



УДК 581.526.325

## МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОЕМЕ, НЕ ПОДВЕРЖЕННОМ АНТРОПОГЕННОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ (ОЗЕРО КРИВОЕ, СЕВЕРНАЯ КАРЕЛИЯ)

**В.Н. Никулина**

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: vera.nikulina@zin.ru*

### РЕЗЮМЕ

Экосистема озера впервые изучалась в 1968, 1969 гг. рамках Международной Биологической программы в качестве модельного водоема для изучения естественных динамических процессов. Впоследствии работы были продолжены в 1972 и ежегодно с 2002 г. по 2014 г. Постоянными представителями планктона северного озера Кривое были и остаются водоросли из отделов Cyanobacteria и Chrysophyta. Цианобактерии были представлены, в основном, мелкоклеточными видами из порядка Chroococcales, поэтому их доля в общей биомассе, несмотря иногда на высокую численность, была невелика. Золотистые водоросли (Chrysophyta) родов *Dinobryon* и *Uroglena*, преобладали весной и оставались в планктоне в течение всего сезона. Отличительной особенностью планктона исследованного озера является слабое развитие диатомовых водорослей (менее 10% биомассы и численности) и отсутствие весенней вспышки диатомовых подо льдом и в открытой воде.

Криптофитовые водоросли (*Sturptoryta*), которые развивались также в течение всего сезона, стали практически новой, достаточно широко распространенной группой в планктоне озера.

Подробные исследования, проведенные в 2002–2014 гг., показали, что весенний максимум фитопланктона редко превышал летний. Общая биомасса в среднем составила 0.46 мг/л. Определена доля каждого размерного класса водорослей в общей биомассе фитопланктона. Водоросли до 40 мкм, наиболее потребляемые зоопланктоном с фильтрационным типом питания, составляли значительную долю в весенний период, но наиболее благоприятные трофические условия отмечались летом. Развитие одноклеточных криптофитовых водорослей составляющих около 30% общей биомассы, повысило трофическую значимость водорослей планктона. Видовой состав и обилие фитопланктона в озере Кривом могут свидетельствовать о сохранении озера как чистого олиготрофного водоема.

**Ключевые слова:** биомасса, видовой состав, фитопланктон

## LONG-TERM CHANGES OF PHYTOPLANKTON IN THE LAKE, NOT AFFECTED BY ANTHROPOGENIC IMPACT (LAKE KRIVOE, NORTH KARELIA)

**V.N. Nikulina**

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, Saint-Petersburg, Russia;  
e-mail: vera.nikulina@zin.ru*

### ABSTRACT

First studies of the lake ecosystem were performed in 1968–1969 in framework of the International Biological Program, as on a model lake for the observations on the natural dynamic processes. Further work had continued in 1972 and annually from 2002 to 2014. During all study period Cyanobacteria and Chrysophyta have been permanent representatives in phytoplankton. Cyanobacteria were mostly represented by small-cell species from Chroococcales,

so their share in the total biomass was low, despite the high abundance. Algae from genera *Dinobryon* and *Uroglena*, had dominated in Spring and remained in the plankton during entire season. A distinctive feature of the lake plankton was a low development of diatoms (less than 10% in abundance and biomass) and the absence of the spring outbreak of diatoms in both: under ice and in open water. Cryptomonads (*Cryptopyta*), which also had been represented throughout of season, became practically new, fairly widespread group in lake phytoplankton. Detailed studies carried out in 2002–2014, have shown that the spring maximum of phytoplankton rarely exceeded the summer one and reached in average 0.46 mg/L. The percentage of each size class of algae in the total biomass of the plankton was determined. Algae with size to 40 microns, which are the most consumed ones by filter feeding zooplankton, constituted a significant share in the Spring time. However the most favorable trophic conditions for zooplankton were during the summer. The development of single-celled Cryptomonad, which reached about 30% of the total biomass, has increased the trophic importance of phytoplankton. Species composition and abundance of phytoplankton in the lake may indicate a conservation of the lake as a clean oligotrophic reservoir.

**Key words:** biomass, species composition, phytoplankton

## ВВЕДЕНИЕ

Озеро Кривое расположено в бассейне Кандакшского залива Белого моря, 30 км южнее Полярного круга. Оно образовалось на месте постепенно опреснившегося залива моря. Уровень озера приблизительно на 6 м выше уровня моря. Площадь озера – около 0.5 км<sup>2</sup>, длина – 1800 м, ширина – 450 м, водосборная площадь – 2.1 км<sup>2</sup>. Озеро является источником пресной воды для Беломорской биологической станции. Экосистема озера впервые изучалась в 1968–1969 гг. в рамках Международной Биологической Программы (Винберг [Vinberg] ред., 1975).

Проведенные работы выявили характерные особенности видового состава фитопланктона и функционирования экосистемы северного озера. В качестве модельного водоема для изучения естественных динамических процессов, работы на озере были продолжены в 1972 г. и ежегодно с 2002 г. по 2014 г. Исследования преследовали цель установить изменения, произошедшие в фитопланктонном сообществе в течение последних трех десятилетий, и оценить трофическую значимость водорослей планктона.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

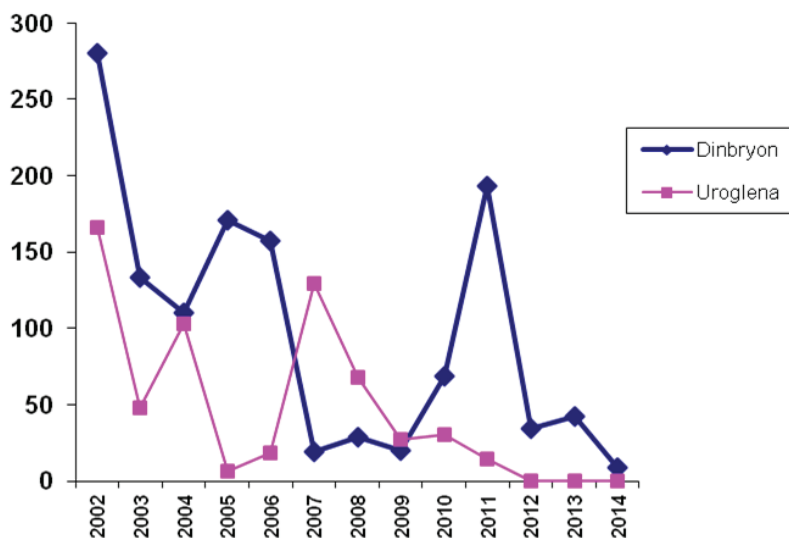
В вегетационный сезон 2002–2014 гг. количественные пробы фитопланктона отбирали батометром на глубоководной станции (30 м). Пробы воды, отобранные по вертикали через 1 м отдельно из эпи- мета- и гипolimниона, смешивали и таким образом получали 3 пробы. С 2008 г. по

2014 г. пробы отбирали из поверхностного горизонта и интегрированные с глубины 0–5 м. Пробы объемом 0.5 л фиксировали раствором Люголя. Определение видового состава и подсчет водорослей проводили в осадочных камерах объемом 10–25 мл с использованием инвертированного микроскопа Hydro-Bios, а также в камере Нажотта объемом 0.02 мл, используя микроскоп БИМАМ. Биомассу рассчитывали по суммарному объему клеток водорослей, принимая, что 10<sup>9</sup> мкм<sup>3</sup> соответствует 1 мг сырой биомассы фитопланктона (Hillebrand et al. 1999). К доминирующим видам отнесены виды, численность и/или биомасса которых превышали 10% общей. За весну принят период от вскрытия льда на озере и до 15 июня, лето – с 15 июня по август и осень – сентябрь, октябрь и, если удавалось отобрать пробы, то и в ноябре. В марте 2009, 2011, 2012 и 2013 гг. отобраны пробы подледного планктона. В 2013 г. исследованы ледовые керны на присутствие во льду планктонных водорослей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За последний период исследований в планктоне зафиксированы 142 вида водорослей.

Наиболее постоянными представителями планктона северного оз. Кривого были и остаются водоросли из отделов *Cyanobacteria* и *Chrysophyta*. Цианобактерии, преобладающие в оз. Кривом, отличаются характерным видовым составом. В основном – это мелкоклеточные виды, относящиеся к порядку *Chroococcales*: *Microcystis pulverea* (Wood) Forti, *Synechococcus aeruginosus*



**Рис. 1.** Численность ( $10^3$  клеток/л) водорослей *Dinobryon*, *Uroglena*.

**Fig. 1.** Number ( $10^3$  cells/L) algae *Dinobryon*, *Uroglena*.

*Näg*, *Coelosphaerium kutzingianum* Näg., *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg. и др. Доля этих водорослей в общей биомассе, несмотря иногда на высокую численность, невелика. В осенний период в планктоне почти всегда в небольшом количестве наблюдалось поверхностное развитие колониальных видов *Anabaena lemmermannii* P. Richt. В исследованиях последних лет отмечен постоянно встречающийся и часто выходящий по биомассе в разряд доминантов вид *Oscillatoria irrigua* (Kütz.) Gom., который ранее в планктоне озера не был зафиксирован.

Золотистые водоросли (Chrysophyta) в большинстве своем были представлены холодноводными видами, которые наибольшего обилия обычно достигают в маломинерализованных водах Балтийского кристаллического щита и в тундровых озерах. В оз. Кривом наиболее массовыми были представители род *Dinobryon* и *Uroglena*. В некоторые годы весной доминировал вид *Uroglena americana* Lemm., виды рода *Dinobryon* выступали в качестве субдоминантов. В другие годы, наоборот, доминировали *D. divergens* Imh., *D. bavaricum* Imh. и др., а доля вида *U. americana* была весьма скромной (Рис. 1).

Значение диатомовых водорослей (Bacillariophyta) было невелико в шестидесятые годы и еще более сократилось в последние годы исследований. Диатомовые водоросли в планктоне озера представлены 22 видами, которые все характеризовались показателями олиго- и бета-мезосапробных условий. Характерными представителями были

такие виды, как *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Sim., *Rhizosolenia longiseta* Zachar., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *C. kuetzingiana* Thwait., *Aulacoseira alpigena* (Grun.) Kram., *A. distans* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim. Постоянно отмечался также наиболее распространенный вид для озер различного трофического типа – *Asterionella formosa* Hass. В раннелетнем планктоне оз. Кривого в первый период наших исследований в достаточном количестве встречался холодолюбивый вид *A. islandica*, и тогда можно было проследить вертикальное распределение этих водорослей в соответствии с температурными условиями в водной толще озера (Никулина [Nikulina] 1975a). В годы последнего десятилетия этот вид либо совсем не отмечался, либо встречался единичными экземплярами. Значительно сократилась также численность представителей рода *Cyclotella*, кроме *C. kuetzingiana*. Доля диатомовых водорослей в общей биомассе фитопланктона олиготрофного холодноводного озера в течение сезона обычно была невелика и редко превышала 10% общей численности или биомассы. На основании наших материалов, очень малочисленное, но постоянное присутствие таких видов, как *A. zachariasii*, *R. longiseta*, *C. comta*, *C. kuetzingiana*, в планктоне озера, практически не подверженного антропогенному воздействию, характеризует их как виды – показатели чистых вод. Тем не менее имеются данные о значительном развитии *A. zachariasii*, *R. longiseta* в водоемах эвтрофного типа (Охалкин, Старцева [Ohalpin and Startseva] 2003), что может свидетельствовать о

**Таблица 1.** Максимальная численность (тыс. клеток/л) доминирующих видов водорослей.

**Table 1.** Maximum number (10<sup>3</sup> cells/L) of dominant species of algae.

Species	1968–1969	2002–2014
<b>Cyanobacteria</b>		
<i>Anabaena lemmermannii</i>	51	453
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	240	709
<i>Gloeocapsa turgida</i> + <i>G. limnetica</i> + <i>Chroococcus minutus</i>	59	924
<i>Microcystis pulverea</i>	900	18700
<i>Oscillatoria irrigua</i>	–	329
<i>Synechococcus aeruginosus</i>	5	1540
<b>Chrysophyta</b>		
<i>Chrysococcus klebsianus</i>	10	19
<i>Chromulina microplankton</i>	250	756
<i>Dinobryon divergens</i> + <i>D. bavaricum</i>	390	424
<i>Uroglena americana</i>	114	648
<b>Bacillariophyta</b>		
<i>Asterionella formosa</i>	17.6	26.8
<i>Aulacoseira islandica</i>	28	1.6
<i>Cyclotella kuetzingiana</i>	29	35
<i>Rhizosolenia longiseta</i>	40	15.4
<b>Dinophyta</b>		
<i>Ceratium hirundinella</i>	4.8	0.8
<i>Peridinium aciculiferum</i>	3.2	17.6
<b>Cryptophyta</b>		
<i>Cryptomonas marssonii</i> + <i>C. obovata</i> + <i>C. ovata</i>	единично	133
<i>Chroomonas caudata</i>	–	540
<b>Chlorophyta</b>		
<i>Botryococcus braunii</i>	10.7	13.6
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i>	54.4	18.1

приспособлении некоторых представителей альгофлоры к изменяющимся условиям.

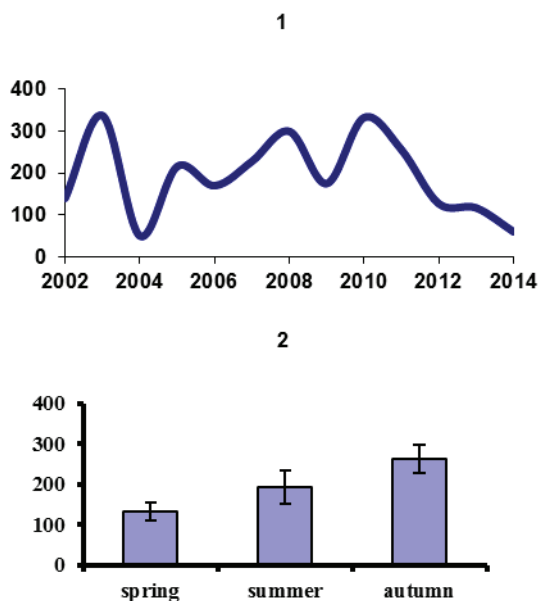
Динофитовые водоросли (Dinophyta) обычно представлены клетками, имеющими большие размеры, поэтому, когда они встречались в планктонных пробах, то составляли значительную часть в общей биомассе фитопланктона оз. Кривого и прежде, и сейчас. При этом основная доля приходилась на виды *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh. и *Peridinium aciculiferum* Lemm.

Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) стали практически новой, достаточно широко распространенной группой для планктона озера. В настоящее время в оз. Кривом численность крипто-

фитовых (*Cryptomonas obovata* Skuja, *C. marssonii* Skuja, *C. ovata* Ehr., *C. reflexa* Skuja, *C. caudata* Schiller, и *Chroomonas acuta* Uterm.) составляет более 40 тыс. кл./л. При этом значительной численности они достигали в течение всего вегетационного сезона за все годы исследования (Рис. 2).

Доминирующий состав водорослей во многом остался тем же, что и в 1968–69 гг., но численность отдельных видов значительно изменилась, отмечены также ранее не встречавшиеся виды (Табл. 1).

Изучая сезонную динамику фитопланктона, следует отметить отличительную особенность весеннего планктона оз. Кривого. Весной в период открытой воды фитопланктон в озере, как



**Рис. 2.** Межгодовые (1) и сезонные (2) изменения численности ( $10^3$  клеток/л) криптофитовых водорослей.

**Fig. 2.** Interannual (1) and seasonal (2) changes in the number ( $10^3$  cells/L) Cryptomonad.

правило, представлен золотистыми водорослями (Chrysophyta). В большинстве пресноводных озер максимальная биомасса фитопланктона отмечается весной, в период весенней гомотермии за счет развития диатомовых. В оз. Кривом такой закономерности наблюдать не удалось. В 1960-е годы при начале вегетационных работ, в первой половине июня, можно было предположить, что пропускалось весеннее максимальное развитие фитопланктона за счет диатомовых водорослей. Подробные исследования, проведенные в 2002–2014 гг., показали, что весенний максимум различался в разные годы по срокам, количественному развитию водорослей и даже по доминирующему составу, но при этом диатомовые водоросли никогда не преобладали в планктоне. Подледные пробы, отобранные в марте 2009, 2011, 2012, 2013 гг., также свидетельствуют, что в этот период в планктоне подо льдом развиваются жгутиковые формы криптофитовых, золотистых и динофитовых водорослей при биомассе 0.14–0.29 мг/л. При этом доля диатомовых в общей биомассе фитопланктона составляла всего 0.1–0.7%.

В литературе есть работы, в которых показано, что во льду в зимний период сохраняется

достаточное количество водорослей, обеспечивающих весенний пик фитопланктона при их быстром развитии в период таяния льда (Frenette, Thibeault, et al., 2008; Колосова, Ильяш [Kolosova and Iliash] 2009). В ледовых кернах, вырезанных в оз. Кривом в марте 2013 г., наблюдались полосы, окрашенные в светло-коричневый цвет, которые наводили на мысль о присутствии в них диатомовых водорослей. Однако в воде из растопленного ледового керна водорослей практически не обнаружено. Встречены отдельные клетки спор пыльцы из окружающего леса. Окраска льда и воды после оттаивания льда, по-видимому, объясняется тем, что в оз. Кривом впадает ручей из высоко гумифицированного оз. Круглого. Таким образом, весенней вспышки диатомовых водорослей подо льдом и в открытой воде в исследованный период не отмечено.

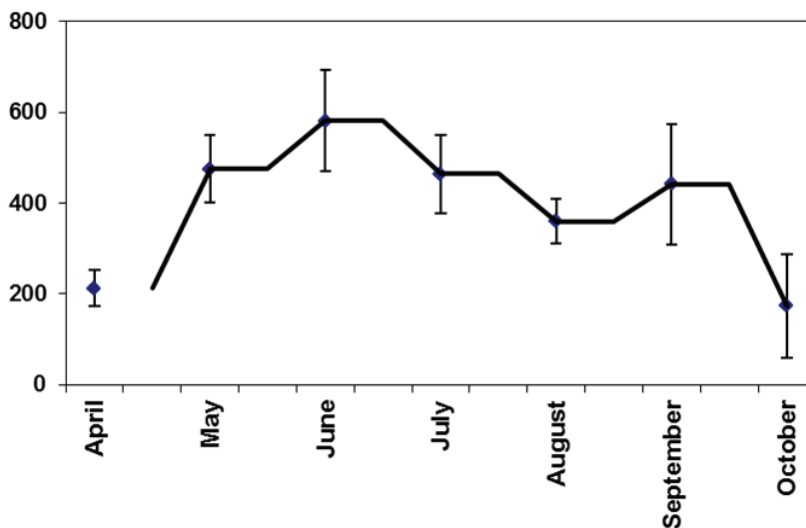
В оз. Кривом как в первый период исследования, так и в последние годы четкой смены одних групп водорослей другими в течение сезона не наблюдалось. Сезонная динамика проявлялась в основном не в смене видового состава водорослей, а в увеличении или уменьшении численности отдельных представителей фитопланктона. Золотистые водоросли из рода *Dinobryon*, преобладающие в июне, оставались в планктоне в течение всего сезона, сокращая обилие к сентябрю. Криптофитовые водоросли развивались также в течение всего сезона.

В летний период обычно в озерах возрастает роль зеленых водорослей. В оз. Кривом эта группа водорослей была достаточно разнообразной (зафиксированы 53 вида), но редко выходила в разряд доминирующей, и в общей биомассе фитопланктона их доля была пренебрежимо мала.

Сезонная динамика развития фитопланктона в 2002–2014 гг. приведена на Рис. 3. Весенний максимум водорослей иногда не намного превышал летний, иногда был несколько ниже. Во многих озерах арктической зоны отмечали только летний пик в развитии фитопланктона (Грезе [Greze] 1957; Гецен [Getsen] 1966). В 60-е годы в оз. Кривом мы наблюдали сближенные по времени два пика (наибольший также был летом) в тундровом оз. Зеленецком отмечен один летний пик (Никулина [Nikulina] 1975 b). В оз. Кривом общая биомасса фитопланктона в весенний период практически никогда не превышала 1 мг/л. Резких перепадов в обилии водорослей планктона в течение вегетаци-

**Рис. 3.** Сезонная динамика общей биомассы фитопланктона (мкг/л), 2002–2014 гг.

**Fig. 3.** Seasonal dynamics of the total biomass phytoplankton, mkg/L, 2002–2014.



онного сезона не отмечено. В олиготрофных и мезотрофных озерах умеренной зоны после весенней вспышки, как правило, наблюдается депрессия в развитии фитопланктона. В оз. Кривом некоторое снижение биомассы отмечено только в августе.

В осенний период за все годы исследования на фоне снижения общей биомассы фитопланктона наблюдалось некоторое увеличение доли криптофитовых и динофитовых водорослей. Преобладающие виды водорослей (по мере изменения их численности в течение сезона) приведены в Табл. 2. Осенью в доминирующий комплекс вошли мелкоклеточные цианобактерии, которые составляли более 10% общей численности, а также *Anabaena lemmermannii* и *Oscillatoria irrigua*.

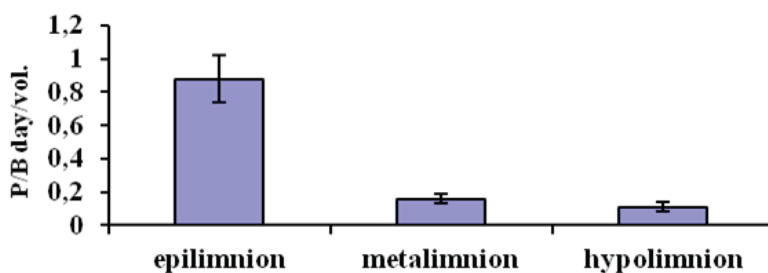
Фотосинтез планктона оз. Кривого четко приурочен к верхнему горизонту как в первый период исследований (Бульон [Bouillon] 1975), так и в 2000-е годы (Павельева, Умнова [Pavelieva and

Umnova] 2006). Соответственно функциональную роль водорослей планктона хорошо иллюстрирует величина суточного Р/В-коэффициента. Наиболее высокие суточные Р/В-коэффициенты (0.8–1.5) отмечены в эпилимнионе, в слое мета- и гиполимниона Р/В-коэффициенты составляли 0.4–0.1 (Рис. 4).

Величина общей биомассы свидетельствует о возрастании водорослей планктона в оз. Кривом за прошедший 30-летний период. В среднем за вегетационный сезон 2002–2014 гг. биомасса фитопланктона составила  $0.46 \pm 0.055$  мг/л, что более 2 раз превышает биомассу, зафиксированную в первый этап исследований. При этом наблюдалась межгодовая изменчивость средней за сезон биомассы фитопланктона, и наметился 6–7 летний цикл ее обилия (Рис. 5).

Трофическая значимость фитопланктона во многом определяется размерным составом его

**2002-2004 гг.**

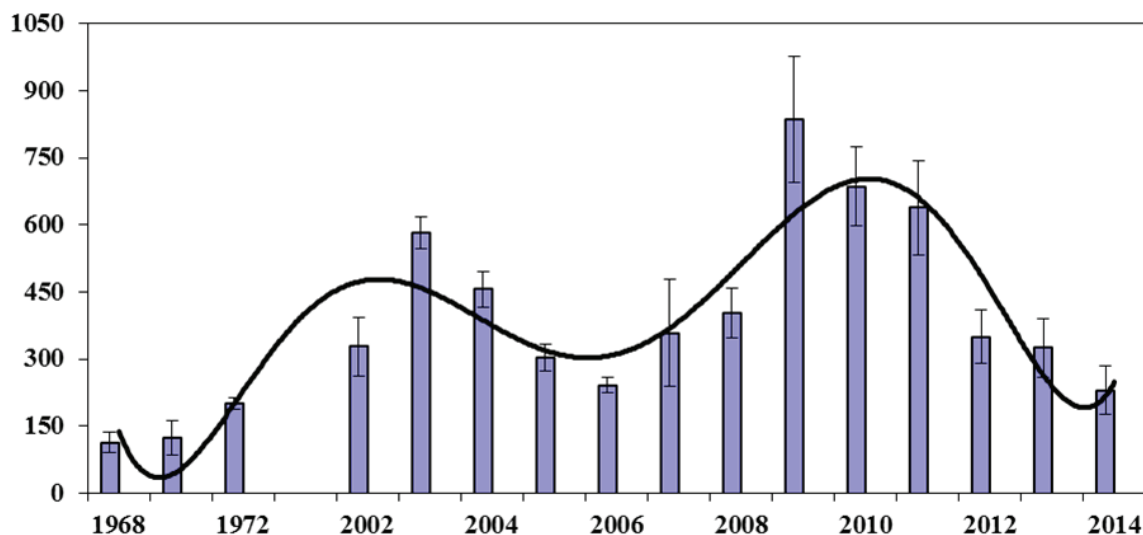


**Рис. 4.** Суточный П/Б – коэффициент фитопланктона в оз. Кривом, 2002–2004 гг.

**Fig. 4.** Daily P/B – ratio of phytoplankton in the lake Krivoe, 2002–2004.

**Таблица 2.** Преобладающие виды водорослей в оз. Кривом, 2002–2014 гг.**Table 2.** Dominant species of algae in lake Krivoe, 2002–2014.

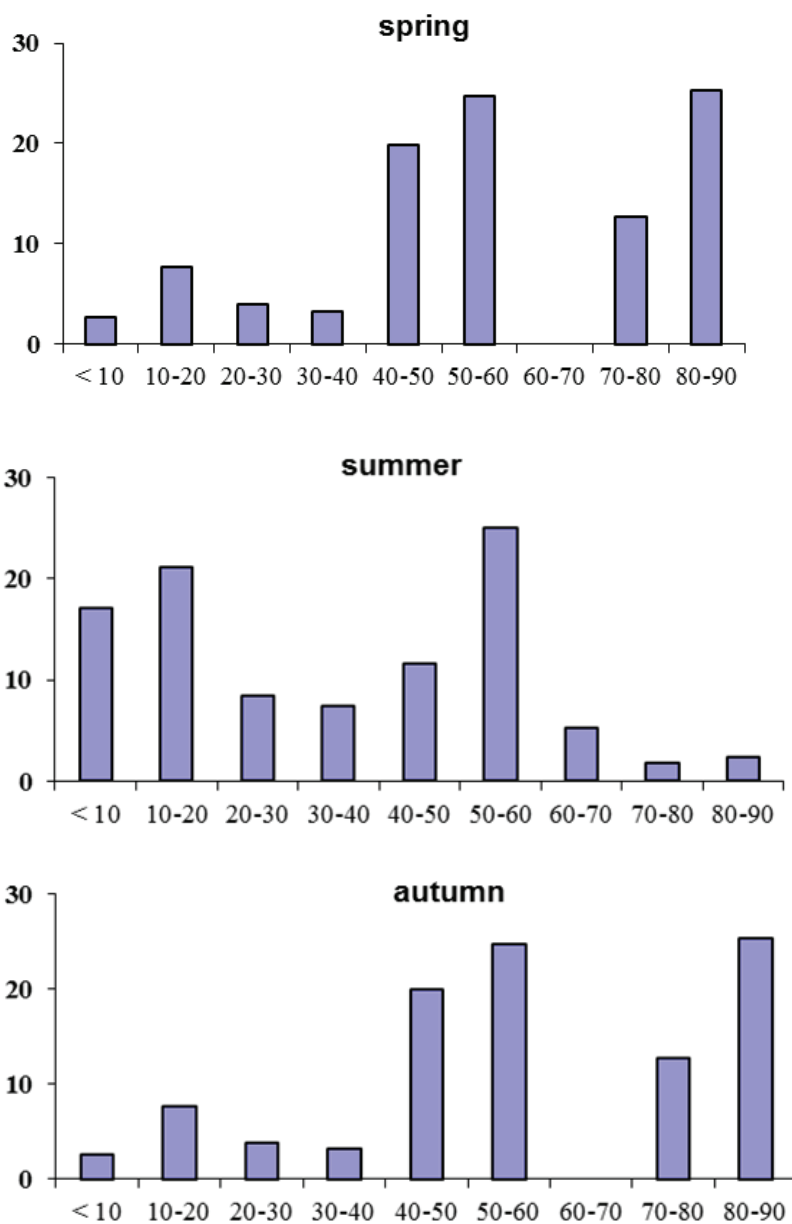
Spring	Summer	Autumn
<i>Dinobryon divergens</i>	<i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Cryptomonas ovata</i>
<i>D. bavaricum</i>	<i>Chroomonas caudata</i>	<i>Chroomonas caudata</i>
<i>Uroglena americana</i>	Цисты <i>Dinobryon</i>	<i>Chroococcus minutus</i>
<i>Symura uvella</i>	<i>Chrysococcus klebsianus</i>	<i>Microcystis pulverea</i>
<i>Chroomonas caudata</i>	<i>Ceratium hirundinella</i>	<i>Anabaena lemmermannii</i>
<i>Oscillatoria irrigua</i>	<i>Botryococcus braunii</i>	<i>Chrysococcus klebsianus</i>
<i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Microcystis pulverea</i>	<i>Oscillatoria irrigua</i>
	<i>Dinobryon divergens</i>	<i>Dinobryon divergens</i>
		<i>Ceratium hirundinella</i>

**Рис. 5.** Многолетняя динамика биомассы фитопланктона (мкг/л), оз. Кривое.**Fig. 5.** Long-term dynamics of phytoplankton biomass, (mkg/L), lake Krivoe.

отдельных представителей. Преобладающий в тот или иной период размерный состав и конфигурация клеток и колоний водорослей определяют возможность и скорость включения первичных продуцентов через растительоядных потребителей в трофическую планктонную сеть. Для оценки потребляемой рачками биомассы все водоросли были разделены на размерные классы с интервалом 10 мкм. Определена доля каждого размерного класса водорослей в общей биомассе фитопланктона. При этом для колониальных форм за длину принята длина всей колонии или ценобия, а не отдельных клеток, составляющих

колонию. Как можно видеть, в течение сезона преобладающие размерные классы несколько изменялись (Рис. 6). Водоросли до 40 мкм, наиболее потребляемые зоопланктоном с фильтрационным типом питания, составляли значительную долю в весенний период, но наиболее благоприятные трофические условия отмечались летом.

Видовой состав и обилие фитопланктона в оз. Кривом могут свидетельствовать о сохранении озера как чистого олиготрофного водоема. Известно, что золотистые водоросли предпочитают олиготрофные и слабomezотрофные водоемы. Отмечается, что золотистые водоросли большую



**Рис. 6.** Относительное значение размерных групп водорослей планктона (мкм) в оз. Кривом.

**Fig. 6.** The relative importance of size groups of plankton algae (mkm) in the lake Krivoie.

роль имеют в тундровых озерах, и их видовой состав является индикатором чистых вод (Волошко и др. [Voloshko et al.] 2005; Волошко [Voloshko] 2007). Доминирование золотистых водорослей в оз. Кривом и по численности, и по биомассе практически в течение всего сезона вполне может характеризовать его как чистый водоем (Табл. 3).

Некоторое увеличение доли цианобактерий в общей биомассе и появление вида *Oscillatoria irrigua*, возможно, связано с гораздо более про-

должительными и подробными исследованиями последних лет. В таежных озерах Кольского полуострова так же как и в оз. Кривом, наблюдались изменения в видовом составе фитопланктона, отмечалось возрастание цианобактерий, но при этом по уровню биомассы и содержанию хлорофилла все озера соответствовали олиготрофному типу (Денисов [Denisov] 2014).

В планктоне северных озер обилие диатомовых водорослей представлено по-разному. Так, в



**Таблица 3.** Относительная доля (%) различных отделов водорослей планктона в общей биомассе в 2002–2014 гг.

**Table 3.** Total Phytoplankton biomass and share of different algal groups in 2002–2014.

	Spring	Summer	Autumn
Biomass, mkg/L	475 ± 74	520 ± 62	317 ± 75
Percentage of different algal groups in total biomass			
Cyanobacteria	7.4 ± 1.7	10.6 ± 2.3	19.7 ± 3.3
Chrysophyta	47.7 ± 6.1	28.6 ± 5.0	16.4 ± 2.8
Bacillariophyta	3.7 ± 0.6	5.4 ± 1.3	7.9 ± 0.8
Dynophyta	21.6 ± 6.4	29.7 ± 5.0	26.5 ± 3.5
Cryptophyta	16.9 ± 1.7	22.0 ± 2.9	25.7 ± 2.2
Chlorophyta	2.6 ± 1.2	3.0 ± 0.6	3.1 ± 0.9

тундровом оз. Зеленецком доля диатомовых составляла более 50% общей биомассы (Никулина [Nikulina] 1975 б), в фитопланктоне оз. Кривого – менее 10%.

Обширные наблюдения, проведенные А.Н. Шаровым (2004) на озерах Кольского полуострова, показали, что в фитопланктоне больших озер преобладают диатомовые водоросли. В небольших озерах роль диатомовых значительно снижается, доминируют чаще золотистые, криптофитовые, иногда динофитовые водоросли и цианобактерии.

Как было показано выше, роль криптофитовых водорослей в планктоне оз. Кривого имеет большое значение. Надо отметить, что в последние годы численность этих водорослей возросла повсеместно и в других водоемах северо-запада (Корнева [Korneva] 1999; Моисеенко и др. [Moiseenko et al.] 2009). В оз. Красном, где проводится многолетний мониторинг, криптофитовые водоросли играли незначительную роль в весеннем и раннелетнем планктоне, а в конце 90-х – начале 2000-х гг. стали доминировать и в летнем комплексе планктона (Трифонова, Афанасьева [Trifonova and Aphanasieva] 2008).

Межгодовая изменчивость и циклическое развитие отдельных видов и всего фитопланктонного сообщества широко отмечается в литературе и связывается со многими факторами, в том числе с концентрацией биогенных элементов, циклами солнечной активности, климатическими факторами, характеризующимися маловодными и многоводными фазами и др. (Бульон [Boulion] 2014; Пырина и др. [Pyrina et al.] 2006; Трифонова, Афанасьева [Trifonova and Aphanasieva] 2008; Трифонова [Trifonova] 2009).

В исследуемом озере полученные предварительные результаты свидетельствуют, что стабильность солевого состава в течение вегетационного сезона не дает возможности связать развитие водорослей с концентрацией биогенных элементов в воде. Постоянно высокое содержание общего фосфора в воде оз. Кривого свидетельствует, что фосфор не лимитирует развитие фитопланктона. В озерах Кольского полуострова также значения общей биомассы фитопланктона ниже, чем можно было бы ожидать, исходя из соответствующих концентраций фосфора (Шаров [Sharov] 2004).

В работах (Моисеенко и др. [Moiseenko et al.] 2009) показано, что в субарктических озерах интенсивность развития водорослей больше лимитируется низкой температурой воды, высоким водообменным процессом.

Минимальные величины биомассы фитопланктона в оз. Кривом, которые наблюдались в вегетационной сезон 1968–1969 гг., вполне могут быть связаны с аномально низкими температурами воздуха, которые отмечали в этот период в Карелии. Более высокую летнюю биомассу в 1972 г. (0.2 мг/л) по сравнению с 1968–1969 гг. (0.1 мг/л) можно связать с периодом очень высокой волной тепла, отмеченной в 1972 г, тогда как 2000-е годы характеризовались постоянным превышением среднемноголетней величины (Назарова [Nazarova] 2014). На 2009–2010 гг. приходятся наиболее высокие величины биомассы фитопланктона в оз. Кривом. В эти годы наблюдалось и повышение температуры воды в озерах Карелии в условиях жаркого лета (Ефремова и др. [Efremova et al.] 2014).

В последние годы циклические изменения биологической продуктивности в водоемах северо-запада связываются с ролью Арктического колебания в Атлантическом секторе (Максимов и др. [Maksimov et al.] 2009, Максимов и др. [Maksimov et al.] 2012). Есть основание полагать, что циклический характер фитопланктона в оз. Кривом также во многом определяется циклами солнечной активности и климатическими факторами. Кроме низких температур, на которые пришлось исследования в 1968–1969 гг. в этот же период отмечены низкие значения индекса Арктического колебания: в 1969 г. он был минимальный (–2.64) за 100-летний период наблюдений (Максимов и др. [Maksimov et al.] 2009).

Некоторые изменения, произошедшие в структуре фитопланктона оз. Кривого, повысили его трофическую значимость, прежде всего за счет того, что в планктоне появились одноклеточные криптофитовые водоросли, которые по размерам практически все могут потребляться зоопланктоном. По литературным данным криптофитовые и динофитовые имеют наибольшую пищевую ценность по сравнению с другими водорослями и, особенно, с цианобактериями благодаря наличию в них полиненасыщенных жирных кислот (Ahlgren et al., 1990; Gulati and Mott, 1997; Weers and Gulati, 1997). В настоящее время в оз. Кривом доля криптофитовых, как показано выше, практически в течение всего вегетационного сезона составляет около 1/3 общей биомассы, что, несомненно, повышает трофическую значимость фитопланктона в озере по сравнению с 1968–1972 гг.

На малых озерах северо-запада России, различающихся по трофическому статусу, активной реакции воды, цветности, прозрачности и др., была установлена зависимость, которая аппроксимирована степенным уравнением. Это позволило выявить тенденцию снижения доли доступной для планктонных рачков *Cladocera* биомассы фитопланктона при возрастании трофического статуса озер. Было показано, что более высокая плотность рачков в олиготрофных озерах по сравнению с мезо- и эвтрофными соответствовала наименьшей величине размерной единицы биомассы фитопланктона, характерной для малопродуктивных озер. Доля мелких представителей фитопланктона (до 40 мкм), доступных для зоопланктонных фильтраторов, снижалась с увеличением трофического статуса озер (Никulina [Nikulina] 2003). Высокий трофический потенциал олиготрофного оз. Кривого определяется также тем, что преобладающие в планктоне криптофитовые, динофитовые и золотистые водоросли имеют способность к миксотрофному питанию. При этом органическое вещество вводится в пищевую цепь не только в результате фотосинтеза, но и через бактериальное звено в результате потребления мертвой и растворенной органики. Дальнейшие исследования с привлечением материалов о составе и количественном развитии зоопланктонных организмов в оз. Кривом позволят точнее оценить значение фитопланктона в трофической цепи экосистемы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили установить, что за прошедшие годы в оз. Кривом произошли некоторые изменения в видовом составе и количественном развитии фитопланктона. Доля некоторых эндогенных популяций водорослей сократилась, других – увеличилась. Кроме того, появились виды, не встречавшиеся в планктоне в 1968–1969 гг.

Отличительной особенностью сезонного развития фитопланктона является то, что весной в период открытой воды фитопланктон в оз. Кривом представлен золотистыми водорослями (*Chrysophyta*). Весенней вспышки диатомовых водорослей подо льдом и в открытой воде в исследованный период не отмечено. Общая биомасса фитопланктона возросла с 0.20 до 0.46 мг/л, по которой озеро по-прежнему характеризуется как олиготрофный водоем.

Видовой состав и обилие фитопланктона в оз. Кривом могут свидетельствовать о сохранении озера как чистого олиготрофного водоема.

В исследованный период в оз. Кривом доля криптофитовых водорослей практически в течение всего вегетационного сезона составляла около 1/3 общей биомассы. Развитие одноклеточных водорослей, доступных по размерам для зоопланктона с фильтрационным типом питания, повысило трофическую значимость водорослей планктона по сравнению с 1968–1972 гг.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую признательность моим коллегам А.А. Максимову, Н.А. Березиной, В.А. Петухову и другим сотрудникам лаборатории, которые работали в экспедициях на оз. Кривом, выполняя свои задачи, и при этом, неизменно отбирали пробы для изучения фитопланктона. Материал был собран при поддержке гранта РФФИ № 14-04-00207-а и государственной темы ЗИН РАН № 01201351192

## ЛИТЕРАТУРА

- Ahlgren G., Lundstedt L., Brett M. and Forsberg C. 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research*, 12(4): 809–818.
- Boulion V.V. 1975. Primary production of lakes In: Biological productivity of lakes of northern lakes Krivoe and Krugloe. Part 1. Nauka, Leningrad: 32–41 [in Russian].

- Boulion V.V. 2014.** Effect of climatic conditions on the biological productivity of the northern lakes (on the example of the lake Krivoe, North Karelia) In: Ecological problems and their solutions in northern regions. Part 2. Apatity: 116–119. [In Russian].
- Denisov D.B. 2014.** Algal communities for water quality assessment in the Kola North. In: Ecological problems of northern regions and ways for their solution. Part 2. Apatity: 153–157. [In Russian].
- Efremova T.V., Palshin N.I. and Zdorovenнова G.E. 2014.** Changes of water temperature and oxygen content in the lakes of Karelia under conditions of hot summer 2010. In: Ecological problems of northern regions and ways for their solution. Part 2. Apatity: 157–161. [In Russian].
- Frenette J.-J., Thibeault P., Lapierre J.-F. and Hamilton P. B. 2008.** Presence of algae in freshwater ice cover of fluvial lac Saint-Pierre (St. Lawrence river, Canada) *Journal of Phycology*, **44**: 284–291.
- Getzen M.V. 1966.** Materials to the algal flora of the tundra lakes. In: Hydrobiological study and fisheries development in Lakes of the Far North of the USSR. Syktyvkar: 22–36. [In Russian].
- Greze V.N. 1957.** The main features of the hydrobiology of Lake Taimyr. In: Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society, **8**: 183–218. [In Russian].
- Gulati R.D. and De Mott W. 1997.** The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology* **38**(3): 353–368.
- Hillebrand H., Durselen C-D, Kirschtel D., Pollingher U. and Zohary T. 1999.** Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, **35**: 403–424.
- Kolosova E.G. and Iliash L.V. 2009.** Kriofauna of ice in Great Salma of Kandalaksha Bay of White Sea. In: Biological resources of the White Sea and inland waters of European North. Proceedings of the XX111 International conference (5–8 October, Petrozavodsk). Institute of Biology Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences Petrozavodsk: 285–289. [In Russian].
- Korneva L.G. 1999.** The succession of phytoplankton. In: Ecology of phytoplankton in the Rybinsk reservoir. Toliatti: 89–114. [In Russian].
- Maksimov A.A., Berezina N.A., Golubkov S.M. and Umnova L.P. 2009.** Arctic oscillation and changes in the North lake ecosystem. In: Biological resources of the White Sea and inland waters of European North. Proceedings of the XX111 International conference (5–8 October, Petrozavodsk). Institute of Biology Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences Petrozavodsk: 343–348. [In Russian].
- Maksimov A.A., Berezina N.A., Golubkov S.M. and Nikulina V.N. 2012.** Long-term climate-induced changes of productivity of the ecosystem of northern lake. In: Dynamics of Biodiversity and Bioresources of Inland Waters. Nauka, Saint Petersburg: 138–144 [In Russian].
- Moiseenko T.I. Gashkina N.A., Sharov A.H. and Vandysh O.I. 2009.** Anthropogenic transformation of the arctic ecosystem of lake Imandra: tendencies to recovery after a long period of pollution. *Water Resources*, **36**(2): 312–325. [In Russian].
- Nazarova L.E. 2014.** Air temperature in Karelia by the close of the XX-th and in the beginning of the XX-th centuries In: Ecological problems of northern regions and ways for their solution. Part 2. Apatity: 13–16. [In Russian].
- Nikulina V.N. 1975 a.** Phytoplankton In: Biological productivity of northern lakes part 1. Lakes Krivoe and Krugloe. Nauka, Leningrad: 42–54. [In Russian].
- Nikulina V.N. 1975 b.** Phytoplankton In: Biological productivity of northern lakes part 2. Lakes Zelenetskoe and Akul'kino. Nauka, Leningrad: 37–52. [In Russian].
- Nikulina V.N. 2003.** Trophic role of planktonic algae in lakes of different types. *Hydrobiological journal*, **39**(5): 47–57. [In Russian].
- Ohapkin A.G. and Startseva N.A. 2003.** The composition and ecology of phytoplankton mass species of small water bodies in urban areas (diatoms, green and blue-green algae). *Botanical journal*, **88** (9): 84–96. [In Russian].
- Pavelieva E.B. and Umnova L.P. 2006.** The balance of organic matter in the lake Krivoe (North Karelia) In: State and Problems of Production Hydrobiology. KMK, Moscow: 30–35. [In Russian].
- Pyrina I.L., Litvinov A.S., Kuchay L.A., Roschupko V.F. and Sokolova E.N. 2006.** Long-term changes of the primary production of phytoplankton in the Rybinsk reservoir due to the effect of climatic factors. In: Status and Problems of Production Hydrobiology. KMK, Moscow: 36–46. [In Russian].
- Sharov A.N. 2004.** Phytoplankton in reservoirs of Kola Peninsula. Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk. 113 p. [In Russian].
- Trifonova I.S. and Aphanasieva A.L. 2008.** Long-term changes in phytoplankton Lake Krasnoe. In: Long-term changes in biological communities of mesotrophic lake in terms of climatic fluctuations and eutrophication. LEMA, Saint Petersburg: 42–64. [In Russian].
- Trifonova I.S., Makartseva E.S. and Tchebotaryov E.N. 2009.** Long-term changes in plankton communities of mesotrophic lake (Lake Krasnoe, Karelian Isthmus). In: Biological resources of the White Sea and inland waters of European North. Proceedings of the XX111 International conference (5–8 October, Petrozavodsk). Institute of Biology Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Petrozavodsk: 570–573. [In Russian].

- Vinberg G.G. (Ed.) 1975.** Biological productivity of northern lakes Krivoe and Krugloe. Nauka, Leningrad: 228. [In Russian].
- Voloshko L.N. 2007.** Chrysophyta. In: Biodiversity of ecosystems of the Polar Ural. Komi Scientific Centre: 57–69. [In Russian].
- Voloshko L.N., Getsen M.V. and Gerasimova O.V. 2005.** Chrysophyta of ecosystems at high latitudes. IX Diatomology school of Russia and CIS countries “Morphology, taxonomy, ontogeny, ecology and biogeography of diatoms”. Borok, 30 p. [In Russian].
- Weers P.M.M. and Gulati R.D. 1997.** Effect of the addition of polyunsaturated fatty acids to the diet on the growth and fecundity of *Daphnia galeata*. *Freshwater Biology*, **38**(3): 721–729.

Представлена 20 января 2016; принята 29 июня 2016.