



УДК 574.583:556.55(470.22)

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА УРОЗЕРО (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2020 Ю. Ю. Фомина, М. Т. Сярки

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, Петрозаводск 185030, Россия*  
*E-mail: rambler7780@rambler.ru*

**Аннотация.** Озеро Урозеро имеет статус государственного регионального гидрологического памятника природы Республики Карелия. Водоем характеризуется высокой прозрачностью и качеством воды. В последние десятилетия на территории республики отмечено изменение климата, колебания температурного режима и количества осадков, что может повлиять на состояние водных экосистем. В работе дана оценка современного состояния зоопланктона пелагиали оз. Урозеро. Уловы производились сетным методом в мае, июле и сентябре 2018 г. на глубоководной станции в центре озера. В пелагиали озера было обнаружено 25 таксонов зоопланктона рангом до рода и ниже (веслоногих — 8, ветвистоусых — 8, коловраток — 9). Видовой состав и доминантный комплекс зоопланктонного сообщества был устойчивым и не изменился с 50-х гг. прошлого века. Сезонные изменения в сообществе соответствуют характерным для озер Карелии закономерностям. Вертикальное распределение зоопланктона имеет особенности, обусловленные высокой прозрачностью воды. Концентрация основной массы организмов глубже 10 м на всем протяжении вегетационного периода вызвана распределением пищевых ресурсов и/или влиянием рыб-планктофагов. Летние значения численности (27,35 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (0,906 г/м<sup>3</sup>), а также функциональные (продукция 57 ккал/м<sup>2</sup> за сезон) показатели зоопланктона оз. Урозеро соответствуют олиготрофному статусу планктонной системы.

**Ключевые слова:** сезонная динамика, биоразнообразие, биотический баланс, прозрачность, вертикальное распределение, зоопланктон

## CURRENT STATE OF ZOOPLANKTON IN LAKE UROZERO (THE REPUBLIC OF KARELIA)

Yu. Yu. Fomina, M. T. Syarki

*Northern Water Problems Institute KarRC RAS, Petrozavodsk 185030, Russia*  
*E-mail: rambler7780@rambler.ru*

**Abstract.** Lake Urozzero is a state regional hydrological natural monument of the Republic of Karelia. This water body is characterized by high transparency and high water quality. During the recent decades, climatic changes and fluctuations in temperature and precipitation have been observed in the investigated area, all of which may

affect the state of aquatic ecosystems. The modern state of zooplankton in the pelagic zone of Lake Urozero has been assessed based on the observations, carried out in May, July and September, 2018. Catches were extracted using the net method at a deepwater station in the center of the lake. In the pelagic zone of the lake, 25 species and groups were identified up to the genus and lower (8 species of copepods, 8 species of cladocerans, and nine species of rotifers). The species composition and dominant complex of the zooplankton community was stable and has not changed since the 1950s. Seasonal changes in the community correspond to the regularities typical for the lakes of Karelia. The vertical distribution of zooplankton has some specific features, stemming from high transparency of the water. During the growing season, most organisms are concentrated below 10 m due to the distribution of food resources and/or the influence of planktonophagous fish species. Summer values of the abundance (27,350 ind./m<sup>3</sup>) and biomass (0.906 g/m<sup>3</sup>), as well as functional (production of 57 kcal/m<sup>2</sup> per season) zooplankton indicators of Lake Urozero correspond to the oligotrophic status of the plankton system.

**Keywords:** seasonal dynamics, biodiversity, biotic balance, transparency, vertical distribution, zooplankton

## ВВЕДЕНИЕ

Республика Карелия — богатейший водными ресурсами регион России. Здесь расположено более 61,1 тыс. озер и 26,7 тыс. рек, экосистемы многих из них сохранили свой естественный статус [1]. Для оценки качества воды и состояния водных сообществ был организован мониторинг водных объектов. Наряду с гидрохимическими и гидробиологическими показателями (фитопланктон, бактериопланктон, макрозообентос) производится оценка по показателям зоопланктона [2].

Озеро Урозерио — государственный региональный гидрологический памятник природы в составе заказника «Урозерио». Водоемы Карелии отличаются повышенной цветностью воды, ее невысоким качеством и низкой биопродуктивностью. Среди них озеро выделяется высоким качеством воды и прозрачностью. Воды озера слабо окрашены (3 град), содержат небольшое количество гумусовых органических веществ, прозрачность достигает 9–10 м [3]. В озеро Урозерио не впадает ни одного притока. Питание озера грунтовое и атмосферное.

В последние десятилетия Карелию затронуло изменение климата. Здесь отмечено повышение средней годовой температуры воздуха, смещение дат начала и окончания сезонов, увеличение продолжительности летнего и теплого периодов года, увеличение годовых сумм атмосферных осадков за счет интенсивности их выпадения [4, 5]. Кроме того, в последние годы зафиксировано преобладание мягких зим, слабое промерзание почвы, увеличение стока с заболоченных территорий, что увеличивает цветность воды [6]. Подобные изменения факторов среды влияют на функционирование водных сообществ. Например, повышение цветности может привести к снижению продуктивности озерного фитопланктона, уменьшению

размеров рачкового планктона, а также снижению скорости роста рыб [7–9]. С изменением температурного режима зафиксировано перераспределение отдельных групп и видов зоопланктона [10, 11], а также сдвиги в их жизненных циклах [12]. Влияние факторов в различной степени прослеживается в течение всего годового цикла, поэтому актуальным является изучение сезонной динамики зоопланктона и его функционирования на протяжении всего вегетационного периода.

Целью работы является оценка современного состояния зоопланктона, его сезонной динамики и функционирования в озере Урозерио.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Урозерио принадлежит бассейну Балтийского моря и расположено в нижней части водосбора реки Шуя, которая является притоком Онежского озера. Координаты центра: 61°56' с. ш., 34°06' в. д. Площадь зеркала озера составляет 13,4 км<sup>2</sup>, максимальная глубина — 35 м, средняя — 12 м, объем водной массы достигает 0,161 км<sup>3</sup> [3].

Комплексные исследования проводились весной, летом и осенью: 11 мая, 24 июля и 24 сентября 2018 г. (9 проб) на станции в центре озера (глубина 32,5 м) (рис. 1). Пробы отбирались и обрабатывались стандартными методами [13]. Для облова в мае и сентябре использовалась сеть Джели (диаметр входного отверстия 18 см с размером пор 100 мкм) на горизонтах 0–5, 5–10 м и 10–дно. Горизонты облова в июле — 0–8, 8–15 м и 15–дно.

Таксономическая идентификация видов проводилась по «Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1» [14]. Расчет биомассы производили по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела гидробионтов [15] отдельно по размерно-поло-возрастным

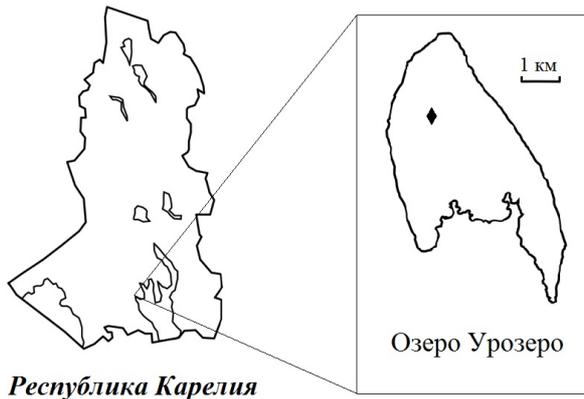


Рис. 1. Карта-схема места отбора проб

Fig. 1. Outline map of the sampling location

группам для каждого вида, а затем суммировались по пробам и рассчитывались средневзвешенные величины по станции.

Доминантные комплексы выделялись по численности и биомассе. За нижнюю границу доминиро-

вания принимали 10 % от суммарной численности. Индекс Шеннона–Уивера рассчитывали для каждого сезона [16]. Индекс сапробности вычисляли с учетом сапробных характеристик видов, скорректированных для водоемов Карелии [17]. Продукция и функциональные характеристики вычислялись физиологическим методом с помощью общепринятых для зоопланктона коэффициентов [13].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Видовой состав

За время исследования в пелагиали озера Урозери отмечено 25 таксонов зоопланктона рангом до рода и ниже (веслоногих — 8, ветвистоусых — 8, коловраток — 9) (табл. 1).

Количество видов изменялось по сезонам от 14 весной до 19 в летний период. Доминантный комплекс состоял из обычных для озер Карелии видов. Основу весеннего планктона составляли *Bosmina* cf.

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона пелагиали озера Урозери по сезонам

Table 1. Species composition of the zooplankton in the pelagic zone of Lake Urozero by seasons

№ п/п No.	Вид / Species Copepoda	Месяц / Month		
		V	VII	IX
1	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863	+	+	+
2	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	+	+
3	<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	–	+	+
4	<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	–	+	+
5	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	–	+	+
6	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+	+	+
7	<i>Cyclops</i> sp.	–	+	–
8	<i>Acanthocyclops</i> sp.	–	+	+
	Cladocera			
9	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	+	–	–
10	<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	–	+	+
11	<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	+	+	+
12	<i>Ceriodaphnia quadrangular</i> (Müller, 1785)	–	–	+
13	<i>Daphnia (Daphnia) cristata</i> Sars, 1862	–	+	+
14	<i>D. (Daphnia) longiremis</i> Sars, 1862	+	–	–
15	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. longispina</i> Leydig, 1860	+	+	+
16	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	–	+	+
	Rotifera			
17	<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	+	+
18	<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+	+
19	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	–	+	–
20	<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+	+	+
21	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+
22	<i>Polyarthra dolychoptera</i> Idelson, 1925	+	–	+
23	<i>Asplanchna</i> sp.	+	+	+
24	<i>Philodina</i> sp.	–	–	+
25	<i>Synchaeta</i> sp.	+	–	–

*longispina* (11 %), *Kellicottia longispina* (29 %), науплии циклопов (35 %). Летом основную роль в сообществе играли ветвистоусые рачки *Bosmina (E) cf. coregoni* (37 %), *Daphnia (D.) cristata* (26 %); веслоногие рачки (за счет науплий и взрослых рачков *Eudiaptomus gracilis*, *Eurytemora lacustris*, *Thermocyclops oithonoides*) и коловратки (виды рода *Asplanchna*) занимали примерно равные доли. Осенью преобладали *Thermocyclops oithonoides* (21 %), *Daphnia (D.) cristata* (12 %), *Bosmina (E.) cf. coregoni* (8 %), наибольшую роль играла коловратка *Conochilus unicornis*, которая достигала 40 %. Во все сезоны отмечен крупный реликтовый рачок *Limnocalanus macrurus*.

Преыдушие исследования [18–20] показывают, что в конце 1940-х гг. в озере Урозеро доминирующими видами являлись *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*, были широко распространены веслоногие рачки *Eudiaptomus gracilis*, *Heteroscope appendiculata*. Отмечены характерные ветвистоусые рачки *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*, *Holopedium gibberum*, *Chidorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Leptodora kindtii*. Коловратки были представлены *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*. Кроме того, зафиксированы *Limnocalanus macrurus*, *Keratella cochlearis*, *Conochilus unicornis*.

В 2000-х гг. [3] среди массовых видов отмечают *Eudiaptomus gracilis*, *Thermocyclops oithonoides*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Bosmina longispina*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*,

*Asplanchna priodonta*. В видовой состав входил *Limnocalanus macrurus*.

За исследуемый период (с 1946 по 2018 г.) количество идентифицируемых видов варьировало от 24 до 40 и зависело от методических особенностей, периодов отбора проб и районов исследования.

Таким образом, современный видовой состав и доминантный комплекс зоопланктона озера Урозеро не изменился с первой половины XX века, что указывает на устойчивость планктонной системы водоема.

Индекс Шеннона–Уивера по биомассе в 2018 г. варьировал по сезонам от 2,32 (весна) до 2,80 (осень), в среднем составляя 2,6 за вегетационный период. Согласно И.Н. Андрониковой [16], такие значения индекса соответствуют олиготрофному типу озер.

*Количественные характеристики*

За исследованный вегетационный период количественные показатели зоопланктона варьировали по сезонам в 4 раза по численности и в 21 раз по биомассе (табл. 2, 3). Максимальная биомасса была отмечена летом, в период максимального прогрева водных масс. Показатели биомассы (летние и средние за вегетационный период) соответствуют олиготрофному статусу водоема [16, 21]. Показатели летней и осенней численности были близки, что, по-видимому, указывает на существование максимума между съемками в августе.

Изменения в соотношении основных таксономических групп зоопланктона отражают сезонные

**Таблица 2.** Общая численность и соотношение основных групп зоопланктона озера Урозеро по сезонам  
**Table 2.** Total abundance and ratio of the zooplankton main groups in Lake Urozero by seasons

Сезон / Season	Общая численность, тыс. экз./м <sup>3</sup> Total abundance, th. ind./m <sup>3</sup>	Соотношение основных групп, % Ratio of the main groups, %		
		Copepoda	Cladocera	Rotifera
Весна / Spring	8,23	<b>53,5</b>	11,2	<b>35,3</b>
Лето / Summer	<b>27,35</b>	15,7	<b>65,5</b>	12,9
Осень / Autumn	<b>32,22</b>	<b>35,4</b>	21,3	<b>43,3</b>

**Таблица 3.** Общая биомасса и соотношение основных групп зоопланктона озера Урозеро по сезонам  
**Table 3.** Total biomass and ratio of the zooplankton main groups in Lake Urozero by seasons

Сезон / Season	Общая биомасса, г/м <sup>3</sup> Total biomass, g/m <sup>3</sup>	Соотношение основных групп, % Ratio of the main groups, %		
		Copepoda	Cladocera	Rotifera
Весна / Spring	0,042	<b>37,8</b>	<b>43,9</b>	18,3
Лето / Summer	<b>0,906</b>	19,7	<b>60,5</b>	19,8
Осень / Autumn	0,470	<b>37,1</b>	<b>43,5</b>	19,4

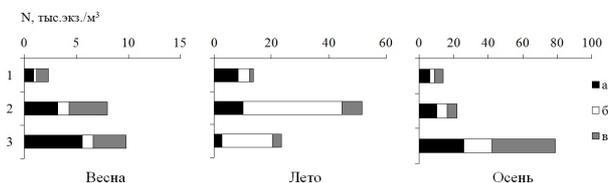
закономерности динамики его структуры. Весной по численности преобладали веслоногие рачки (более 50 %) и коловратки (35 %), по биомассе доминировали веслоногие и ветвистоусые рачки (около 40 % каждая группа). Летом основная роль в сообществе принадлежала ветвистоусым рачкам: по численности и биомассе они составляли более 60 %. В осенний период был зафиксирован пик численности коловраток и увеличение их роли в сообществе (более 40 %), в то же время по биомассе ведущую роль продолжали играть ветвистоусые (свыше 40 %). Осенью также увеличилась доля веслоногих рачков по численности и биомассе (более 35 %) (табл. 2, 3).

#### Вертикальное распределение зоопланктона по численности

Вертикальное распределение зоопланктона озера Урозера имеет свои особенности.

В мае температура воды варьировала в узких пределах от 6,3 °С у поверхности до 4,1 °С в придонных слоях. В этот период большая часть сообщества зоопланктона (около 89 %) в столбе воды сосредоточена в слоях ниже 5 м (рис. 2).

В июле слой эпилимниона достигал 8 м с температурой воды в среднем 21,5 °С, в гипolimнионе температура находилась в пределах 6,0–4,5 °С.



**Рис. 2.** Вертикальное распределение численности ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) зоопланктона озера Урозера в разные сезоны

Весна и осень: 1 — слой 0–5 м; 2 — слой 5–10 м; 3 — слой 10–дно;

Лето: 1 — слой 0–8 м; 2 — слой 8–15 м; 3 — слой 15–дно;

а — веслоногие; б — ветвистоусые; в — коловратки

**Fig. 2.** Vertical distribution of zooplankton abundance ( $N$ , th. ind./m<sup>3</sup>) in Lake Urozero in different seasons

Spring and autumn: 1 — layer 0–5 m; 2 — layer 5–10 m; 3 — layer 10–bottom;

Summer: 1 — layer 0–8 m; 2 — layer 8–15 m; 3 — layer 15–bottom;

a — Copepoda; б — Cladocera; в — Rotifera

Основная масса летнего (85 %) зоопланктона в столбе воды также была сконцентрирована в слоях ниже 5 м.

В сентябре температура поверхностного слоя составляла 14,8 °С, в придонных слоях — 7–8 °С. Наибольшая численность зоопланктона осенью отмечена в слое ниже 15 м.

В небольших озерах Карелии в период существования прямой стратификации вод количество зоопланктона достигает максимума в верхнем, наиболее прогретом 5-метровом слое воды. В озере Урозере во все сезоны независимо от температуры воды происходило заглубление зоопланктона. Такое необычное распределение зоопланктона связано с высокой прозрачностью водоема.

Так, по данным Е.В. Текановой [22], в условиях высокой прозрачности и высокой инсоляции максимальные значения концентрации хлорофилла  $\alpha$  в воде наблюдались в слоях глубже 10 м; именно там и была сосредоточена основная масса фитопланктона.

Кроме того, в озере Урозере обитают типичные рыбы-планктофаги — ряпушка и корюшка [20]. Известно, что риск потребления рыбами вызывает суточные миграции организмов зоопланктона [23, 24]. Возможно, хорошо видимые днем в прозрачной воде крупные рачки спускаются в более темные глубокие слои.

Таким образом, вертикальное распределение зоопланктона в большей степени зависело от концентрации кормовых ресурсов в глубоких слоях воды и влияния рыб-планктофагов, а не от температуры воды.

#### Функциональные показатели зоопланктона

Были рассчитаны функциональные показатели зоопланктона и его трофических групп. Продукция зоопланктона каждого из трофических уровней (мирные и хищные) (табл. 3) и Р/В-коэффициент за вегетационный период (8,5) соответствуют олиготрофному статусу [16].

Произведен расчет энергетического баланса пелагического планктона озера за вегетационный период. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона озера составляла в среднем 22,1 мкгС/л·сут [22]. Общая величина первичной продукции с учетом периода исследований (136 суток), толщины фотического слоя (двойная прозрачность, или примерно 20 м) и ослабления фотосинтеза с глубиной составила 210 ккал/м<sup>2</sup> за сезон (табл. 4).

Вычисленный рацион мирного планктона превышает первичную продукцию на 38 %, что свидетельствует об использовании дополнительных

**Таблица 4.** Элементы биотического баланса в пелагическом планктоне озера Урозера (ккал/м<sup>2</sup> за сезон)  
**Table 4.** Components of biotic balance in the pelagic plankton of Lake Urozero (kcal/m<sup>2</sup> per season)

Продукция фитопланктона (P1) Phytoplankton production (P1)	Трофическая группа Trophic group	Рацион (C) Consumption (C)	Продукция (P) Production (P)	Траты (R) Respiration (R)
210	Зоопланктон Zooplankton	325	57	146
	Мирный Grazing	290	53	123
	Хищный Predatory	35	4	23

источников пищи из аллохтонного органического вещества (детрит и бактериопланктон), что является обычным для олиготрофных озерных систем Северо-Запада России [25].

Эти соотношения согласуются с общими представлениями о биотическом балансе трофических уровней в озерном планктоне и подтверждают низкую рыбопродуктивность озера.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В озере Урозера доминантный комплекс представлен *Eudiaptomus gracilis*, *Thermocyclops oithonoides*, *Bosmina* cf. *longispina*, *Daphnia* (*D.*) *crustata*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna* sp. Видовой состав и доминирующие виды зоопланктона оз. Урозера не изменились с 40-х гг. прошлого века, что указывает на устойчивость планктонной системы.

Высокие показатели индекса разнообразия, летние значения численности (27,35 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (0,906 г/м<sup>3</sup>), а также функциональные показатели (продукция 57 ккал/м<sup>2</sup> и P/B-коэффициент 8,5 за вегетационный период) зоопланктона оз. Урозера соответствуют олиготрофному статусу.

Сезонные изменения в сообществе соответствуют характерным для озер Карелии закономерностям.

Высокая прозрачность воды озера Урозера обуславливает необычное для озер Карелии вертикальное распределение зоопланктона. Зоопланктеры предпочитают слои воды глубже 5 м во все исследованные периоды. Вертикальное распределение основной массы организмов зависит от концентрации пищевых ресурсов, влияния рыб-планктофагов и в меньшей степени от температуры воды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Куликова Т.П. Зоопланктон водных объектов Республики Карелия (Россия): История изучения, основные направления исследований, видовой состав, библиография. Рига: LAP Lambert Academic Publishing, 2017. 125 с.
- Куликова Т.П., Сярки М.Т. Зоопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. / Под ред. П.А. Лозовика, Т.П. Куликовой, Н.Н. Мартыновой. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2007. С. 54–62.
- Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н.Н. Филатова, В.И. Кухарева. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2013. 464 с.
- Назарова Л.Е. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии // Известия Русского географического общества. 2014. Т. 146, № 4. С. 27–33.
- Назарова Л.Е. Атмосферные осадки в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 9. С. 114–120. doi: 10.17076/lim56.
- Калинкина Н.М., Теканова Е.В., Сабылина А.В., Рыжаков А.В. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Известия РАН. Серия географическая. 2019. № 1. С. 62–72. doi: 10.31857/S2587-55662019162-72.
- Jones R.I. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229, issue 1. Pp. 73–91.
- Soranno P.A., Carpenter S.P., He X. Zooplankton biomass and body size // The trophic cascade in lakes / S.P. Carpenter, J.F. Kitchell. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, 1993. Pp. 72–188.
- Rask M., Appelberg M., Hesthagen T., Tammi J., Beier U., Lappalainen A. Fish status survey of Nordic lakes — species composition, distribution, effects of environmental changes // TemaNord. 2000. No. 508. Pp. 1–58.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохрани-

- лица: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 6. С. 564–574.
11. Izmet's'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E., Ferwerda C.J., Gray D.K., Woo K.H., Pislegina H.V., Krashchuk L.S., Shimaraeva S.V., Silow E.A. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // *Great Lakes Research*. 2016. Vol. 42, issue 1. Pp. 6–17. doi: 10.1016/j.jglr.2015.11.006.
  12. Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12, issue 4. Pp. 652–661. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x.
  13. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Г.Г. Винберга, Г.М. Лаврентьевой. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
  14. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
  15. Балущкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / Под ред. Г.Г. Винберга. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1979. С. 58–72.
  16. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб: Наука, 1996. 189 с.
  17. Рекомендации по определению сапробности с учетом биологических особенностей планктонных организмов Карелии / Сост. Т.П. Куликова. Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР, 1983. 6 с.
  18. Гордеев О.Н. Урозера — тип олиготрофного водоема средней Карелии // Ученые записки Карело-Финского государственного университета. Биологические науки. 1948. Т. 3, вып. 3. С. 110–125.
  19. Гордеев О.Н. Озеро Урозера // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство : справочник. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1959. С. 263–269.
  20. Ильмаст Н.В., Кучко О.П., Милянчук Н.П. Водные экосистемы особо охраняемых природных территорий Карелии // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17, № 6. С. 299–303.
  21. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2007. 395 с.
  22. Теканова Е.В. Современное состояние экосистемы озера Урозера (Карелия) по продукционно-деструкционным показателям // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 5. С. 83–89. doi: 10.17076/eco980.
  23. Gliwicz M.Z. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton // *Nature*. 1986. Vol. 320. Pp. 746–748. doi: 10.1038/320746a0.
  24. Pinel-Alloul P. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 300. Pp. 17–42.
  25. Бульон В.В. Автохтонное и аллохтонное органическое вещество в трофической цепи озерных экосистем // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321, № 2. С. 115–128.

## REFERENCES

1. Kulikova T.P. Zooplankton vodnykh ob'ektov Respubliki Kareliya (Rossiya): Istoriya izucheniya, osnovnye napravleniya issledovaniy, vidovoy sostav, bibliografiya [Zooplankton of water bodies of the Republic of Karelia (Russia): History of the study, main research directions, species composition, bibliography]. Riga: LAP Lambert Academic Publishing, 2017, 125 p. (In Russian).
2. Kulikova T.P., Syarki M.T. Zooplankton [Zooplankton]. In: *Sostoyanie vodnykh ob'ektov Respubliki Kareliya po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 gg.* [Status of water objects in Republic of Karelia according to 1998–2006 monitoring results]. P.A. Lozovik, T.P. Kulikova, N.N. Martynova. (Eds.). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN [Karelian Research Centre of RAS] Publ., 2007, pp. 54–62. (In Russian).
3. Ozera Karelii. Spravochnik [Lakes of Karelia. Reference book]. N.N. Filatov, V.I. Kukharev. (Eds.). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN [Karelian Research Centre of RAS] Publ., 2013, 464 p. (In Russian).
4. Nazarova L.E. Izmenchivost' srednikh mnogoletnikh znacheniy temperatury vozdukha v Karelii [Variability of average long-term air temperature values in Karelia]. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* [The Russian Geographical Society Herald], 2014, vol. 146, no. 4, pp. 27–33. (In Russian).
5. Nazarova L.E. Atmosfernye osadki v Karelii [Precipitation over the territory of Karelia]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS], 2015, no. 9, pp. 114–120. doi: 10.17076/lim56. (In Russian).
6. Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Sabylina A.V., Ryzhakov A.V. Izmeneniya gidrokhimicheskogo rezhima Onezhskogo ozera s nachala 1990-kh godov [Changes in the hydrochemical regime of Onego Lake since the early 1990s]. *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya* [Bulletin of the Russian Academy of Sciences: Geographics], 2019, no. 1, pp. 62–72. doi: 10.31857/S2587-55662019162-72. (In Russian).
7. Jones R.I. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 1992, vol. 229, issue 1, pp. 73–91.
8. Soranno P.A., Carpenter S.P., He X. Zooplankton biomass and body size. In: *The trophic cascade in lakes*.

- S.P. Carpenter, J.F. Kitchell. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, 1993, pp. 72–188.
9. Rask M., Appelberg M., Hesthagen T., Tammi J., Beier U., Lappalainen A. Fish status survey of Nordic lakes — species composition, distribution, effects of environmental changes. *TemaNord*, 2000, no. 508, pp. 1–58.
  10. Lazareva V.I., Sokolova E.A. Dinamika i fenologiya zooplanktona krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha: otklik na izmenenie klimata [Dynamics and phenology of zooplankton in a large plain reservoir: a response to climate changes]. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2013, vol. 133, no. 6, pp. 564–574. (In Russian).
  11. Izmesh'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E., Ferwerda C.J., Gray D.K., Woo K.H., Pislegina H.V., Krashchuk L.S., Shimaraeva S.V., Silow E.A. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal. *Great Lakes Research*, 2016, vol. 42, issue 1, pp. 6–17. doi: 10.1016/j.jglr.2015.11.006.
  12. Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology*, 2006, vol. 12, issue 4, pp. 652–661. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x.
  13. Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov v gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya [Methodological recommendations on collection and processing of samples for hydrobiological research in fresh waterbodies. Zooplankton and its production]. G.G. Vinberg, G.M. Lavrent'eva. (Eds.). Leningrad: GosNIORKH [State Research Institute on Lake and River Fisheries] Publ., 1984, 33 p. (In Russian).
  14. Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeyskoy Rossii. T. 1. Zooplankton [Identification guide of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton]. V.R. Alekseev, S.Ya. Tsalolikhin. (Eds.). Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK [KMK Scientific Press], 2010, 495 p. (In Russian).
  15. Balushkina E.V., Vinberg G.G. Zavisimost' mezhdu massoy i dlinoy tela u planktonnykh zhiivotnykh [The relationship between weight and body length in plankton animals]. In: *Ekspierimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field studies of the biological bases of lake productivity]. G.G. Vinberg. (Ed.). Leningrad: ZIN AN SSSR [Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences] Publ., 1979, pp. 58–72. (In Russian).
  16. Andronikova I.H. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic status]. Saint-Petersburg: Nauka [Science], 1996, 189 p. (In Russian).
  17. Rekomendatsii po opredeleniyu saprobnosti s uchedom biologicheskikh osobennostey planktonnykh organizmov Karelii [Recommendations for determining saprobity taking into account the biological features of planktonic organisms in Karelia]. T.P. Kulikova. (Ed.). Petrozavodsk: Karel'skiy filial AN SSSR [Karelian Branch of the USSR AS] Publ., 1983, 6 p. (In Russian).
  18. Gordeev O.N. Urozero — tip oligotrofnogo vodoema sredney Karelii [Urozero — oligotrophic type of water bodies of middle Karelia]. *Uchenye zapiski Karelo-Finskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki* [Proceedings of the Karelian-Finnish University. Biological Sciences], 1948, vol. 3, issue 3, pp. 110–125. (In Russian).
  19. Gordeev O.N. Ozero Urozero [Urozero Lake]. In: *Ozera Karelii. Priroda, ryby i rybnoe khozyaystvo : spravochnik* [Lakes of Karelia: nature, fish, and fisheries. Reference book]. Petrozavodsk: Gosizdat Karel'skoy ASSR [State Publishing House of the Karelian Autonomous Soviet Socialist Republic], 1959, pp. 263–269. (In Russian).
  20. Il'mast N.V., Kuchko O.P., Milyanchuk N.P. Vodnye ekosistemy osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Karelii [Water ecosystems of especially protected natural territories in Karelia]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Bulletin of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2015, vol. 17, no. 6, pp. 299–303. (In Russian).
  21. Kitaev S.P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN [Karelian Research Centre of RAS] Publ., 2007, 395 p. (In Russian).
  22. Tekanova E.V. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy ozera Urozero (Kareliya) po produktsionno-destruktsionnym pokazatelyam [Current state of the ecosystem of Lake Urozero, Karelia, assessed through primary production and destruction indicators]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS], 2019, no. 5, pp. 83–89. doi: 10.17076/eco980. (In Russian).
  23. Gliwicz M.Z. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, 1986, vol. 320, pp. 746–748. doi: 10.1038/320746a0.
  24. Pinel-Alloul P. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. *Hydrobiologia*, 1995, vol. 300, pp. 17–42.
  25. Boulion V.V. Avtokhtonoe i allokhtonoe organicheskoe veshchestvo v troficheskoy tsepi ozernykh ekosistem [Autochthonous and allochthonous organic matter in trophic chain of lake ecosystems]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* [Proceedings of the Zoological Institute RAS], 2017, vol. 321, no. 2, pp. 115–128. (In Russian).

Поступила 09.08.2019

Принята к печати 02.10.2019