношение основных групп макрозообентоса на исследованных станциях Ладожского озера (станции расположены с севера на юг). В 2017 г. в открытых районах озера основу фауны макробеспозвоночных составляли представители четырех таксономических групп – Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda и Mollusca. Среди остальных групп зообентоса единично отмечались

Mermithidae (ст. 58 и 80), Turbellaria (ст. 61, 62, 17 ГМ, 28 ГМ, 21, G, 1, 29), Hydridae (ст. 17), Trichoptera (ст. 114) и Ceratopogonidae (ст. 17 ГМ).

В июне 2017 г. численность бентоса варьировала от 40 до 3400 экз./м², а биомасса – от 0,07 до 8,00 г/м². Максимальная биомасса наблюдалась в глубоководной части озера на ст. 95 на глубине 95 м, минимальная – в бухте Петрокрепость на ст. 112. В июле-августе пределы изменения численности составили

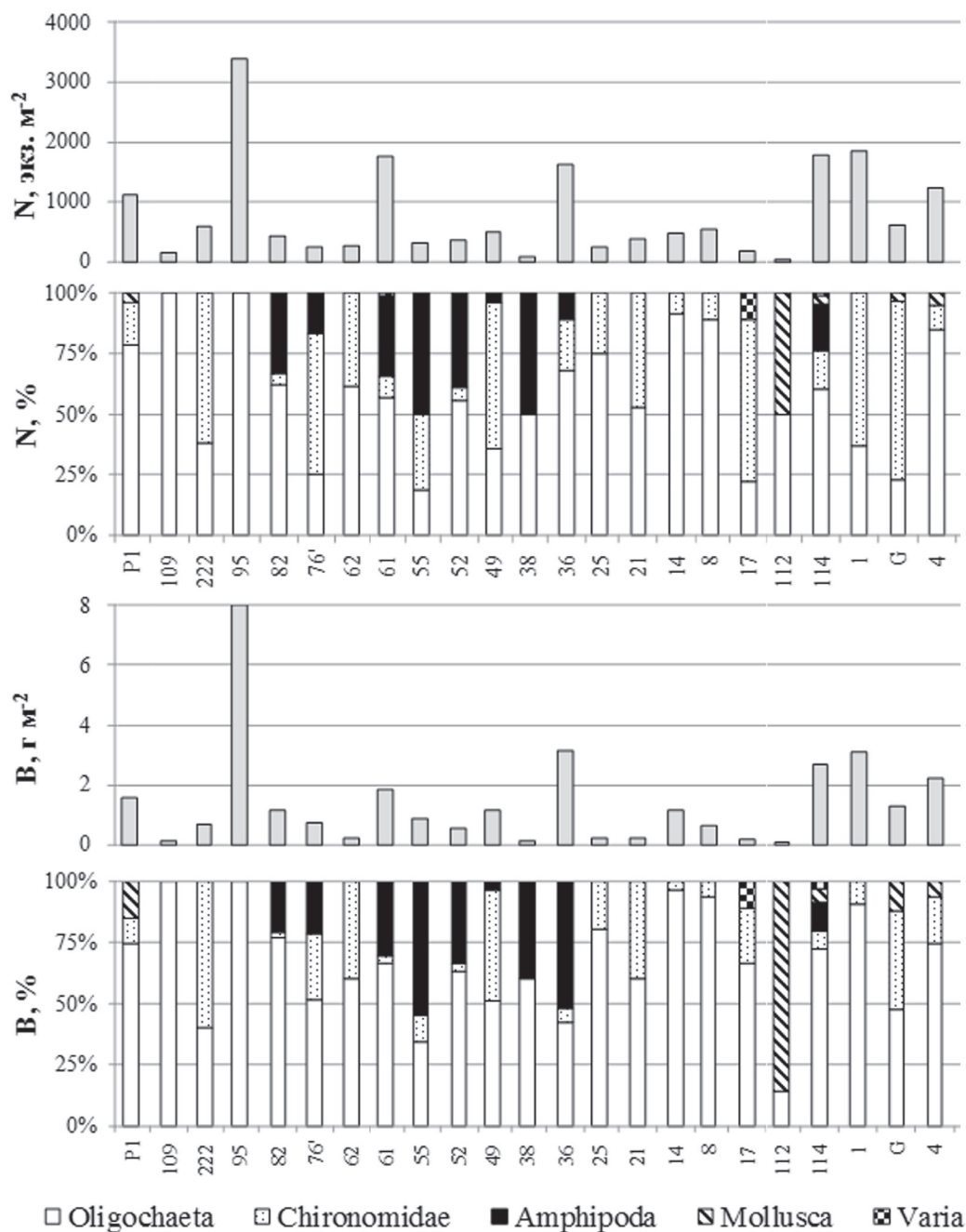


Рис. 24. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях Ладожского озера в июне 2017 г.

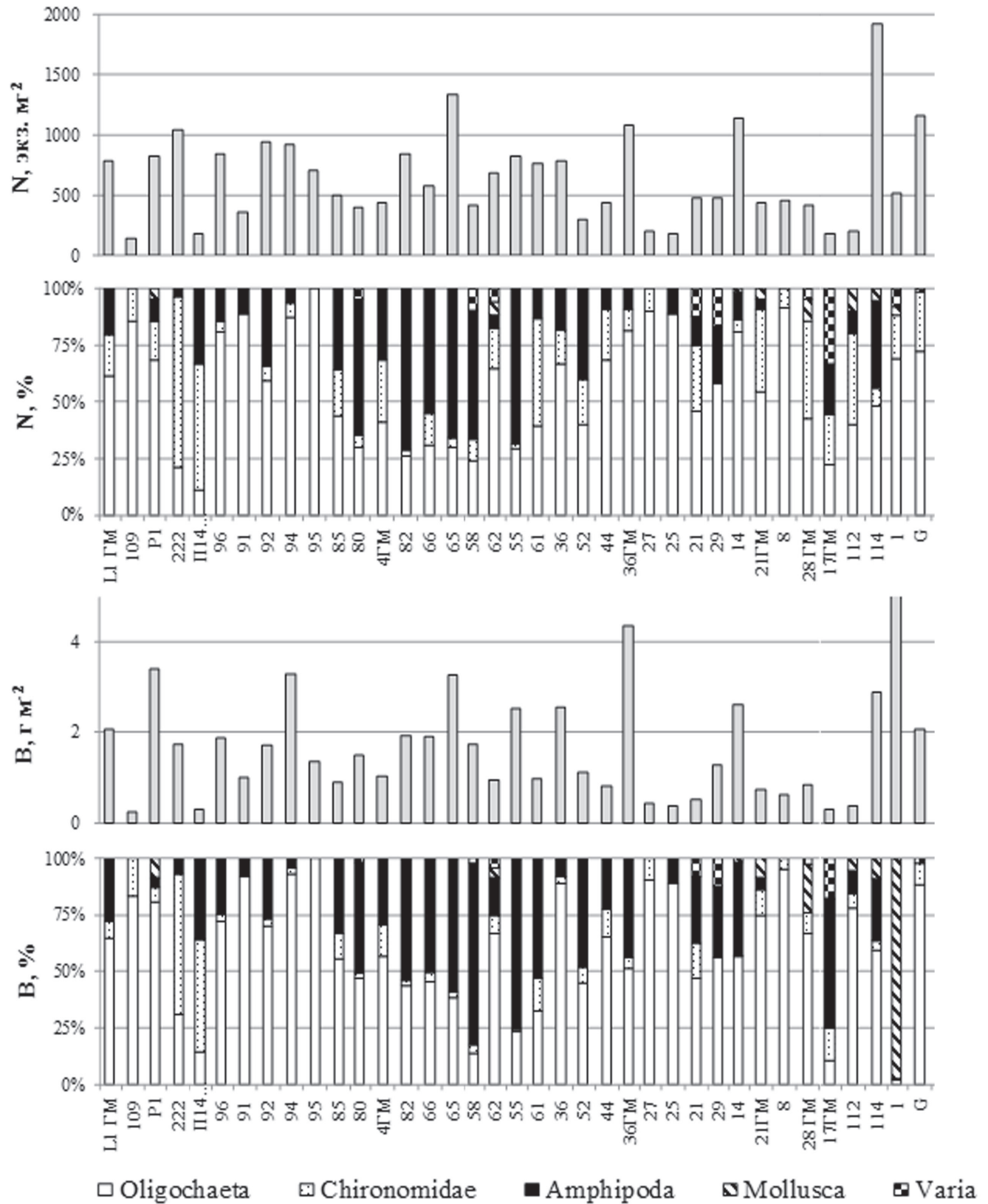


Рис. 25. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях Ладожского озера в июле-августе 2017 г.

140–1920 экз./м², а биомассы – 0,24–23,23 г/м². Наибольшая биомасса отмечалась в Волховской губе в приустьевом участке р. Волхов (ст. 1), наименьшая – во впадинах на ст. 109 на глубине 210 м.

В северном глубоководном районе (ст. 109, 96, 95, 94, 92, 91, 85, Л1ГМ, П14 ГМ) на глубинах 85–210 м, без учета данных на ст. 95 в июне, регистрировались небольшие количественные показатели бентоса (140–940 экз./м²; 0,10–3,30 г/м²). Как по численности (44–100%), так и по биомассе (55–100%) преобладали олигохеты (рис. 24, 25). Только на ст. П14ГМ в районе пос. Моторное основу биомассы (0,28 г/м²) зообентоса определяли хирономиды (50%) и амфиподы (36%), на долю олигохет приходилось всего лишь 14%. Обращают на себя внимание максимальные значения численности (3400 экз./м²) и биомассы (8 г/м²) олигохет на ст. 95 за весь период наших наблюдений в этом районе озера с 1994 г. В июле-августе эти показатели были уже значительно ниже (700 экз./м², 1,36 г/м²). Такие большие количественные показатели малощетинковых червей регистрировались здесь и ранее. Из литературных источников известно, что в 1992–1996 гг. на глубинах 90 м биомасса донных животных в отдельные годы достигала 9 г/м² [45]. Высокий уровень развития олигохет отмечался также на ст. 94 в августе 2009 г. (4,18 г/м²), а на ст. 96 – в июне и сентябре 2016 г. (4,18–4,80 г/м²).

В центральной части озера (ст. 4 ГМ, 55, 65, 66, 80, 82) на глубинах 62–80 м значения численности (320–1340 экз./м²) и биомассы (0,88–3,28 г/м²) были невысоки. В биомассе бентоса доля олигохет в среднем составляла 46%, хирономид – 5, амфипод – 49%. В профундали озера среди олигохет наиболее многочисленны *Lamprodrilus isoporus* Svetlov, *Stylodrilus heringianus* Clap, *Spirosperma ferox* Eisen; хирономид – *Trissocladius parataticus* (Tschern.); амфипод – *Monoporeia affinis*.

В деklinальной зоне в районе г. Приозерск (ст. 222) основу биомассы (0,7–1,74 г/м²) в среднем определяли хирономиды (61%) и олигохеты (35%). В районе г. Питкяранта (ст. P1) биомасса макрозообентоса выше – 1,56–3,42 г/м². Здесь ведущее место в биоценозе занимали олигохеты (62–75% численности, 60–62% биомассы). У западного берега в районе р. Бурная (ст. 62) основной вклад в биомассу вносили олигохеты (49%), хирономиды (32%) и амфиподы (19%), а на ст. 58 доминировали амфиподы (80% биомассы всего бентоса).

В южной открытой части озера (ст. 14, 25, 27, 29, 44, 52) численность организмов изменялась от 180 до 1140 экз./м², биомасса – от 0,2 до 2,62 г/м² (рис. 24). На песчаных илах донные беспозвоночные были представлены в основном олигохетами, хирономидами и амфиподами, доля которых в биомассе зообенто-

са составляла в среднем 76, 7 и 15% соответственно. На илистых грунтах (ст. 52) в биомассе бентоса значителен вклад амфипод (48%) и олигохет (44%).

В прибрежной зоне вдоль западного побережья (ст. 17ГМ, 61, 38, 36, 36ГМ) численность зообентоса варьировала от 80 до 1760 экз./м², биомасса – от 0,1 до 4,36 г/м². На долю амфипод в среднем приходилось 22% численности и 41% биомассы. Вдоль восточного побережья (ст. 76, 49, 21) на песках различной крупности значения биомассы малы (0,2–1,14 г/м²). Доля олигохет, хирономид и амфипод в среднем составляла 52, 32 и 13% соответственно.

В бухте Петрокрепость (ст. 112, 114) численность колебалась от 40 до 1920 экз./м², а биомасса – от 0,07 до 2,90 г/м². Более высокие количественные показатели наблюдались на ст. 114, где биомассу бентоса определяли олигохеты (14–78%), хирономиды (4–7%), амфиподы (11–28%) и моллюски (5–8%). На ст. 112 в июне встречались только олигохеты (14% биомассы) и моллюски (86% биомассы), а в июле-августе – все основные группы бентоса, но наиболее существенный вклад в биомассу вносили олигохеты (78%) (рис. 25). Данные 2017 г. еще раз подтверждают ранее высказанное предположение о связи низкого уровня развития бентоса на ст. 112 с проводимыми в этом районе озера дноуглубительными работами для расчистки и углубления судоходного фарватера, который проходит в бухте Петрокрепость. Низкие показатели развития макрозообентоса на других исследованных станциях в открытых районах Ладоги, например, ст. 109, 62, 25, 21, 38, 17, объясняются природными особенностями конкретных донных биотопов (типом грунта, характером осадконакопления, водной динамикой).

Характерной особенностью Волховской губы является мозаичность распределения бентоса. Более высокие величины биомассы донных беспозвоночных обычно отмечались в приустьевых участках рек Волхов и Сясь, куда поступает значительное количество взвеси и биогенных элементов [4]. В 2017 г. в Волховской губе (ст. G, 1, 4, 8, 21ГМ) пределы колебания численности составили 440–1840 экз./м², биомассы – 0,61–23,23 г/м². Наибольшая биомасса зообентоса, основу которой составляли брюхоногие моллюски (98%), наблюдалась в июле на ст. 1. На остальных станциях как в приустьевых участках рек, так и в открытой части залива преобладали олигохеты (48–95% биомассы) и хирономиды (5–40% биомассы).

В Свирской губе (ст. 17, 28 ГМ) количественные показатели зообентоса низки (180–420 экз./м², 0,18–0,84 г/м²). В июне биомассу бентоса определяли олигохеты (67%) и хирономиды (22%), а в июле-августе – олигохеты (67%) и двустворчатые моллюски (21%).

В 2017 г. как в июне, так и в июле-августе отмечался невысокий уровень развития амфипод, кото-

рые были представлены реликтовыми ракообразными *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars) и байкальским вселенцем *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing). Первый из них был более массовым. Встречаемость видов *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *G. fasciatus* в июне составила 30, 17 и 4%, а в июле–августе – 75, 22 и 3% соответственно. Бокоплав *M. affinis* встречался в широком диапазоне глубин от 6 до 135 м, но его количественные показатели изменялись в небольших пределах: численность – от 20 до 880 экз./м², биомасса – от 0,03 до 1,94 г/м². Максимальное развитие *M. affinis* наблюдалось в центре озера на глубине 68 м на ст. 65 в июле 2017 г. *P. quadrispinosa* регистрировался вдоль западного берега, в южной открытой части озера и вдоль восточного побережья на глубинах 15–38 м, его численность варьировала от 20 до 120 экз./м², биомасса – от 0,06 до 1,58 г/м². *G. fasciatus* был обнаружен только в бухте Петрокрепость на ст. 114, где его численность изменялась от 20 до 680 экз./м², биомасса – от 0,08 до 0,72 г/м². При этом в литоральной зоне данный вид обитает практически повсеместно, являясь доминантом во многих литоральных биотопах. Схожий уровень развития амфипод наблюдался также в 2013 [4] и 2016 гг.

Представляет интерес проанализировать, как изменялось количественное развитие макрозообентоса в лимнических зонах Ладоги в различные временные периоды (рис. 26).

Согласно данным, представленным в [52, 54], в более ранние годы (1957–1963), когда озеро находилось в олиготрофном состоянии, биомасса макрозообентоса в целом была невысока и равномерно снижалась с глубиной (рис. 26). В 1970-х и 1980-х гг. в результате антропогенного эвтрофирования биомасса бентоса значительно увеличилась в прибрежной и деклинальной зонах, несколько менее – в профундальной, и не изменилась в ультрапрофундальной [52]. При этом наблюдалось сходное распределение биомасс макрозообентоса по лимническим зонам с максимальным развитием сообщества в деклинальной зоне (рис. 26), наиболее оптимальной для формирования массовых скоплений макрофауны, в основном за счет *Monoporeia affinis* [51].

В 1990-х гг. происходит изменение распределения биомассы макрозообентоса как закономерная реакция на процесс антропогенного эвтрофирования 1970–1980-х гг. Эти изменения выразились в увеличении средней биомассы бентоса (медиана) в прибрежной

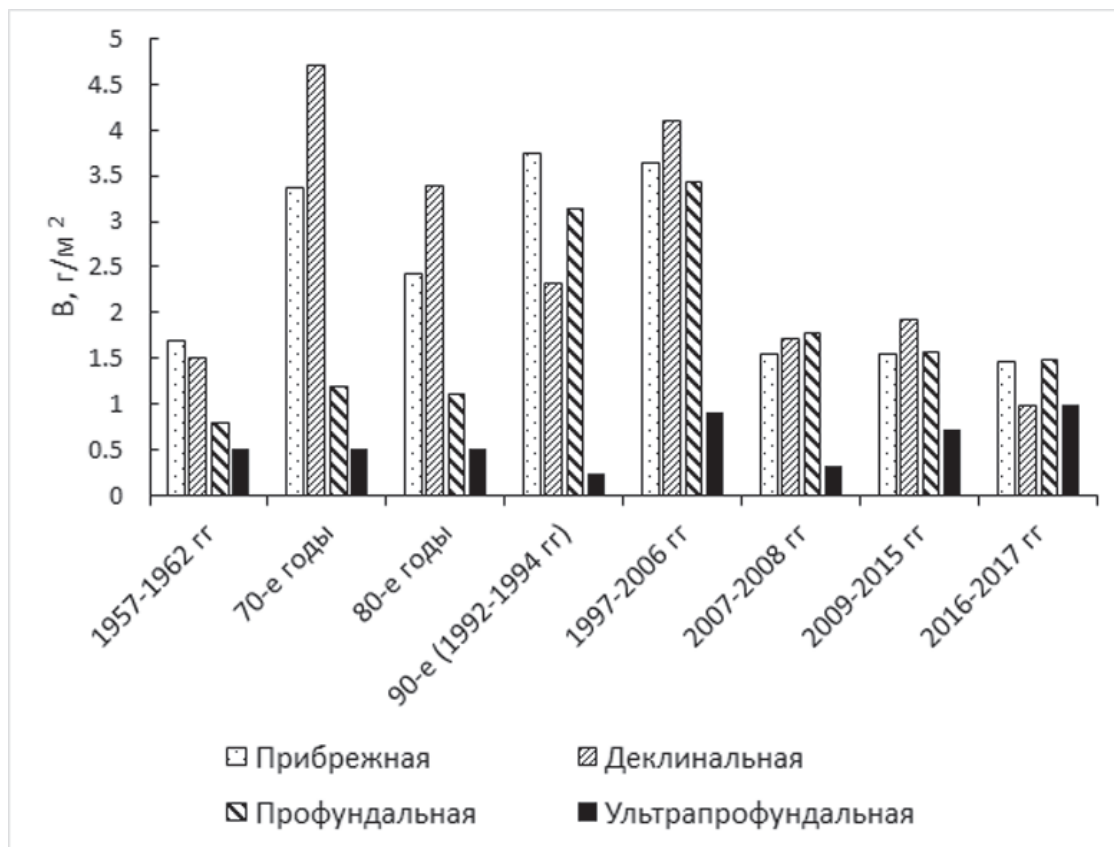


Рис. 26. Биомасса (медиана) макрозообентоса (B, г/м²) в лимнических зонах Ладожского озера в различные временные периоды

зоне и, особенно, в профундальной (рис. 26). Наиболее значительное увеличение количественного развития макробентоса в профундальной и ультрапрофундальной зонах отмечается в период (1997–2006 гг.), когда в озере в этих зонах стали формироваться скопления диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов, которые, очевидно, существенно увеличили трофические ресурсы для макрозообентоса, прежде всего для амфипод.

С началом постмезотрофного периода [44] (примерно с 2007 г.) развития озера, маркируемого прекращением образования скоплений диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов в донных биотопах профундали, произошли и значительные изменения в распределении биомассы макробентоса, которое сохраняется до настоящего времени. Так, в прибрежной, деклинальной и профундальной зонах биомасса сократилась более чем вдвое и находится примерно на одном уровне. В то же время наблюдается рост средней величины биомассы в ультрапрофундальной зоне (рис. 26), которая в 2016–2017 гг. оказалась такой же, как в деклинальной, и практически такой же, как в период (1997–2006 гг.) максимального развития макробентоса в озере.

Если сравнить средние значения макробентоса для всего озера (табл. 21), то период экосистемной дестабилизации (1997–2006 гг.) озера также характеризуется наибольшим развитием макробентоса. Для этого же периода отмечена максимальная биомасса макробентоса. В дальнейшем произошло значительное сокращение макробентоса, оцененное как по средней арифметической, так и по медиане (табл. 21).

Следует отметить достаточно высокие показатели коэффициента вариации биомассы макрозообентоса, обусловленные разнообразием природных условий в различных частях акватории озера и различным уровнем антропогенной нагрузки в отдельных районах. Результаты исследования 2017 г. показали, что в видовом составе донных биоценозов их доминирующий комплекс, соотношение основных групп, остается достаточно стабильным на протяжении последнего десятилетия. При этом отмечается тенденция увеличения средних значений биомассы в ультрапрофундальной зоне.

Мейзообентос

Характер изменения мейзообентоса в озере был подробно описан выше. Оценка изменений структуры и продукционных характеристик сообщества мейобентоса на прибрежных и глубоководных станциях с 2007 г. показала отсутствие нарушений и стабильное функционирование донных сообществ. Уровень количественного развития мейобентоса (особенно в профундальной и ультрапрофундальной зонах) (рис. 27) стал близок к тому, который был характерен для олиготрофного периода экологического состояния озера, описанного в [24].

Необходимо отметить довольно высокий уровень изменчивости развития сообщества (численность и биомасса) в отдельных зонах озера в разные годы (рис. 28).

Наблюдения за динамикой изменения структуры мейобентосного сообщества в центральной акватории озера за последнее десятилетие показали тен-

Табл. 21

Средние значения биомассы макрозообентоса (г/м²) и показатели их варьирования в Ладожском озере в различные временные периоды

Период, гг.	Среднее	Ошибка среднего	VAR	MAX	MIN	Медиана
1957–1963*	2,05	?	?	3,5	0,5	?
1970-е	2,44	1,12	0,79	4,70	0,50	2,28
1980-е	3,65	0,50	1,57	28,84	0,08	1,36
1990-е (1992–1994)	3,92	0,44	0,95	16,82	0,00	2,94
1997–2006	4,80	0,34	1,06	31,38	0,01	3,37
2007–2008	2,71	0,48	1,37	17,95	0,01	1,65
2009–2015	1,50	0,23	2,00	24,94	0,003	0,78
2016–2017	1,74	0,97	1,48	23,23	0,03	1,20

Примечание: * по [54].

денцию к улучшению состояния экосистемы озера, что проявляется в исчезновении скоплений диапаузирующих циклопов. По-видимому, до последних лет продолжающийся постмезотрофный период развития Ладожского озера характеризуется тем, что эволюция экосистемы приобрела «гистерезисный» характер [44], а возвращение экосистемы в менее трофное состояние сопровождается возвращением многих параметров развития различных сообществ гидробионтов к значениям, близким к уровням, которые характерны для природного состояния озера.

В 2017 г. отмечено значительное снижение количественных показателей и обеднение таксономического состава мейобентоса по сравнению с предыдущими годами, что особенно сильно проявилось на станциях прибрежной и деklinальной зон Ладожского озера (рис. 28). Лишь в профундальной зоне в численности и биомассе за последние 10 лет не происходило существенных изменений. Начиная с 2007 г. здесь наблюдаются стабильно невысокие численность и биомасса по сравнению с предыдущим периодом, когда на дне отмечались скопления диапаузирующих циклопов.

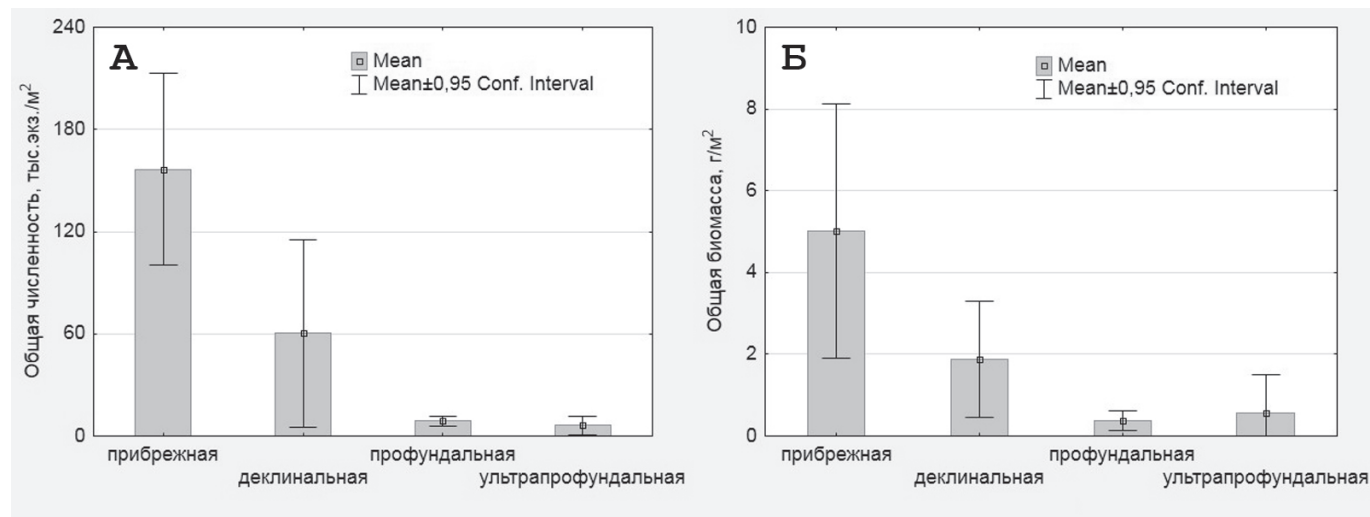


Рис. 27. Средние значения количественных показателей мейобентоса (А – численность, Б – биомасса) в разных зонах Ладожского озера в период после 2007 г.

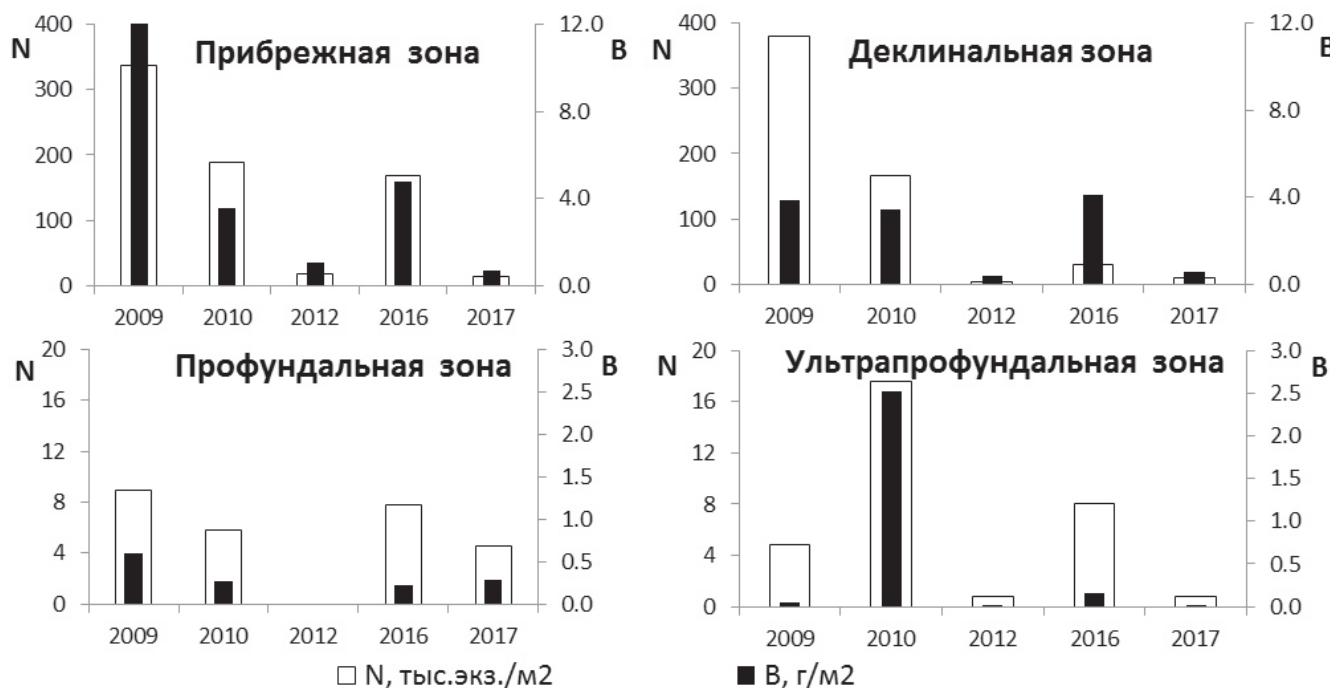


Рис. 28. Изменение численности и биомассы мейобентоса в период с 2009 по 2017 г. в разных зонах Ладожского озера

Имеющиеся данные по ст. 82, расположенной в про-
 фундаментальной зоне, позволяют проследить динамику
 изменения абсолютных значений и структуры
 мейобентоса за последнее десятилетие (рис. 29). Как
 показывают данные 2007 г. и последующих годов,
 там произошло снижение численности и биомассы
 мейобентоса в целом и исчезновение скоплений
 диапаузирующих циклопов, тогда как еще, например,
 в 2003 и 2004 гг. численность мейобентоса составляла
 128,5 и 95,5 тыс. экз./м², а биомасса – 2,63 и 1,68 г/м².
 Высокая биомасса сообщества на этой станции в
 2009 г. (1,94 г/м²) была обусловлена развитием таких
 групп, как Cladocera и Turbellaria. В 2017 г. на ст. 82
 отмечено самое низкое количественное развитие
 мейобентоса за последние годы (рис. 29). В составе

сообщества были обнаружены только нематоды,
 олигохеты и турбеллярии.

По результатам проведенных в 2016–2017 гг.
 работ было выявлено, что в целом нарушен
 экологический статус открытых акваторий
 Ладоги в связи с антропогенным влиянием не
 обнаружено. В биотопах двух зон риска (в районе
 Щучьего залива северо-западнее г. Приозерск
 (ст. 222), участок вблизи г. Питкяранта (ст. П1))
 (рис. 3) отмечено слабое развитие мейобентоса и
 низкое видовое разнообразие (2–4 вида), что, воз-
 можно, является следствием повышенного антропоген-
 ного воздействия в этих зонах – в настоящем (стоки
 Питкярантского ЦБК) и в прошлом (загрязненные
 грунты в районе сброса Приозерского ЦБК).

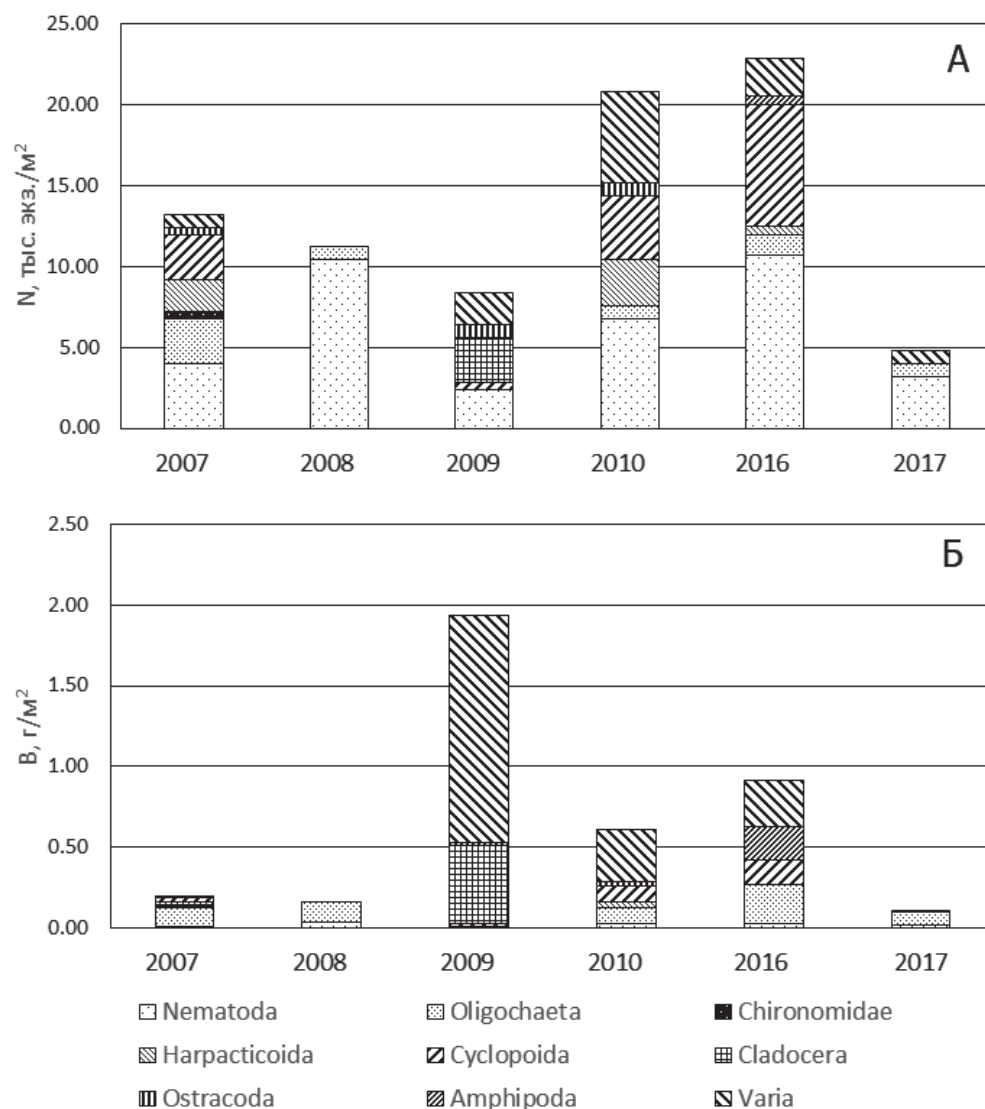


Рис. 29. Изменение численности (А) и биомассы (Б) мейобентоса и его структура на ст. 82 за десятилетний период

Литоральная зона: проблема чужеродных видов

Из большого числа вопросов, связанных с изучением литоральной зоны, в данной публикации мы остановимся только на одной проблеме, которая, по нашему мнению, является одной из самых актуальных для формирования и функционирования литоральной зоны Ладоги в настоящее время, а именно – на проблеме чужеродных видов. Несомненно, достаточно подробно вопросы экологии литоральной зоны Ладоги можно описать только в отдельной специальной публикации, подобно тому, как это сделано в [23].

Биологическое загрязнение является серьезной угрозой экологической безопасности Северо-Запада РФ. Отмечено [30], что вселение чужеродных видов является одним из основных факторов, воздействующих на структурно-функциональную организацию водных экосистем данного региона. При этом очевидно, что значение этого фактора будет возрастать по мере вселения новых видов и увеличения численности уже вселившихся видов. Проблема инвазивных видов носит глобальный характер, и, в частности, считается, что инвазивные виды-вселенцы представляют собой значительную угрозу биоразнообразию⁴.

До недавнего времени Ладожское озеро из-за своей холодноводности и низкой минерализации воды оставалось устойчивым в отношении инвазий видов беспозвоночных. Для восточной части Финского залива и эстуария р. Невы к 2015 г. было известно 45 чужеродных видов⁵, многие из которых могли бы теоретически проникнуть в Ладожское озеро. Однако в озеро смогли вселиться лишь некоторые потенциальные инвайдеры. Несмотря на небольшое общее число чужеродных видов в Ладоге в настоящее время, чрезвычайно велика, прежде всего, из-за ракообразных. Так в Ладоге к настоящему времени зафиксированы 4 вида ракообразных, проникших сюда из Финского залива: *Pontogammarus robustoides* (Sars), *Chelicorophium curvispinum* (Sars) (понто-каспийские амфиподы), *Eriocheir sinensis* Н. Milne-Edwards (китайский мохнаторукий краб) и *Nitocra spinipes* Boeck (солонатоводный вид) [14, 35], а также понто-каспийский циклоп *Paraegasilus rylovi* Markewitsch. Шестым видом-вселенцем (а по времени проникновения в озеро – первым) является *Gmelinoides fasciatus*, благодаря, в основном, которому экосистема Ладоги претерпела серьезные изменения в литоральной зоне [35].

По оценкам [23], основанным на экспериментальных и полевых исследованиях, в среднем около 10%

⁴ CBD: Invasive Alien Species. 2017. URL: <https://www.cbd.int/invasive> (дата обращения: 27.03.2018).

⁵ В Финском заливе обнаружены новые виды чужеродных организмов. 2015. URL: <http://www.infoeco.ru/index.php?id=1636> (дата обращения: 09.02.2018).

годовой продукции макрофитов в литоральной зоне Ладоги может потребляться популяцией *G. fasciatus*. При этом одним из результатов жизнедеятельности гмелиноидеса в литоральной зоне стал своеобразный мелиоративный эффект: численность остального макробентоса не только не уменьшилась, но увеличилась в литоральных биотопах, тогда как в некоторых из них до инвазии *G. fasciatus* бентосные макробеспозвоночные практически отсутствовали [25]. Возросли также суммарные показатели развития мейобентоса в различных растительных ассоциациях (численность – в 1,5–2,5 раза, биомасса – примерно в 2 раза) по сравнению с концом 1980-х и началом 1990-х годов, когда *G. fasciatus* еще отсутствовал во многих литоральных местообитаниях (рис. 30).

При этом численность многих групп в ассоциациях макрофитов увеличилась, но при этом сократилась их биомасса (рис. 30), что свидетельствует о том, что хищничество *G. fasciatus* привело к выеданию более крупных форм из состава мейобентоса. Так, например, из состава сообщества литорали практически исчезла крупная гарпактицида *Canthocamptus staphylinus* (Jurine), ранее обычный вид литорального мейобентоса [67].

В августе 2012 г. в Щучьем заливе Ладожского озера (рис. 2) была обнаружена амфипода *Micruropus possolskii* Sowinsky [3]. Несомненно, что *M. possolskii* был занесен в бассейн Ладожского озера в результате непреднамеренной интродукции вместе с *G. fasciatus*. Однако остается труднообъяснимым, почему он был обнаружен в Ладоге только в 2012 г. (через 27 лет после обнаружения гмелиноидеса) при достаточно подробных исследованиях литоральной зоны.

В настоящее время идет процесс активного распространения *M. possolskii* по литоральной зоне озера. Так, в 2013 г. кроме Щучьего залива данный вид был найден в устье р. Вуоксы в Приозерске, в 2014 г. – вдоль западного побережья в бухтах Владимирская и Далекая [30].

В августе 2014 г. численность и биомасса макробентоса в литорали этих бухт составили соответственно 4400 и 10340 экз./м², 16,69 и 22,42 г/м². Доминировали амфиподы (72–86% общей численности, 68–73% общей биомассы). При этом в бухте Владимирской вклад *M. possolskii* и *G. fasciatus* в биомассу амфипод был близким – 55,6 и 43,6%, а в бухте Далекой по биомассе доминировал *G. fasciatus* (66,5%). В 2017 г. вид был обнаружен в губе Петрокрепость (численность пока невысока – 40 экз./м²).

Исследования 2012–2017 гг. показывают, что в Щучьем заливе *M. possolskii* стабильно сосуществует совместно с *G. fasciatus*. Уровень количественного развития обоих видов достаточно высокий: биомасса *M. possolskii* может превышать 25 г/м², а биомасса *G. fasciatus* – более 63 г/м². При этом выявляется опре-

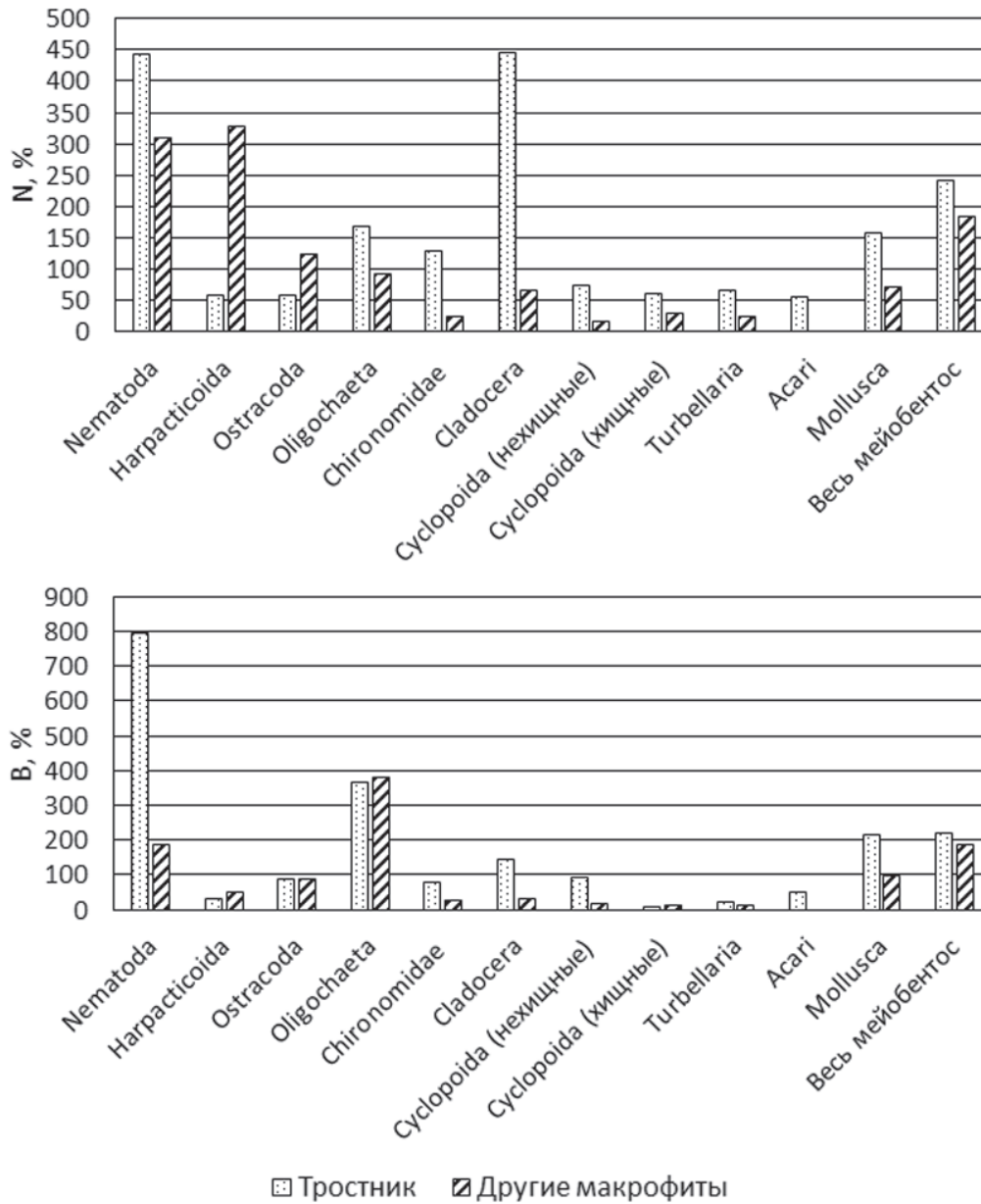


Рис. 30. Изменение средних значений численности (А) и биомассы (Б) основных групп и всего мейобентоса в 2006 г. по сравнению с 1990 г. (2006/1990 г., %) в ассоциациях тростника и других макрофитов

деленная дифференциация в распределении этих видов по биотопам. *G. fasciatus* предпочитает заросли тростника, где его доля в биомассе составляет 86–100% биомассы амфипод, а *M. possolskii* предпочитает песчаную или заиленную литораль (заиленный песок с растительными остатками), где его доля в биомассе амфипод может достигать 81%.

С 2016 г. отмечено увеличение роли амфипод в биотопах Щучьего залива, их численность в сообществе макрозообентоса в среднем выросла с 13 (2013 г.) до 27% (2016 г.) [30]. Причем на долю *M. possolskii*

приходилось до 50% численности и до 60% биомассы ракообразных. Значительные колебания в уровне количественного развития видов-вселенцев в заливе свидетельствуют о различной реакции видов на условия обитания в каждом конкретном году и о неустоявшихся взаимоотношениях между ними, указывая на продолжающиеся процессы трансформации экосистемы Щучьего залива, в том числе происходящие под воздействием инвазивных амфипод [30].

Таким образом, результаты исследований 2013–2017 гг. подтвердили факт натурализации байкальской

амфиподы *M. possolskii* в Ладожском озере, а также его активное распространение на юг. Открытым остается вопрос о его распространении к северу от Щучьего залива. Так, например, в 2017 г. вид не был найден в четырех обследованных разнотипных литоральных местообитаниях на о. Путсаари (61°30'25" с. ш.; 30°33'50" в. д.).

В озеро проникли также и указанные выше представители амфипод понто-каспийского комплекса, чему, вероятно, способствовал ряд причин: интенсификация судоходства, климатические изменения, повышенная минерализация воды в Волховской губе [29]. *Pontogammarus robustoides* был встречен в нескольких биотопах в губе в 2006 г. [68], а в 2009 г. был обнаружен *Chelicorophium curvispinum* [32]. Успешная натурализация данных видов в Ладожском озере была зафиксирована в ходе последующих исследований, но при этом не было выявлено их распространение за пределы Волховской губы, которые ограничивают зону обитания этих чужеродных амфипод в озере. Уже отмечалось [23, 30], что уровень количественного развития этих видов достаточно высок: численность – от 13 до 11640 экз./м² у *C. curvispinum* и от 2580 до 11240 экз./м² у *P. robustoides*, а биомасса соответственно – от 0,01 до 12,21 г/м² и от 35,71 до 82,56 г/м². Совместно с этими видами в Волховской губе обитает и *G. fasciatus*. Показатели его количественного развития также высоки (численность – 147–10860 экз./м² и биомасса – 0,16–26,41 г/м²), что, возможно, говорит о незначительном перекрывании их экологических ниш. В то же время *G. fasciatus* входит в состав рациона более крупного *P. robustoides* [5]. Современное распространение чужеродных амфипод в Ладожском озере представлено на рис. 31.

Кроме амфипод среди вселенцев-ракообразных примечательно вселение в Ладогу солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes*, которая обнаруживается в озере начиная с 2003 г. [13]. Интересным является тот факт, что ранее не было ни одного свидетельства того, что *N. spinipes* встречается в пресных водоемах, то есть вселение данного вида в Ладогу – это первый подобный зарегистрированный факт, который объясняется генетически закрепленной устойчивостью нитокры к резким колебаниям солености [13], что позволило виду адаптироваться к условиям низкоминерализованного Ладожского озера.

Исследования 2013–2014 гг. показали, что *N. spinipes* не встречается в условиях открытой скалистой литорали в заливах шхерного района. В 2014 г. данная гарпактицида не была обнаружена в составе мейобентоса у о. Мантинсаари, тогда как в 2006–2009 гг. вид был постоянным компонентом сообщества. В то же время с 2013 г. вид начал обнаруживаться в составе гарпактицид Щучьего залива, где раньше

он не встречался. В южной части озера *N. spinipes* в последние десять лет он отмечается стабильно. Таким образом, имеющиеся данные по перераспределению мест обитания вселенца (появление его в западной и исчезновение в восточной частях озера) говорят о продолжающемся активном внедрении данного вида в аборигенные сообщества озера. Одним из предпочтительных мест обитания вида являются ассоциации рдеста пронзеннолистного, где его доля в сообществе гарпактицид в летний период может достигать 33%. Распространению нитокры по озеру может благоприятствовать способность вида к миграциям в толщу воды. За все годы наблюдения над новой гарпактицидой в составе мейобентоса озера не отмечено его отрицательного влияния на аборигенные виды гарпактицид. *N. spinipes*, как правило, встречается одновременно с другими представителями местной фауны гарпактицид (часто с широко распространенными по всему озеру видами *Attheyella crassa* (Sars G.O.) и *Paracampylus schmeili* (Mrazek)). Более того, проигрывая конкуренцию аборигенным видам, вид-вселенец вытесняется из определенных мест обитания, как это наблюдалось, например, у о. Мантинсаари.

В составе зоопланктона Ладожского озера и его притоков выявлено два инвазивных вида: коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), имеющая происхождение из водоемов Северной Америки, и упоминавшийся выше циклоп *Paraegasilus rylovi* из Северного Каспия. Также данная коловратка регистрировалась нами в Охтинском водохранилище, на 17 станциях в озерах Ладожском и Онежском и в 6 реках (Свирь, Вуокса, Морье, Тулокса, Вытегра, Нева). Вид встречается как в прибрежной зоне водоемов, так и в пелагиали на разных горизонтах. Обнаружение коловратки в столь разнотипных по условиям обитания (в том числе различающихся по степени минерализации и качеству вод) водоемах подтверждает информацию о виде как организме с высокой экологической пластичностью, способствующей его активному расселению [60].

В 2011 и 2012 гг. *K. bostoniensis* регистрировалась на всей акватории Волховской губы, а в 2013 г. она отмечена в центральной части Ладожского озера. Незначительные показатели количественного развития коловратки в планктоне (0,1–34 тыс. экз./м³) свидетельствует о неустойчивом положении данного чужеродного вида в Ладожском озере. В то же время, в таких реках, как Морье, Тулема, Вуокса, Свирь, вид является постоянным, но не доминирующим элементом зоопланктона. В теплые время года *K. bostoniensis* имеет устойчивые популяции в литоральной зоне Ладоги, но в силу невысоких количественных характеристик развития роль коловратки в зоопланктоне невелика [30].

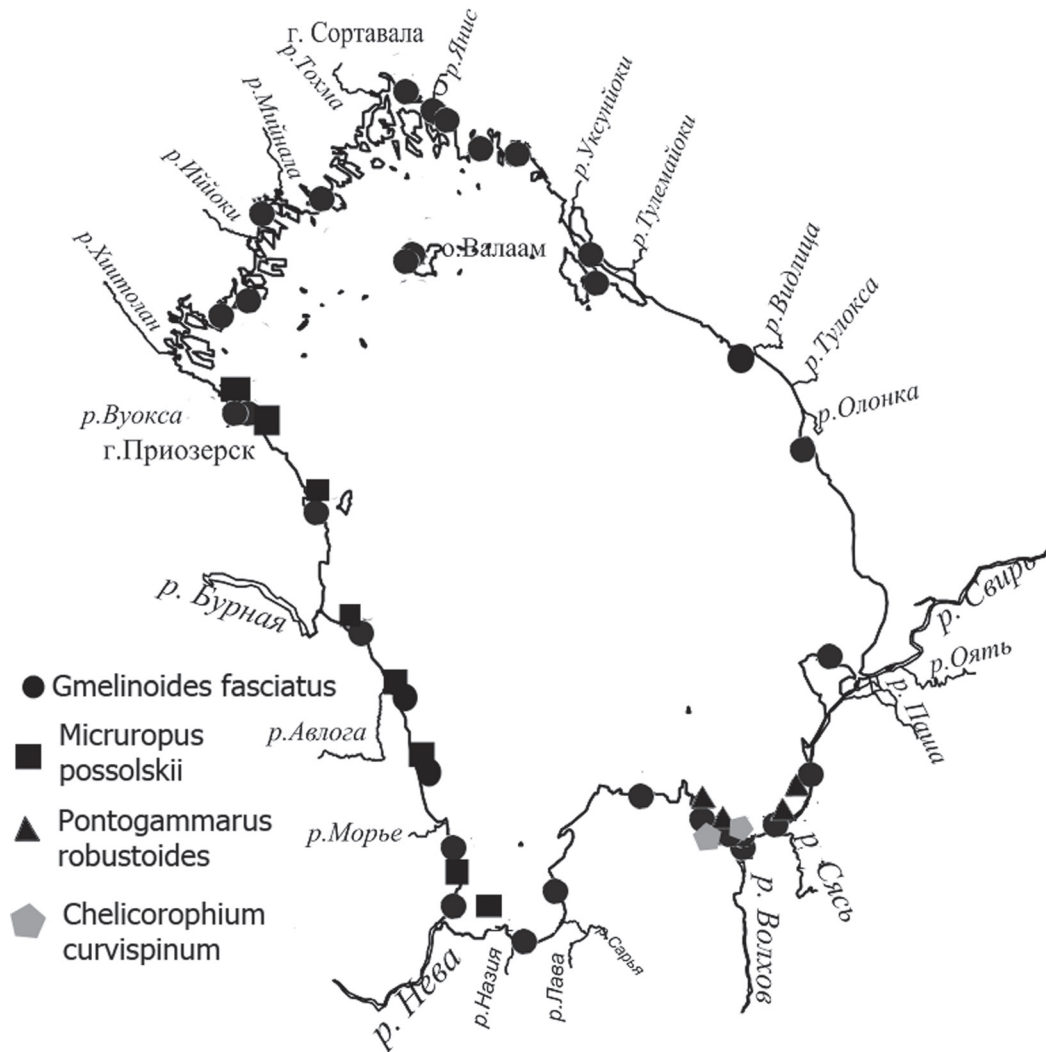


Рис. 31. Современное распространение чужеродных амфипод в Ладожском озере

Продолжающееся расселение вида в водоемах Европейской части России происходит, в основном, за счет водного транспорта [15, 60].

Второй зоопланктонный вселенец в Ладожском озере – циклоп *Paraegasilus rylovi* – был впервые обнаружен на прибрежном мелководье Волховской губы в июле 2011 г. Его присутствие и натурализация были подтверждены июльскими пробами 2012 и 2013 гг. Численность популяции, по-видимому, очень невелика, так как в пробах вид был представлен копеподами и самцами (20 экз./м³).

В ходе изучения перифитона озера выявлено 22 ранее обнаруженных вида диатомовых водорослей [30]: *Amphora fagediana* Krammer, *Aneumastus minor* Lange-Bertalot, *A. tusculus* (Ehrenb.) Mann & Stickle in Round, Crawford & Mann, *Stenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams & Round, *Encyonopsis sub-*

minuta Krammer & Reichardt, *Gomphonema minutum* (Ag.) Ag., *Karayevia clevei* (Grunow) Round et Bukhtiyarova, *Luticola mutica* (Kützing) Mann, *Navicula tri-punctata* (O.F. Müller) Bory, *Nitzschia acicularis* (Kützing) W.Smith, *N. clausii* Hantzsch, *N. paleacea* Grunow, *N. pusilla* Grunow, *Placoneis clementis* (Grunow) Cox, *Plagiotropis lepidoptera* (Greg.) Kuntze, *Planothidium dubium* (Grunow) Round et Bukhtiyarova, *P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Round et Bukhtiyarova, *Psammothidium bioretii* (Germain) Round et Bukhtiyarova, *Pseudostaurosira parasitica* (W.Smith) Morales, *Tabularia fasciculata* (Agardh) Williams & Round и *Tryblionella levidensis* W. Smith. Многие из обнаруженных видов характеризуются повышенными требованиями к минерализации воды и приводятся в списках диатомей Балтийского моря [73]. Данные виды могут считаться инвазивными видами. Наиболее обильны

и часто встречаются среди инвазивных диатомей Ладоги три вида – *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) Schmidt, *G. minutum* и *P. lepidoptera*.

Среди высшей водной растительности озера наибольшее значение имеют следующие чужеродные виды: элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.) и рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.). Элодея канадская имеет наиболее широкое распространение в озере (включая Валаамский архипелаг). Типичными биотопами произрастания элодеи являются илистые и мелкопесчаные литоральные местообитания в скрытых от волнобоя заливах и бухтах, где вид может формировать как монодоминантные, так и смешанные растительные ассоциации. Часто *E. canadensis* произрастает совместно с рдестом травянистым, урутью очередноцветковой и урутью колосистой. Фитомасса элодеи канадской может достигать 32 г сух. в./м² (бухта Владимирская) [30], а относительное участие в проективном покрытии литорали составляет 4–15%. Регулярные наблюдения в озере показывают, что элодея канадская не оказывает выраженного негативного влияния на аборигенную растительность, более того, в зарослях элодеи создаются условия для интенсивного развития бентосной и фитофильной фауны.

Результаты рассмотрения межгодовой динамики структуры сообщества водных растений в Волховской губе показывают увеличение обилия и распространения инвазивных видов макрофитов, таких как рдест гребенчатый (*P. pectinatus*) и рогоз узколистый (*Tupha angustifolia* L.).

Имеющиеся факты свидетельствуют, что инвазия чужеродных видов-гидробионтов в водные экосистемы Северо-Запада Европейской части РФ, в том числе в крупнейшее европейское озеро Ладожское, в настоящее время протекает интенсивно. В ближайшие годы не исключены серьезные экосистемные трансформации, например, в Ладожском озере.

Как показали наши исследования на Ладожском озере, некоторые из проникающих в озеро видов-вселенцев способны натурализоваться в новых для них местообитаниях. Однако не все из этих видов оказывают значимое влияние на аборигенные сообщества, трансформируя экосистемные потоки вещества и энергии (как, например, инвазивные амфиподы). Также можно сказать, что натурализовавшиеся виды-вселенцы в Ладожском озере вошли в состав гидробиоценозов, во многом осваивая новые экологические ниши и формируя новые трофические взаимосвязи между отдельными компонентами биоценозов. Наиболее значимое влияние в этом отношении демонстрируют чужеродные виды амфипод, функционирование популяций которых и распространения по новым

биотопам в озере, а также за его пределы, как в случае с *Gmelinoides fasciatus*, приводит к существенным экосистемным трансформациям.

В то же время, в случае с Ладожским озером, полученные результаты не позволяют говорить о том, что вселение в озеро новых видов привело к существенным отрицательным последствиям для аборигенных сообществ гидробионтов озера в целом. Скорее можно говорить об обогащении биоразнообразия за счет вселившихся видов, которые иногда могут оказывать даже мелиоративный эффект, повышая разнообразие и количественное развитие литоральных сообществ. Имеющиеся факты позволяют говорить о том, что вселившиеся в Ладогу виды занимают (данный процесс продолжается) экологические ниши, в незначительной степени перекрывающиеся с таковыми аборигенных видов, например, по трофическим ресурсам. Оценка реальных последствий биологических инвазий в Ладоге и близком по генезису Онежском озере должна быть индивидуальна для каждого водоема с обязательным изучением биологии и экологии вселившихся видов.

Практические мероприятия по предупреждению и контролю биологического загрязнения водных экосистем Северо-Запада Европейской части РФ в условиях глобализации экономики и изменений климата могут носить только превентивный характер и требуют принятия срочных, обязательных и согласованных мер как на национальном, так и международном уровне.

Заключение

Объединяя данные по всем основным гидробиологическим сообществам на основании исследований последнего десятилетия (2007–2017 гг.), можно заключить, что трофический статус центральной части акватории Ладожского озера оценивается как слабomezотрофный (при олиготрофном характере гипolimниона), северной – как олиготрофный, западной – как мезотрофный, южной части (Свирская и Волховская губы) – как слабоэвтрофный. Средние величины биомассы фитопланктона и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро в целом как мезотрофный водоем. Состояние биотической компоненты экосистемы озера может быть охарактеризовано как пост-мезотрофное с формированием новых специфических черт и характеристик основных сообществ водоема, что определяет совершенно новый этап в развитии экосистемы Ладоги.

Воды Ладожского озера могут быть охарактеризованы как «чистые» и «очень чистые», за исключением отдельных акваторий в прибрежной зоне в районе «горячих точек» [23], где загрязнение и эвтро-

фирование могут вызывать определенные локальные нарушения состояния озерной среды. Эти процессы подлежат обязательному тщательному контролю, так как они по-прежнему несут угрозу всей экосистеме озера. При этом в настоящее время вектор ее развития определяется, в основном, естественными факторами природной среды в конкретных климатических условиях.

Для литоральной зоны озера наиболее значимой является трансформация биоценозов, вызываемая популяциями видов-вселенцев.

Следует особо отметить, что ни в коем случае нельзя допускать увеличения антропогенной нагрузки на озеро, его загрязнения, поскольку этот огромный водоем имеет большую *инерционность*, и если произойдет сдвиг в его экологическом состоянии в худшую сторону, то возврат озера в благоприятное состояние при принятии даже всех необходимых мер займет не менее 2–3 десятилетий.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2018-0001.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алексеев ВР. Диапауза ракообразных: Эколого-физиологические аспекты. М.: Наука; 1990.
2. Балущкина ЕВ, Винберг ГГ. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. В кн.: Винберг ГГ, редактор. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука; 1979, с. 169-72.
3. Барбашова МА, Малявин СА, Курашов ЕА. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере. Росс журн биол инвазий. 2013;(3):16-23.
4. Барбашова МА. Оценка количественного развития сообществ макрозообентоса открытых районов Ладожского озера. В кн.: Румянцев ВА, Поздняков ШР, редакторы. Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладожский симпозиум). Сборник научных трудов конференции. СПб.: Лема; 2016. с. 74–80.
5. Березина НА, Максимов АА. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря. Журн Сибирского федерального университета. Сер. Биол 2016;9(4):409-26.
6. Бульон ВВ. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука; 1983.
7. Васильков ГВ, Грищенко ЛИ, Енгашев ВГ. Болезни рыб. Справочник. М.: Агропромиздат; 1989.
8. Винберг ГГ, Лаврентьева ГМ, ред. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР; 1984.
9. Винберг ГГ, Лаврентьева ГМ, науч. ред. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР; 1981.
10. Гусаков БЛ, Тержевик АЮ. Лимническое районирование и особенности озерных процессов в лимнических зонах. В кн.: Петрова НА, Тержевик АЮ, ред. Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука; 1992. с. 21-6.
11. Гусева КА. К методике учета фитопланктона. Тр Ин-та биол вдхр. 1959;2:44-51.
12. Давыдова ОА, Климов ЕС, Ваганова ЕС, Ваганов АС. Влияние физико-химических факторов на содержание тяжелых металлов в водных экосистемах. Ульяновск: УлГТУ; 2014. 167 с.
13. Дудакова ДС. Инвазия солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes* (Boeck, 1865) (Crustacea: Soperoda: Harpacticoida) в Ладожское озеро. Росс журн биол инвазий. 2011;(4):2-16.
14. Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности СЗУГКС в 1987 году. Л.: Гидрометеиздат; 1988.
15. Жданова СМ, Лазарева ВИ, Баянов НГ, Лобуничева ЕВ, Родионова НВ, Шурганова ГВ, Кулаков ДВ, Ильин МЮ. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах европейской России. Росс журн биол инвазий. 2016;9(3):8-22.
16. Китаев СП. Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. М.: Наука; 1984.
17. Китаев СП. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2007.
18. Коколия ТГ. О развитии водного гриба Лептомитуса и других компонентов биологических обрастаний в р. Неве. В кн.: Федоров НФ, ред. Санитарное состояние реки Невы. Л.: ЛИСИ;

- 1967, с. 110-26.
19. Копылов АИ, Косолапов ДБ. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоемов. В кн.: Румянцев ВА, Трифонова ИС, ред. Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем; 2006 (23-27 октября); СПб.: ЛЕМА; 2007. с. 176-81.
 20. Коркишко НН, Кулиш ТП, Петрова ТН, Черных ОН. Водное гуминовое вещество в воде озера и процесс его трансформации. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 111-7.
 21. Кочарян АГ. Особенности трансформации форм существования тяжелых металлов в системе р. Волга – Северный Каспий (по материалам натуральных исследований). Вода: химия и экология. 2012;12(54):16-25.
 22. Кузнецов СИ. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.: Наука; 1952.
 23. Курашов ЕА, редактор. Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История; 2011.
 24. Курашов ЕА. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб.: Алга-Фонд; 1994.
 25. Курашов ЕА. Результаты исследования мейобентоса больших озер. Значение мейобентоса для мониторинга. В кн.: Филатов НН, ред. Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2000. с. 223-30.
 26. Курашов ЕА. Мейобентос профундали и закономерности его изменения. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 211-24.
 27. Курашов ЕА. Мейобентос озера Констанц: структура сообщества, выделение групп сходных биотопов и оценка последствий эвтрофирования. Биол внутр вод. 2004;4:69-78.
 28. Курашов ЕА. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса. В кн.: Гусаков ВА, ред. Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции; 2007 окт 2-7; Россия, Борок; Нижний Новгород: Вектор ТиС; 2007. с. 5-35.
 29. Курашов ЕА, Авинский ВА, Летанская ГИ, Капустина ЛЛ, Барбашова МА. Современное состояние экосистемы Ладожского озера. В кн.: VI Всероссийский гидрологический съезд; 2004 сент-окт 28-1; Санкт-Петербург. СПб.: Гидрометеиздат; 2004. с. 206-7.
 30. Курашов ЕА., Барбашова МА, Русанов АГ, Дудакова ДС, Трифонова МС, Родионова НВ, Алешина ДГ. Роль чужеродных видов в трансформации экосистемы Ладожского озера. Материалы 1-й международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения» (11–15 сент 2017). Петрозаводск; 2017. с. 535-42.
 31. Курашов ЕА, Беляков ВП. Роль мейофауны в бентосном сообществе разнотипных озер Латгалии. Гидробиол журн. 1987;23(2):46-50.
 32. Курашов ЕА, Дудакова ДС. Деэвтрофирование Ладожского озера: свидетельство структурной организации и количественного развития мейобентоса. В кн.: Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского; 2010 окт-нояб 30-2; Ярославль: Принтхаус; 2010. с. 163-7.
 33. Курашов ЕА, Барбашова МА, Панов ВЕ. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере. Росс журн биол инвазий. 2010;(3):62-72.
 34. Курашов ЕА, Барбашова МА, Барков ДВ, Русанов АГ, Лаврова МС. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера. Росс журн биол инвазий. 2012;(2):87-104.
 35. Лакин ГФ. Биометрия. Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высшая школа; 1990.
 36. Летанская ГИ. Мониторинг фитопланктона Ладожского озера. В кн.: Филатов НН, ред. Ладожское озеро. Мониторинг исследования современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000; с. 168-78.
 37. Летанская ГИ. Протопопова ЕВ. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005–2009 гг.) Биол внутр вод. 2012;4:17-24.
 38. Линник ПН, Васильчук ТА. Роль гумусовых веществ в процессах комплексообразования и детоксикации (на примере водохранилищ Днепра). Гидробиол журн. 2001;37(4):98-112.
 39. Литвинов МА, Дудка ИА. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л.: Наука; 1977.
 40. Панов ВЕ, Павлов АМ. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника. Гидробиол журн. 1986;22(6):87-8.

41. Петрова НА, Иофина ИВ, Капустина ЛЛ, Кулиш ТП, Петрова ТН, Расплетина ГФ. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.). Экол химия. 2005;14(4):209-34.
 42. Петрова НА, Петрова ТН, Сусарева ОМ, Иофина ИВ. Особенности эволюции экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного эвтрофирования. Водные ресурсы. 2010;37(5):580-9.
 43. Пидопличко НМ. Атлас мукоральных грибов. Киев: Наукова думка; 1975.
 44. Поздняков ДВ, Коросов АА, Петрова НА, Петтерссон ЛХ, Грассл Х. Исследование «гистерезисного» характера возвращения Ладожского озера из мезотрофного состояния. Исследование Земли из космоса. 2009;1:45-59.
 45. Полякова ТН. Макрозообентос. В кн.: Филатов НН, Куликова ТП, Лозовик ПА, ред. Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 1998. с. 94-6.
 46. Попов АИ. Гуминовые вещества: свойства, строение, образование. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.
 47. Пырина ИЛ, Трифонова ИС. Исследования продуктивности фитопланктона Ладожского озера. Гидробиол журн. 1979;4:26-31.
 48. Романенко ВИ, Кузнецов СИ. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука; 1974.
 49. Румянцев ВА, Кондратьев СА, ред. Ладога. СПб.: Нестор-История; 2013.
 50. Семенова ТА. Антропогенная изменчивость микроскопических грибов в водных экосистемах (на примере водоемов Среднего Поволжья). Тольятти: ИЭВБ РАН; 1994.
 51. Слепухина ТД. Особенности развития макрозообентоса в разных озерных зонах. В кн.: Петрова НА, Тержевик АЮ, ред. Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука; 1992. с. 214-8.
 52. Слепухина ТД, Алексеева НА. Донные беспозвоночные. В кн.: Петрова НА, ред. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука; 1982. с. 181-90.
 53. Солнцева НП. Общие закономерности трансформации почв в районах добычи нефти (формы проявления, основные процессы, модели). В кн.: Глазовская МА, ред. Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука; 1988, с. 23-41.
 54. Стальмакова ГА. Зообентос Ладожского озера. Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Л.: Наука; 1968. с. 4-70.
 55. Терехова ВА. Микобиота в мониторинге водных экосистем. Микол и фитопатол. 1995; 29(1):36-40.
 56. Терехова ВА. Микромикеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука; 2007.
 57. Терехова ВА, Швед ЛГ. Численность и биомасса микроскопических грибов в малых реках Среднего Поволжья. Биол внутр вод. 1992;95:21-5.
 58. Уломский СН. Мезобентос пелогена уральских озер. Изв Всесоюз научн.-исслед ин-та озерного и речного рыбного хоз. 1957;39:133-45.
 59. Черных ОА, Петрова ТН. Металлы. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 86-93.
 60. Шурганова ГВ, Гаврилко ДЕ, Ильин МЮ, Кудрин ИА, Макеев ИС, Золотарёва ТВ, Жихарев ВС, Голубева ДО, Горьков АС. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах и водотоках Нижегородской области. Росс журн биол инвазий. 2017;10(3):122-35.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Alekseyev VR. Diapauza Rakoobraznykh: Ekologo-Fiziologicheskiye Aspekty. [Diapause of Crustaceans: Ecological and physiological aspects]. Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
 2. Balushkina YeV, Vinberg GG. [Correlation between body mass and length in planktonic animals]. In: Vinberg GG, ed. Obshchie Osnovy Izucheniya Vodnykh Ekhosistem. Leningrad: Nauka; 1979. p. 169-72. (In Russ.)
 3. Barbashova MA, Malyavin SA, Kurashov YeA. [The first finding of a Baykal amphipod *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in the lake Ladoga]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2013;(3):16-23. (In Russ.)
 4. Barbashova MA. [Assessment of the quantitative development of macrozoobenthos communities in the open regions of the lake Ladoga]. In: Rumyantsev BA, Posdnyakov ShR, eds. Vserossiyskaya Konferentsiya po Krupnym Vnutrennim Vodoyemam (V Ladozhskiy Simpozium). Sbornik Nauchnykh Trudov Konferentsii. Saint Petersburg: Lema; 2016. p. 74-80. (In Russ.)
 5. Berezina NA, Maksimov AA. [Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea]. Zhurnal Sibirskogo Federalnogo Universiteta Seriya Biologiya. 2016; 9(4):409-26. (In Russ.)
 6. Bul'on VV. Pervichnaya Produktsiya Planktona Vnutrennikh Vodoyemov. [The Primary Produc-

- tion of Plankton in Inland Water Bodies]. Leningrad: Nauka; 1983. (In Russ.)
7. Vasilkov GV, Grishchenko LI, Yengashev VG. Bolezni Ryb Spravochnik. [Fish Diseases. Reference Manual]. Moscow: Agropromizdat; 1989. (In Russ.)
 8. Vinberg GG, Lavrentyeva GM, eds. Metodicheskiye Rekomendatsii po Sboru i Obrabotke Materialov pri Gidrobiologicheskikh Issledovaniyakh na Presnovodnykh Vodoemakh. Zooplankton i Yego Produktiya. [Methods of Collection and Processing of Materials upon Hydrobiological Studies of Freshwater Bodies. Zooplankton and its Production]. Leningrad: GosNIORKh, ZIN RAN. 1984. (In Russ.)
 9. Vinberg GG, Lavrentyeva GM, eds. Metodicheskiye Rekomendatsii po Sboru i Obrabotke Materialov pri Gidrobiologicheskikh Issledovaniyakh na Presnovodnykh Vodoyemakh. Fitoplankton i Yego Produktiya. [Methods of Collection and Processing of Materials upon Hydrobiological Studies of Freshwater Bodies. Phytoplankton and its Production]. Leningrad: GosNIORKh, ZIN RAN. 1981. (In Russ.)
 10. Gusakov BL, Terzhevik AYu. [Liminal zoning and the features of lake processes in liminal zones]. In: Petrova NA, Terzhevik AYu, eds. Ladozhskoe Ozero Kriterii Sostoyaniya Ekosistemy. Saint Petersburg: Nauka; 1992. p. 21-6. (In Russ.)
 11. Guseva KA. [The methodology of phytoplankton accounting]. Trudy Instituta Biologii Vodokhranilisch. 1959;2:44-51. (In Russ.)
 12. Davydova OA, Klimov YeS, Vaganova YeS, Vaganov AS. Vliyaniye Fiziko-Khimicheskikh Faktorov na Soderzhaniye Tiyazhelykh Metallov v Vodnykh Ekosistemakh. [The Influence of Physicochemical Factors on the Content of Heavy Metals in Aquatic Ecosystems]. Ulyanovsk: UIGTU; 2014. (In Russ.)
 13. Dudakova DS. [Invasion of brackish water harpacticoid *Nitocra spinipes* (Boeck, 1865) (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) into lake Ladoga]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2011;(4):2-16. (In Russ.)
 14. Anonymous. Yezhegodnik Kachestva Poverkhnostnykh Vod Sushi po Gidrobiologicheskim Pokazateliam na Territorii Deyatelnosti SZUGKS v 1987 Godu. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1988. (In Russ.)
 15. Zhdanova SM, Lazareva VI, Bayanov NG, Lobnicheva EV, Rodionova NV, Shurganova GV, Kulakov DV, Il'in MYu. [Distribution and ways of dispersion of the American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in water bodies of European Russia]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2016; 9(3):8-22. (In Russ.)
 16. Kitayev SP. Ekologicheskkiye Osnovy Bioproduktivnosti Ozer Razlichnykh Prirodnykh Zon. [The Ecological Bases of Bioproductivity in Lakes Attributed to Different Natural Zones]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)
 17. Kitayev SP. Osnovy Limnologii dlia Gidrobiologov i Ikhtiologov. [Fundamentals of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyi Tsentr RAN; 2007. (In Russ.)
 18. Kokoliya TG. [The development of the aqueous fungus *Leptomytus* and other components of biological fouling in the river Neva]. In: Sanitarnoye Sostoyaniye Reki Nevy. Leningrad: LISI; 1967. p. 110-26. (In Russ.)
 19. Kopylov AI, Kosolapov DB. [Microbial indicators of eutrophication of freshwater ecosystems]. In: Rumyantsev VA, Trifonova IS, eds. Bioindikatsiya v Monitoringe Presnovodnykh Ekosistem. Saint Petersburg: LEMA; 2007. p. 176-81. (In Russ.)
 20. Korkishko NN, Kulish TP, Petrova TN, Chernykh ON. [Aqueous humic substance and its transformation in lake water]. In: Rumyantsev VA, Drabkova VG, eds. Ladozhskoye Ozero – Proshlote, Nastoyashcheye, Budushcheye. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 111-7. (In Russ.)
 21. Kocharyan AG. [Specific features of transformation of heavy-metal forms in the river system Volga – North Caspian (field data)]. Voda Khimiya i Ekologiya. 2012;12(54):16-25. (In Russ.)
 22. Kuznetsov SI. Rol Mikroorganizmov v Krugovoroote Veschestv v Ozerakh. [The Role of Microorganisms in Substance Turnover in Lakes]. Moscow: Nauka; 1952. (In Russ.)
 23. Kurashov YeA, ed. Litoralnaya Zona Ladozhskogo Ozera. [The Littoral Zone of Ladoga Lake]. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya; 2011. (In Russ.)
 24. Kurashov YeA. Meyobentos Kak Komponent Ozernoy Ekosistemy. [Meiobenthos as a Component of Lake Ecosystems]. Saint Petersburg: Alga-Fond; 1994. (In Russ.)
 25. Kurashov YeA. [The results of studying the meiobenthos of large lakes. The importance of meiobenthos for monitoring]. In: Ladozhskoe Ozero. Monitoring, Issledovaniye Sovremennogo Sostoyaniya i Problemy Upravleniya Ladozhskim Ozerom i Drugimi Bolshimi Ozerami. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchniy Tsentr RAN; 2000. p. 223-30. (In Russ.)
 26. Kurashov YeA. [The profundal meiobenthos and the patterns of it changes]. In: Ladozhskoye Ozero – Proshloe, Nastoyashcheye, Budushcheye. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 211-24. (In Russ.)
 27. Kurashov YeA. [Meiobenthos of the lake Constance: Community structure, discrimination of

- clusters of similar biotopes and assessment of the consequences of eutrophication]. *Biologiya Vnutrennikh Vod.* 2004; 4:69-78. (In Russ.)
28. Kurashov YeA. [Methods for and approaches to quantitative studies of freshwater meiobenthos]. In.: *Aktualnye Voprosyi Izucheniya Mikro-, Mezo- i Fauny Zarosley Presnovodnykh Vodoyemov. Tematicheskiye Lektsii i Materialy Mezhdunarodnoy Shkoly-Konferentsii.* Nizhniy Novgorod: Vektor TiS; 2007. p. 5-35. (In Russ.)
 29. Kurashov YeA, Avinskiy VA, Letanskaya GI, Kapustina LL, Barbashova MA. [Current state of Ladoga Lake ecosystem]. In.: *VI Vserossiyskiy Gidrologicheskiy Zvezd.* Saint Peterburg: Gidrometeoizdat; 2004. p. 206-7. (In Russ.)
 30. Kurashov YeA, Barbashova MA, Rusanov AG, Dudakova DS, Trifonova MS, Rodionova NV, Aleshina DG. [The role of alien species in the transformation of Lake Ladoga ecosystem]. In.: *Materialy 1 Mezhdunarodnoy Konferentsii "Ozera Yevrazii: Problemy i Puti Ikh Resheniya"*. Petrozavodsk; 2017. p. 535-42. (In Russ.)
 31. Kurashov YeA, Belyakov VP. [The role of meiofauna in the benthic communities of different lakes in Latgale]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1987;23(2):46-50. (In Russ.)
 32. Kurashov YeA, Dudakova DS. [De-eutrophication of the lake Ladoga: Evidence of the structural organization and quantitative development of meiobenthos]. In.: *Ekologiya Vodnykh Bespozvonochnykh. Sbornik Materialov Mezhdunarodnoy Konferentsii, Posvyaschennoy 100-letiyu so Dnya Rozhdeniya F.D. Mordukhaya-Boltovskogo.* Yaroslavl: Printkhaus; 2010. p. 163-7. (In Russ.)
 33. Kurashov YeA, Barbashova MA, Panov VYe. [The first finding of a Ponto-Caspian amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Ladoga]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy.* 2010;(3):62-72. (In Russ.)
 34. Kurashov YeA, Barbashova MA, Barkov DV, Rusanov AG, Lavrova MS. [Invasive amphipods as a factor of Ladoga Lake ecosystem transformation]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy.* 2012;(2):87-104. (In Russ.)
 35. Lakin GF. *Biometriya Uchebnoye Posobiye.* Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. (In Russ.)
 36. Letanskaya GI. [Monitoring of phytoplankton in the lake Ladoga]. In.: *Filatov NN, ed. Ladozhskoye Ozero. Monitoring Issledovaniya Sovremennogo Sostoyaniya i Problemyi Upravleniya Ladozhskim Ozerom i Drugimi Bolshimi Ozerami.* Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2000; p. 168-78. (In Russ.)
 37. Letanskaya GI, Protopopova YeV. [The current state of phytoplankton in the lake Ladoga (2005-2009)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod.* 2012;5(4):310-6. (In Russ.)
 38. Linnik PN, Vasilchuk TA. [The role of humic substances in complexation and detoxification processes (as exemplified with Dnieper reservoirs)]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 2001;37(5):98-112. (In Russ.)
 39. Litvinov MA, Dudka IA. *Metody Issledovaniya Mikroskopicheskikh Gribov Presnykh i Solenykh (Morskikh) Vodoyemov. [Methods for Studying Microscopic Fungus in Fresh and Marine waters.]* Leningrad: Nauka; 1977. (In Russ.)
 40. Panov VYe, Pavlov AM. [Quantitative monitoring of aquatic invertebrates in reed beds]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1986;22(6):87-8. (In Russ.)
 41. Petrova NA, Iofina IV, Kapustina LL, Kulish TP, Petrova TN, Raspletina GF. [Anthropogenic eutrophication of the lake Ladoga: The of ecosystem transformation in 1975–2004]. *Ekologicheskaya Khimiya.* 2005;14(4):209-34. (In Russ.)
 42. Petrova NA, Petrova TN, Susareva OM, Iofina IV. [Specific features of Ladoga Lake ecosystem under anthropogenic eutrophication]. *Vodnye Resursy.* 2010;37(5):674-83. (In Russ.)
 43. Pidoplichko NM. *Atlas Mukoralnykh Gribov. [Atlas of Mucor Fungi]*. Kiev: Naukova Dumka; 1975. (In Russ.)
 44. Pozdnyakov DV, Korosov AA, Petrova NA, Pettersson LKh, Grassl Kh. [Studies of a "hysteretic" nature of Lake Ladoga coming back from its mesotrophic state]. *Issledovaniye Zemli iz Kosmosa.* 2009;1:45-59. (In Russ.)
 45. Polyakova TN. *Makrozoobentos.* In.: *Filatov NN, Kulikova TP, Lozovik PA, eds. Sovremennoye Sostoyaniye Vodnykh Obyektov Respubliki Kareliya po Rezultatam Monitoringa 1992–1997 gg.* Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyy Tsentr RAN; 1998. p. 94-6. (In Russ.)
 46. Popov AI. *Guminovye Veshchestva: Svoystva, Stroyeniye, Obrazovaniye. [Humic Substances: Properties, Structure, and Formation]*. Saint Petersburg: Izdatel'stvo SPbGU; 2004. (In Russ.)
 47. Pyrina IL, Trifonova IS. [Studies of phytoplankton productivity in the lake Ladoga]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1979;4:26-31. (In Russ.)
 48. Romanenko VI, Kuznetsov SI. *Ekologiya Mikroorganizmov Presnykh Vodoyemov. [Ecology of Freshwaters Microorganisms]*. Leningrad: Nauka; 1974. (In Russ.)
 49. Rummyantsev VA, Kondratev SA, eds. *Ladoga. St. Petersburg: Nestor-istoriya; 2013.* (In Russ.)
 50. Semenova TA. *Antropogennaya Izmenchivost Mikroskopicheskikh Gribov v Vodnykh Ekosistech-*

- makh (na Primere Vodoyemov Srednego Povolzhya). [Anthropogenic Variability of Microscopic Fungi in Aqueous Ecosystems (as Exemplified with Mid-Volga Region Reservoirs)]. Tolyatti: IEVB RAN; 1994. (In Russ.)
51. Slepukhina TD. [The specific features of macrozoobenthos development in different lacustrine zones]. In: Petrova NA, Terzhevnik AYU, ed. Ladozhskoe Ozero – Kriterii Sostoyaniya Ekosistemy. Saint Petersburg: Nauka; 1992. p. 214-8. (In Russ.)
 52. Slepukhina TD, Alekseyeva NA. [Benthic invertebrates]. In: Petrova NA, ed. Antropogennoye Evtrofirovaniye Ladozhskogo Ozera. Leningrad: Nauka, 1982. p. 181-90. (In Russ.)
 53. Solntseva NP. [General patterns of soils transformation in oil production areas (manifestation forms, basic processes, models)]. In: Glazovskaya MA, ed. Vosstanovleniye Neftezagriaznennykh Pochvennykh Ekosistem. Moscow: Nauka; 1988. p. 23-41. (In Russ.)
 54. Stalmakova GA. [Zoobenthos of Ladoga Lake]. In: Biologicheskkiye Resursy (Zoologiya) Ladozhskogo Ozera. Leningrad: Nauka, 1968. p. 4-70. (In Russ.)
 55. Terekhova VA. [Fungi in monitoring of aquatic ecosystems]. Mikologiya i Fitopatologiya. 1995; 29(1):36-40. (In Russ.)
 56. Terekhova VA. Mikromitsety v Ekologicheskoy Otsenke Vodnykh i Nazemnykh Ekosistem. [Micromycetes in ecological evaluation of aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow: Nauka; 2007. (In Russ.)
 57. Terekhova VA, Shved LG. [Abundance and biomass of microscopic fungi in small rivers of Middle Volga]. Biologiya Vnutrennikh Vod. 1992;95:21-5. (In Russ.)
 58. Ulomskiy SN. [Mesobenthos of the pelogene of Ural lakes]. Izvestiya Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Ozer'nogo i Rechnogo Rybnogo Khozyaystva; 1957;39:133-45. (In Russ.)
 59. Chernykh OA, Petrova TN. [Metals]. In: Rummyantsev VA, Drabkova VG, eds. Ladozhskoye Ozero – Proshloe, Nastoyashchee, Budushchee. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 86-93. (In Russ.)
 60. Shurganova GV, Gavrilko DYe, Il'in MYu, Kudrin IA, Makeyev IS, Zolotareva TV, Zhikharev VS, Golubeva DO, Gor'kov AS. [Distribution of the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (rotifera: brachionidae) in reservoirs and streams of Nizhniy Novgorod region]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2017;10(3):122-35. (In Russ.)
 61. Bird DF, Kallf J. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. Can J Fish Aquat Sci. 1984;41(7):1015-23.
 62. Baudoin MF, Scoppa P. Acute toxicity of various metals to freshwater zooplankton. Bull Environ Contain Toxicol. 1974;12:745-75.
 63. Boulion VV, Hakanson LA. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes. Ecol Model 2003;160:91-114.
 64. Florence TM, Batley GE. Chemical speciation in natural waters. CRC Critical Rev Anal Chem.1980;9(3):219-96.
 65. Hobbie LE, Daley RI, Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl Environ Microbiol. 1977;33(5):1225-8.
 66. Holopainen AL, Letanskaya GI. Effects of nutrient load on species composition and productivity of phytoplankton in Lake Ladoga. Boreal Env Res. 1999;4:215-27.
 67. Kovalenko V. Chlorophyll-a studies. In: Filatov N, Heinonen P, eds. Results of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa Conducted in the Summer of 1990. Helsinki; 1997. p. 25-9.
 68. Kurashov YeA. Distribution and summer diapause of *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) (Copepoda: Harpacticoida) in Lake Ladoga. Hydrobiologia. 1996;320(1-3):191-6.
 69. Kurashov YeA, Barbashova MA. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. Aquatic Invasions. 2008;3(2):253-6.
 70. Lepisto L. Phytoplankton studies. In: Filatov N, Heinonen P, eds. Results of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa Conducted in the Summer of 1990. Helsinki; 1997. p. 34-42.
 71. Lodder J. The Yeast. A Taxonomic Study. Amsterdam-London; 1970.
 72. Petrova N. The phytoplankton of Ladoga and Onega lakes and its recent successional changes. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol. 1987;25:11-8.
 73. Snoeijls P, Potapova M. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. The Baltic Marine Biologist Publication 3. Uppsala: Opulus Press; 1995.
 74. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on Oceanographic Methodology. Paris: Imprimerie Rolland-Paris; 1966.