

УДК [001.891:378.4]+502.2.05:
[556.555:574.51](210.7+282.247.212)

doi: 10.33933/2074-2762-2020-60-325-350

Результаты исследований прибрежной зоны Ладожского озера в районе Валаамского архипелага (1998—2019 гг.) в РГГМУ

***А.Б. Степанова¹, Е.Ю. Воякина¹, А.В. Бабин¹,
Н.В. Зуева¹, Ю.А. Зуев^{1,2}***

¹ Российский государственный гидрометеорологический университет, Санкт-Петербург, ab-stepanova@yandex.ru

² Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»), Санкт-Петербург

Обобщены данные экологического мониторинга сообществ пелагиали и факторов среды для прибрежной зоны Валаамского архипелага, а также съемок на литорали и sublittorали в контрастных по гидрологическим условиям заливах и бухтах. Выявлены диапазоны значений исследуемых параметров для уникальной прибрежной зоны Ладожского озера с большим разнообразием биотопов за 20 лет исследований. Относительно высокие показатели обилия фито- и зоопланктона характерны для закрытых от ветрового и волнового перемешивания участков акватории. Здесь отмечена активная вегетация макрофитов, формируются высокопродуктивные сообщества макрозообентоса. По всем исследованным сообществам акватория относится к олиго-мезотрофным.

Ключевые слова: Ладожское озеро, Валаамский архипелаг, гидрохимические параметры, температурный режим, фито- и зоопланктон, макрофиты, макрозообентос.

Results of studies of the coastal zone of Lake Ladoga in the area of Valaam Archipelago (1998–2019) at RSHU

A.B. Stepanova¹, E.Yu. Voyakina¹, A.V. Babin¹, N.V. Zueva¹, Yu.A. Zuev^{1,2}

¹ Russian State Hydrometeorological University (RSHU), St. Petersburg, Russia

² St. Petersburg branch of “VNIRO” (“GosNIORKH named after L.S. Berg”), St. Petersburg, Russia

Ecological monitoring data of pelagic communities and environmental factors for the coastal zone of the Valaam archipelago and also littoral and sublittoral samples analyses of contrasting hydrological conditions zones are generalized. Values ranges of the focused parameters have been identified for the unique coastal zone of Lake Ladoga with a significant biotopes diversity over than 20 years of research. Phyto- and zooplankton abundance relatively high indices are characteristic of water area closed from wind and wave mixing. This area is characterized by an active vegetation period of macrophytes and highly productive macrozoobenthos formation. According to the open water area temperature (conducted since 2013) continuous data (logger) observations, a significant average monthly temperature values interannual variability is shown, warm period duration with a surface water horizon temperature value more than 10 °C is equal to 100 days. In shallow closed areas, zooplankton biomass values differ strongly from another parts of the water area. However, in some cases, extremely high values of phytoplankton biomass (up to 29.5 mg / l) were observed in Lake Ladoga open areas, associated mostly with surges. In general, the phyto- and zooplankton biomass in the Valaam archipelago open areas coastal zone is comparable with the data for

the northern Lake Ladoga deep-water area, for the closed areas biomass has been lower than the published earlier data for the coastal zone of the lake. Plankton quantitative development interannual differences are caused by the hydrological conditions of specific years. Despite the relatively small coastal zone area and macrophytesmosaic distribution, this community was characterized by a high species richness (more than half of the species recorded for Ladoga). In terms of quantitative characteristics, the invertebrates littoral communities are not less than to well-studied communities of the coastal area at depths up to a meter and significantly much bigger those observed in the open lake water area. The littoral fauna (including groups of larva insects, some crustaceans and molluscs) is observed in various conditions (10-12 m depth), thus, with macrophytes distribution data, it makes possible to expand the littoral boundary zone equals to 10 m depth, instead of the previously depth equals 8.5 m. The water area, for all studied biological communities, is classified as oligo-mesotrophic.

Keywords: Lake Ladoga, Valaam archipelago, hydrochemical parameters, temperature regime, phyto- and zooplankton, macrophytes, macrozoobenthos.

For citation: *A.B. Stepanova, E.Yu. Voyakina, A.V. Babin, N.V. Zueva, Yu.A. Zuev:* Results of studies of the coastal zone of Lake Ladoga in the area of the Valaam archipelago (1998-2019) at RSHU. *Gidrometeorologiya i Ekologiya*. Hydrometeorology and Ecology (Proceedings of the Russian State Hydrometeorological University), 2020. 60: 325—350. [In Russian]. doi: 10.33933/2074-2762-2020-60-325-350

Введение

Прибрежная зона крупных озер больше, чем любая другая их часть, испытывает динамическое воздействие водной массы. Постоянное турбулентное и конвективное перемешивание вод исключает их устойчивость и длительную стратификацию, что отражается на протекании физических, химических и биологических процессов. Изменения уровня воды как сезонного, так и суточного характера приводят к изменениям площади, объема и конфигурации литоральной зоны, а следовательно, концентрации в ней биогенных веществ, поступающих с водосбора. Конфигурация береговой зоны во многом определяет степень открытости или защищенности берега от динамических явлений центральных частей озера. Велика роль волнения в формировании зарастания литоральной зоны определенными видами высшей водной растительности [1, 2].

Прибрежная зона озер получает большое количество света, быстро реагирует на изменения температурного, кислородного и ледового режима и изменения прозрачности воды. В Ладожском озере, крупнейшем озере Европы, эта зона в большей степени подвержена гидродинамической активности; волнение создает здесь целый комплекс течений различной природы, скорость которых может достигать 1,6—2,6 м/с [1].

Традиционно граница прибрежной зоны Ладожского озера выделяется по изобате 15 м [1]. Литоральная зона составляет основную часть прибрежной: по общепринятым данным она распространяется от уреза воды до изобаты 8,0 м — максимальной глубины произрастания макрофитов и выклинивания трофогенного слоя в Ладожском озере. В то же время, по мнению И. М. Распопова, в больших озерах европейской части России — Ладожском, Онежском — крупные заливы шхерной и центральной частей водоема целиком относятся к прибрежно-водным экотонам, хотя по глубине они и выходят за пределы как литоральной, так и прибрежной зоны [3].

Валаамские острова расположены в северной, глубоководной части Ладожского озера. Их прибрежная зона благодаря своему местоположению и отсутствию влияния вод притоков мало подвержена направленному антропогенному воздействию.

Целью работы было выявление диапазонов значений важнейших лимнологических параметров в естественных условиях и оценка трофического статуса прибрежной зоны Валаамского архипелага (Ладожское озеро).

Объект исследования

Прибрежная зона Валаамского архипелага отличается разнообразием биотопов и включает в себя открытые участки с большим перепадом глубины, мелководные закрытые и открытые бухты, глубокие заливы и протоки между островами. Глубина станций варьирует от 5 м в центре мелководных заливов северного побережья до более 20—40 м в глубоких заливах западного и южного побережья, а также в районе удаленных островов архипелага, например у о-ва Святой. Более глубокая часть исследуемой акватории относится к деklinальной зоне Ладожского озера.

Комплексный экологический мониторинг в настоящее время проводится на 18 станциях. Данные по Монастырской бухте, на которую оказывает влияние сток плохо очищенных коммунально-бытовых вод поселка Валаам, рассматриваются нами не во всех случаях, так как роль антропогенных факторов здесь гораздо более существенна, чем всех остальных.

Материалы и методы

В работе рассматриваются результаты исследований прибрежной зоны Валаамского архипелага, проводимые на базе Учебно-научной станции РГГМУ на о-ве Валаам (УНС «Валаам») с 1998 г. В работе использованы как данные регулярных мониторинговых наблюдений за целым комплексом параметров, так и результаты отдельных съемок высшей водной растительности и бентоса, проводимых в период максимального прогрева воды в Ладожском озере.

Материалом для работы послужили пробы фито- и зоопланктона собранные на различных участках водной системы Валаамского архипелага в 1998—2019 гг. Материал включает: 1) данные наблюдений на четырех выбранных станциях за весь период наблюдения; 2) результаты съемки на 18 станциях вокруг архипелага в июле — августе с 2000 г. (рис. 1). На выбранных станциях в зависимости от года исследования пробы отбирались с мая (июня) по сентябрь (октябрь) один-два раза в месяц.

Одновременно с отбором проб планктона производились измерения температуры и прозрачности воды, исследования основных гидрохимических показателей. Для определения гидрохимических показателей использовались общепринятые или стандартизированные методики [4].

Пробы для учета таксономического состава, численности и биомассы фито-планктона отбирали батометром Богорова ($V = 1,6$ л). Отлов производили через

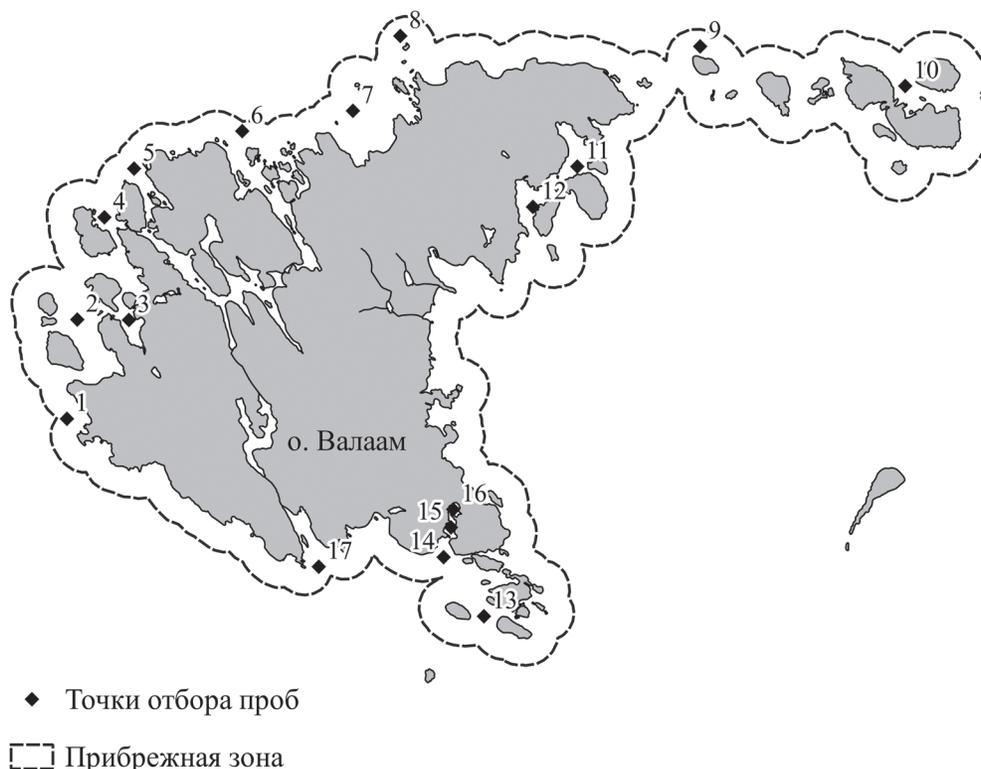


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб на акватории Валаамского архипелага (Ладожское озеро).

- 1 — залив Крестовый, 2 — Большая Никоновская бухта, 3 — Малая Никоновская бухта, 4 — у о-ва Иоанна Предтеча, 5 — Естественная протока, 6 — у Никольского скита, 7 — Петровский залив, 8 — у о-ва Дубровка, 9 — у о-ва Святой, 10 — у о-ва Лембас, 11 — у о-ва Савватия, 12 — Тростяной залив, 13 — у о-ва Сухой, 14 — Дивная бухта ст.1, 15 — Дивная бухта ст. 2, 16 — Дивная бухта ст. 3, 17 — Лещевый залив.

Fig. 1. Sampling station layout in the water area of the Valaam archipelago.

- 1 - Krestovy Bay, 2 - Bolshaya Nikonovskaya Bay, 3 - Malaya Nikonovskaya Bay, 4 - island Ioanna Predtecha, 5 - Yestestvennaya protoka, 6 - Nikolsky skit, 7 - Petrovsky Bay, 8 - island Dubrovka, 9 - island Svyatoy, 10 - island Lembas, 11 - island Sipulinsaari, 12 - Trostyanoy Bay, 13 - island Kelisaari, 14 - Divnaya Bay st.1, 15 - Divnaya Bay st.2, 16 - Divnaya Bay st.3, 17 - Leschevy Bay.

один метр в зависимости от глубины станции; в дальнейшем использовали интегральную пробу объемом 1,0 л. Для фиксации применяли кислый раствор Люголя в модификации Усачева с дальнейшей дофиксацией 40 %-ным формалином. Фиксированные пробы концентрировались осадочным методом [5]. Дальнейшая подготовка и разбор проб осуществлялись по общепринятым методикам [6]. Для определения биомассы фитопланктона использовался обычный счетно-объемный стереометрический метод.

Видовая идентификация водорослей была проведена с использованием общепринятых определителей, приведенных в ранее опубликованных работах [7, 8]. Для определения отдельных групп Chlorophyta и Cyanophyta (Cyanoprokaryota) были использованы специальные публикации [9, 10] и [11, 12] соответственно.

Пробы сетяного зоопланктона отбирались средней количественной сетью Джеди с ячейей 180 мкм (три протяжки с поверхности до дна). Интегральные пробы для изучения мелкой размерной фракции зоопланктона отбирали тем же батометром, что и для фитопланктона, в середине каждого метра до глубины 5,5 м (при наличии). Фиксацию проб осуществляли 40 %-ным формалином по рекомендованной методиками концентрации 4 % [6]. Для идентификации организмов использовали в основном следующие определители [13—15]. Биомасса определялась с учетом индивидуального веса каждой размерно-возрастной группы; подробные ссылки приведены в наших более ранних публикациях [16].

В работе использованы данные проведенных начиная с 2011 г. [17] полевых исследований растительного покрова восьми различных участков архипелага — это заливы Невод, Мельничный и Пойменный, а также бухты Дивная, Малая Никоновская, Московская, Монастырская и Золотая (рис. 1). Работы проводились в конце июля и начале августа по общепринятой методике [18]. При обследованиях использовалось водолазное оборудование, что дало возможность проследить изменение характера зарастания по глубине от уреза воды до внешних границ растительных группировок. При выделении экологических групп макрофитов использована классификация В.Г. Папченкова [19]. Сходство локальных флор оценивалось коэффициентом Жаккара. Он же использован как мера подобия при построении дендрограммы в пакете программ PAST 4.01. В иерархической классификации в качестве исходных переменных выступает список всех видов с указанием их наличия или отсутствия в каждом заливе.

Исследования бентоса проводились в июле 2017—2018 гг., полевые работы были ограничены глубиной 25 м. Использовался модифицированный метод трансект Голикова — Скарлато [20, 21], воспроизведенный для Ладоги в других исследованиях [22]. Перпендикулярно урезу воды вдоль дна натягивался размеченный трос. Вдоль него водолазами подробно описывались рельеф и тип грунта. В результате составлялась подробная схема рельефа и грунтов бухты. Отбор проб планировался в соответствии со схемой субстратов. Вдоль разреза на каждом типе субстрата брались пробы бентоса в двух повторностях. Сбор проводился с помощью поршневого пробоотборника авторской конструкции [22].

Отобранные пробы отмывались через газ с диаметром ячеей 0,4 мм (№ 25). Отмытые пробы фиксировались 4 %-ным раствором формалина.

Также в работу включены данные о температуре воды на двух буйковых станциях глубиной 10 и 20 м на полигоне в заливе Крестовый; период измерений май — октябрь. На первой станции измерения проводятся в поверхностном и придонном горизонтах, на второй — еще и на горизонтах 5 и 10 м. Для организации непрерывных наблюдений использованы логгеры (регистраторы) температуры и уровня воды Levelogger Junior Edge канадской фирмы Solinst Canada Ltd. В придонных горизонтах измерения проводили с интервалом 1 час, в поверхностных (глубина измерения 40 см) — 20 мин.

Результаты

Температурный режим. Годы исследований существенно различались по температурным условиям и уровню воды в Ладожском озере. Как было показано нами ранее, наиболее холодными за период до 2012 г. были 2000 и 2001 гг., максимальные значения средней декадной температуры воды наблюдались в первой декаде августа (16,5 и 16,0 °С соответственно). Напротив, 2010 г. был одним из самых теплых не только за исследованный период, но и за последние 30 лет. Температура воды достигла 15,5 °С в первой декаде июля, и до первой декады августа не опускалось ниже 20 °С. Анализ был проведен по данным гидрологического поста ОГП-2 (Валаам), измеряющего температуру поверхностного горизонта воды в вершине залива Крестовый. Пост расположен в непосредственной близости от заложенного в 2013 г. гидрологического полигона. Как показал анализ, наиболее близким к ходу средних многолетних значений был 2009 г. [23].

С 2013 г. мы располагаем собственными данными о динамике температуры в поверхностных горизонтах воды. Как видно из рис. 2, годы существенно различаются по значениям аккумулятивной (эффективной) температуры воды в летней период. Самыми холодными за последние годы были 2017 и 2019 гг., самыми теплыми — 2014 и 2018 гг. Число дней со значением температуры воды выше 15 °С в холодные годы не превышает 30 дней, тогда как в теплые годы этот показатель может достигать 64 дней (табл. 1). Существенно различались годы как по средним месячным, так и по максимальным значениям температуры воды. Самыми холодными были июнь 2017 г. и июль 2019 г. (они сопоставимы с 2000 г. и 2001 г. с учетом поправки на местоположение измеряющих приборов). Ход среднесуточных величин температуры поверхности воды отличается сложной динамикой (рис. 3). В отдельные годы после сильных продолжительных штормов температура воды даже в период максимального прогрева опускалась ниже 10 °С. Так, в 2013 г. в июле среднесуточная температура достигла 6,5 °С, а в августе 2019 г. — 8,1 °С. По средним многолетним данным продолжительность теплого периода со значением температуры воды выше 10 °С составляет 100 дней, его минимальная продолжительность отмечена в 2019 г. (94 дня). Этот период наиболее благоприятен для развития водных организмов; он продолжается с первой декады июля по первую декаду октября.

Таблица 1

Основные характеристики прогрева поверхностных горизонтов воды
в годы исследования

The main characteristics of warm surface water horizons in the study years

| Характеристика | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | Среднее |
|--|------|-------------|------|------|------|------|------|---------|
| $T_{\text{июль, сред.}}^{\circ\text{C}}$ | 12,5 | 16,9 | 13,2 | 15,7 | 10,8 | 15,8 | 13,8 | 14,1 |
| $T_{\text{август, сред.}}^{\circ\text{C}}$ | 15,6 | 18,3 | 17,0 | 16,8 | 14,7 | 17,5 | 12,6 | 16,1 |
| $T_{\text{макс.}}^{\circ\text{C}}$ | 21,4 | 23,4 | 18,8 | 21,3 | 17,1 | 22,5 | 17,0 | 20,2 |
| Число дней с $T > 15^{\circ\text{C}}$ | 41 | 64 | 56 | 51 | 26 | 54 | 15 | 43,9 |

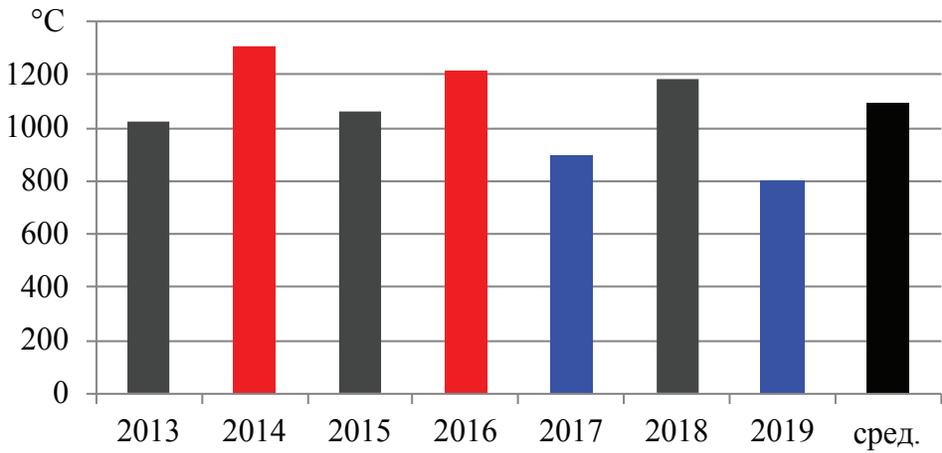


Рис. 2. Значения аккумулятивной температуры (°C) поверхностных горизонтов воды за летний сезон периода 2013—2019 гг.

Fig. 2. Accumulative summer water temperature over the period of investigation 2013—2019.

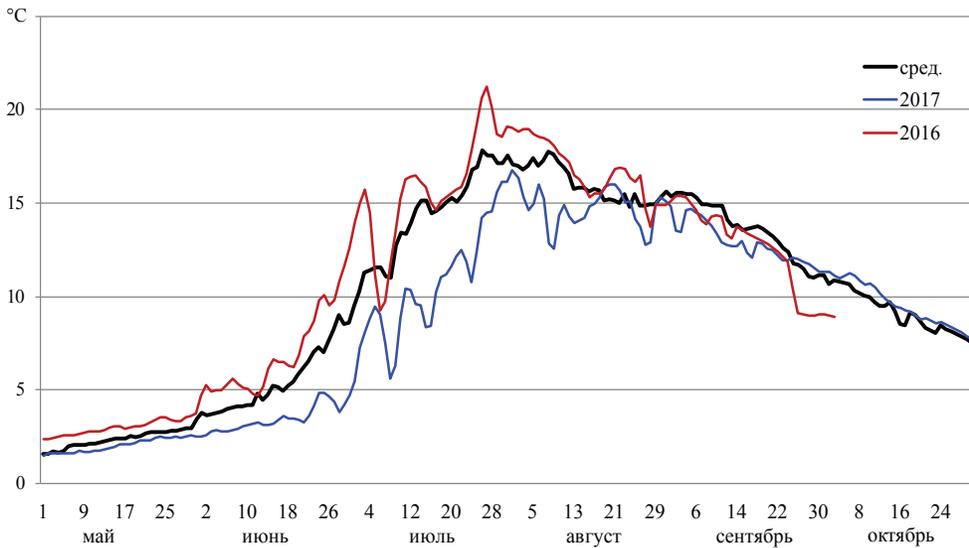


Рис. 3. Динамика температуры (°C) поверхностных горизонтов воды в контрастные годы исследований (скользящее среднее) и среднее многолетнее значение.

Fig. 3. Dynamic surface temperature water horizons in contrasting years of research and mean value.

Наиболее сложная динамика температуры была характерна для 2013 г. Как было показано в наших более ранних исследованиях, этот год характеризовался сложной динамикой температуры по всей толще воды, что было связано

с постоянными штормовыми событиями. После очередного продолжительного шторма в середине августа установилась ситуация, близкая к гомотермии. В дальнейшем прогрев возобновился, но на фоне активного волнового и ветрового перемешивания происходил равномерно, восстановление стратификации не произошло. С конца августа до середины сентября по всей толще воды температура не опускалась ниже 15 °С. Охлаждение водной массы до конца проведения наблюдений также происходило равномерно [23].

В целом важно отметить, что температура воздуха в приземном слое атмосферы оказывает влияние на прогрев воды в описанной акватории, однако динамические явления играют здесь не менее важную роль. Как показано рядом авторов, волновые течения играют в прибрежной зоне большую роль, чем ветровые [1]. Наши исследования подтверждают это: в случае усиления течений вдоль берега ветром сходного направления возникали кратковременные нарушения стратификации вследствие опускания теплых водных масс в более глубокие слои и подъема более холодных на поверхность, однако эти нарушения не затрагивали всю толщу воды и не приводили к существенным задержкам прогрева поверхностных горизонтов (конец июня 2013 г., июль 2019 г.) [23]. Длительное волнение, шторм приводили к серьезным долгосрочным изменениям температуры воды и ее вертикального распределения. Как было отмечено рядом авторов, волновое воздействие в Ладожском озере может затрагивать глубины от 11 до 18 м [24]. Залив Крестовый находится в непосредственной близости от профундальной зоны Ладожского озера. В связи с этим может происходить поступление холодных водных масс также из глубоких открытых участков озера. В результате мы фиксировали неоднократное возникновение озерного апвеллинга; это явление нуждается в дальнейшем исследовании [23].

Гидрохимические показатели и прозрачность воды. Значения гидрохимических параметров в период проведения съемок варьировали от года к году несущественно. Выявленный диапазон значений всех исследованных параметров сопоставим со значениями параметров для открытых участков северной, глубоководной части Ладожского озера [25, 26] (табл. 2).

Для водоемов с невысокой цветностью воды прозрачность можно рассматривать как один из важнейших интегральных параметров при оценке состояния озерных экосистем. По данным съемок за 2000—2019 гг. средние значения прозрачности изменялись год от года незначительно (рис. 4). Наиболее высокими значениями прозрачности отличались 2009 и 2017 г. В 2009 г. в заливе Лещевый (южное побережье) было зафиксировано максимальное для этого периода наблюдений значение — 4,7 м (конец июля 2009 г.). Наименьшими средним (1,9 м) и минимальным (1,5 м) значениями отличался 2010 г. Минимальное значение было зафиксировано в относительно закрытой Малой Никоновской бухте. При относительно небольших отклонениях средних значений от среднего многолетнего (2,6 м) в отдельные годы наблюдался значительный разброс значений прозрачности от станции к станции.

Анализ всей выборки значений прозрачности (230 измерений, включая данные по Монастырской бухте) показал, что 50 % значений лежат в диапазоне от 2,2

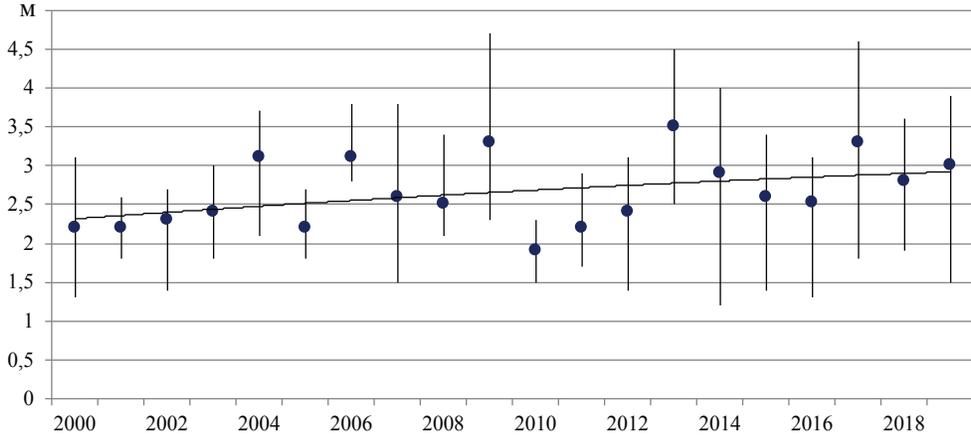


Рис. 4. Средние и экстремальные значения прозрачности воды (м) в годы исследований за июль — август 2000—2019 гг.

Fig. 4. Average and extreme water transparency values (SD) for investigated years, July—August 2000—2019.

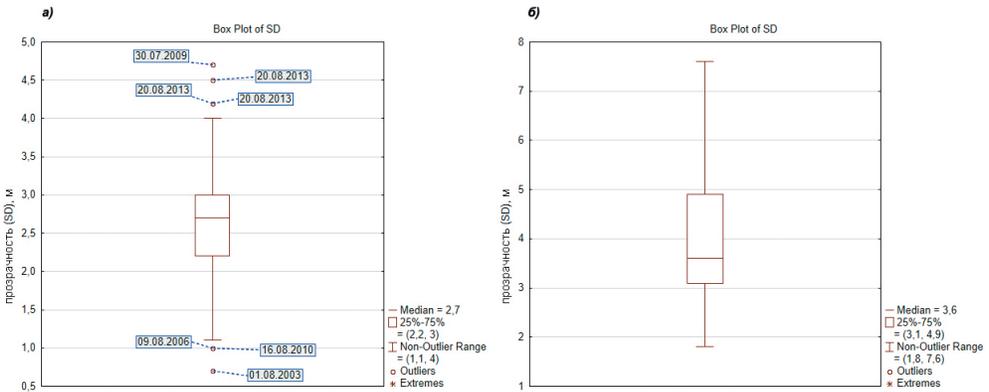


Рис. 5. Основные статистические характеристики прозрачности воды.

- a)* в период максимального прогрева воды ($n = 230$),
- б)* в заливе Крестовый за период с конца мая по начало октября ($n = 86$), 2000—2019 гг.

Fig. 5. The main statistical characteristics of the transparency values.

- a)* during the period of maximum water heating ($n = 230$),
- б)* in Krestovy Bay for the period from May to October ($n = 86$), 2000—2019.

до 3,0 м (рис. 5). Имеющиеся максимальные выбросы — это открытые участки прибрежной зоны, такие как заливы Лещевый и Крестовый. Экстремально низкое значение прозрачности (0,7 м) было отмечено в 2003 г. в куту Монастырской бухты — в этот период очистные сооружения вышли из строя и в бухту поступали

плохо очищенные коммунально-бытовые стоки. Два других случая низких значений также отмечены в этой бухте в 2006 г. и аномально теплом 2010 г.

Анализ данных о прозрачности воды на открытом участке прибрежной зоны (залив Крестовый) за период с мая по сентябрь демонстрирует совсем другую картину. Среднее многолетнее значение показателя (4,0 м) и медиана существенно выше, чем в период максимального прогрева воды; на диапазон от 3,1 до 4,9 м приходится 50 % значений (рис. 5). Высокие значения прозрачности были характерны для периода, когда температура воды составляла менее 4 °С (май, июнь).

Таблица 2

Диапазоны значений основных гидрохимических параметров в прибрежной зоне Валаамского архипелага, по данным 18 станций за 2000—2019 гг.

Extreme values of chemical parameters, 2000—2008 (18 stations)

| Параметр | Поверхность | Дно |
|-----------------------------|-------------|-------------|
| O ₂ , мг/л | 8,2 – 14,2 | 2,9—14,7 |
| O ₂ , % | 96—140 | 46—107 |
| CO ₂ , мг/л | 0—15,0 | 2,6—38,7 |
| ООВ, мгО/л | 5,9—24,4 | 6,0—22,9 |
| Электропроводность, мкСм/см | 81,6—104,5 | 78,7—108,4 |
| pH | 7,1—9,7 | 6,7—8,5 |
| Цветность, Сг-Со° | 18—40 | 19—48 |
| PO ₄ , мг/л | 0,001—0,029 | 0,001—0,042 |
| P _{общ} , мгР/л | 0,003—0,070 | 0,005—0,070 |
| P _{вал} , мгР/л | 0,008—0,070 | 0,008—0,075 |
| NH ₄ , мг/л | 0,187—0,735 | 0,209—0,565 |
| NO ₃ , мг/л | 0,009—0,022 | 0,008—0,021 |
| Fe (общ.), мг/л | 0—0,002 | 0—0,002 |
| Мутность, мг/л | 1,6—6,0 | 1,3—4,2 |

Максимальное отмеченное значение прозрачности воды за включенный в анализ период (7,6 м) было отмечено в первой декаде июня 2004 г.

Фитопланктон. В фитопланктоне данных участков было обнаружено видов, разновидностей и форм водорослей 181, принадлежащих к девяти отделам. По видовому богатству преобладали зеленые (29 % общего числа), цианобактерии (19 %) и диатомовые (18 %) водоросли. Участки побережья отличались высоким видовым сходством (значения коэффициента Серенсена 0,7—0,8).

Для большинства станций побережья Валаамского архипелага был характерен широкий диапазон показателей обилия фитопланктона. Численность варьировала от 0,08 до 56,1 млн кл/л (среднее значение 6,5 млн кл/л), биомасса изменялась от 0,1 до 29,5 мг/л (в среднем 6,2 мг/л). Максимальные средние значения численности и биомассы фитопланктона были отмечены для мелководных станций южного побережья, минимальные — на глубоководных станциях западного побережья [7, 8].

Диапазоны значений коэффициента видового разнообразия как по численности, так и по биомассе также очень широкие. Максимальные средние значения индекса Шеннона отмечены для фитопланктона в заливе Крестовый, минимальные — для станций в бухте Дивной. Число видов фитопланктона, обнаруженных в пробах, колебалось от 13 до 47 [8].

По показателям обилия во все годы исследования на большинстве станций доминировали различные виды цианобактерий (от 50 до 90 % общей биомассы). На станциях, расположенных на открытых или более глубоких участках побережья наряду с ними отмечалось массовое развитие криптофитовых водорослей, а в закрытых мелководных заливах преобладали зеленые (хлорококковые) водоросли.

Чаще всего в состав видов-доминант входили *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfsex Bornet et Flahaut (1886), *Limnothrix planctonica* (Wolos) Meffert 1988, *Woronichinia compacta* (Lemm.) Komárek & Hindák (1988). Из криптофитовых чаще всего встречались виды рода *Cryptomonas* (*C. erosa* Ehr. (1832), *C. ovata* Ehr. (1838), *C. rostrata* Skuja (1948)), *Komma caudata* (Geitler) Hill (1991), из отдела зеленых водорослей — *Chlamydomonas* spp., *Coenococcus planctonicus* Korsh. (1953), *Botryococcus braunii* Kütz. (1849).

Максимальные средние значения численности и биомассы фитопланктона были отмечены для различных станций в Дивной бухте (южное побережье), минимальные — в заливе Крестовый (западное побережье).

Диапазоны коэффициента видового разнообразия достаточно широкие. Максимальные средние значения индекса Шеннона отмечены у мыса Крестовый, минимальные — на станциях в Дивной бухте и Тростянком заливе (табл. 3). Число видов фитопланктона, обнаруженных в пробах, варьировало от 11 до 57.

По показателям обилия во все годы исследования на большинстве станций доминировали различные виды цианобактерий. В разные годы они создавали от 20 до 95 % общей биомассы. На станциях, расположенных на открытых или более глубоких участках побережья наряду с ними отмечалось массовое развитие криптофитовых водорослей, а в закрытых мелководных заливах преобладали зеленые (хлорококковые) водоросли.

В разные годы структура фитопланктона в исследованной акватории варьировала значительно. По средним многолетним значениям биомассы фитопланктона выделяются 2003 г. с минимальными значениями (среднее значение 0,97 мг/л) и 2001 г. с максимальными значениями (11,93 мг/л) [8].

В 2001 г. высокие показатели обилия фитопланктона были обусловлены активной вегетацией двух групп — цианопрокариот и зеленых водорослей, причем наибольшее значение эти группы имели в хорошо прогреваемых закрытых бухтах. В 2003 г. уровень воды в Ладожском озере был очень низким (364 см) и структура фитопланктона значительно варьировала по акватории. В планктоне в разных сочетаниях доминировали виды динофитовых, диатомовых, криптофитовых и зеленых (хлорококковых) водорослей [8].

В последние годы (2011—2019 гг.) уровень вегетации фитопланктона был невысоким (1,12—2,67 мг/л), хотя по численности все время доминировали цианопрокариоты. При анализе средних многолетних данных было показано, что

наибольшее значение цианопрокариоты имели на южном побережье (70 %), наименьшее — на западном (40 %). Это вызвано в основном гидрологическими особенностями этих участков. Так, именно на южном побережье находится закрытая мелководная Дивная бухта, а на западном — открытые глубоководные участки с минимальной вегетацией фитопланктона.

Таблица 3

Средние и экстремальные показатели обилия фитопланктона и индекса Шеннона (H) на различных участках прибрежной зоны Валаамского архипелага
Average and extreme indicators of phytoplankton abundance and the Shannon index (H) in different parts of the coastal area Valaam archipelago

| Станция | Численность, млн кл./л | Биомасса, мг/л | H , бит/мг |
|----------------------|------------------------|-----------------|---------------|
| Залив Крестовый | 2,2 (0,6—4,8) | 3,7 (0,7—12,5) | 3,1 (2,7—3,6) |
| Бухта Б. Никоновская | 3,2 (0,4—8,9) | 5,7 (1,0—15,8) | 2,1 (1,7—2,6) |
| Бухта М. Никоновская | 2,4 (0,3—4,2) | 4,1 (0,8—13,8) | 2,6 (1,8—3,2) |
| о-в И. Предтечи | 3,9 (2,2—5,8) | 5,7 (1,3—14,0) | 3,3 (2,5—4,3) |
| Естественная протока | 3,4 (2,7—4,2) | 8,4 (1,2—10,1) | 2,4 (0,9—3,8) |
| Петровский залив | 5,0 (3,9—6,0) | 6,9 (2,1—11,7) | 2,3 (0,5—3,2) |
| о-в Дубровка | 5,1 (0,2—7,9) | 3,5 (0,1—7,5) | 2,4 (1,4—2,7) |
| о-в Святой | 4,9 (1,1—9,4) | 4,4 (1,1—10,8) | 2,7 (1,5—2,8) |
| о-в Лембас | 7,3 (6,9—7,7) | 7,4 (3,1—11,8) | 2,7 (2,4—2,9) |
| о-в Савватия | 7,7 (3,1—12,3) | 5,4 (2,9—8,0) | 2,9 (2,6—3,1) |
| Тростяной залив | 4,8 (2,4—6,7) | 6,4 (0,7—16,3) | 1,9 (1,3—2,5) |
| о-в Сухой | 5,3 (4,4—6,1) | 8,5 (1,6—22,2) | 2,5 (1,8—3,8) |
| у Дивной бухты | 19,0(4,5—56,1) | 12,5(1,3—29,5) | 2,8 (2,3—3,7) |
| Дивная бухта (центр) | 10,6(0,5—25,6) | 4,9 (0,7—8,6) | 2,2 (1,9—2,4) |
| Дивная бухта (кут) | 11,2(0,08—31,7) | 12,6 (0,1—26,3) | 1,9 (0,9—2,4) |
| Лещевый залив | 13,4(0,4—47,5) | 5,2 (0,4—12,4) | 2,2 (1,9—2,4) |
| В целом | 6,5 (0,08—56,1) | 6,2 (0,1—29,5) | 2,5 (0,5—4,3) |

Межгодовые различия в структуре планктона связаны, прежде всего, с особенностями температурной стратификации и характеристиками ветрового режима. В годы со штилевыми условиями различия между станциями были наиболее существенны. Так, например, в экстремально жаркий для Европы 2010 г. уровень вегетации водорослей и цианобактерий в прибрежной зоне Ладожского озера был не очень высокий. Численность цианобактерий варьировала значительно (от 6 тыс. до 2660 тыс. кл/л), биомасса — от 0,001 до 0,8 мг/л. В планктоне доминировали виды *Dolichospermum spiroides* (Kleb.) Wacklin et al. (2009), *Aphanizomenon flos-aquae*, *Limnothrix planctonica*, *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. & Kom. (1988), и виды рода *Woronichinia*. В 2012 г. значения численности (от 1200 тыс. до 5745 тыс. кл/л) и биомассы (от 0,25 до 1,1 мг/л) варьировали в узком диапазоне. Практически на всех станциях доминировал вид *Aphanizomenon flos-aquae*. Несмотря на то что в период максимального прогрева воды в прибрежной зоне Валаамского архипелага доминируют потенциально токсичные виды цианобактерий,

информация о содержании цианотоксинов отсутствует. Это связано, прежде всего, с невысоким уровнем вегетации цианобактерий в последнее время и неблагоприятными погодными условиями.

В период 2011—2019 гг. были получены данные о концентрации хлорофилла-*a* во время максимального прогрева воды. В среднем за период исследования концентрация хлорофилла-*a* в поверхностных водах была довольно высокая. Значения концентрации хлорофилла-*a* значительно варьировали по акватории (от 0,01 до 18,12 мкг/л). Среднее за период исследования значение концентрации хлорофилла-*a* составило 4,5 мкг/л. Годы значительно различались по пространственному распределению концентрации хлорофилла-*a*, диапазон значений концентрации хлорофилла-*a* был максимальным в 2012 г.

В последние годы проведено подробное исследование в сезонном аспекте трех бухт с различной степенью антропогенного воздействия. Здесь концентрация хлорофилла-*a* также варьировала в широком диапазоне: от 0,2 до 28,2 мкг/л. Максимальный диапазон и максимальное значение наблюдались в Монастырской бухте (2,2—28,2 мкг/л). При расчете трофического статуса по средним значениям концентрации хлорофилла-*a* Монастырская бухта (7,6 мкг/л) относится к мезотрофным участкам, а залив Крестовый (2,3 мкг/л) и Малая Никоновская бухта (2,7 мкг/л) — к олиготрофным.

Зоопланктон. Зоопланктон представлен 40 видами ракообразных (Cladocera — 22 вида, Copepoda — 18 видов) и 24 видами коловраток. Большую часть его составляют голарктические и палеоарктические виды (65 %), на долю широко распространенных видов приходится 35 %. Для описываемых станций отмечено высокое сходство видового состава, значения коэффициента Жаккара варьировали от 85 до 98 %.

Среди ракообразных наиболее часто встречались и входили в состав доминантного комплекса *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Daphnia cristata*, *Eudiaptomus gracilis*, а также представители рода *Bosmina* (особенно, *Bosmina crassicornis*). На глубоководных участках акватории существенную часть биомассы формировали также *Cyclops lacustris*, *Limnocalanus macrurus*. В состав доминантного комплекса в различные годы в разных участках акватории входили и многие виды коловраток, такие как *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Kellicottia longispina*, *Synchaeta stylata*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Bipalpus hudsoni*.

Для участков акватории, сохраняющих фоновый режим функционирования, характерны значительные колебания показателей видового разнообразия зоопланктона (0,9—3,1). Так же как и для фитопланктона, наиболее высокие значения индекса Шеннона отмечены на открытых участках прибрежной зоны.

Для открытых участков прибрежной зоны характерно преобладание Cyclopoidea и незначительная роль в сообществе Cladocera (по данным интегрального относительного обилия). В закрытых бухтах преобладали Cladocera (36 %) и Rotatoria (28 %), наименьшая доля приходилась на Calanoida (15 %), однако по биомассе здесь всегда доминировали коловратки (рис. 6). В 2001—2003 гг. *Asplanchna priodonta* формировала от 50 до 85 % общей биомассы

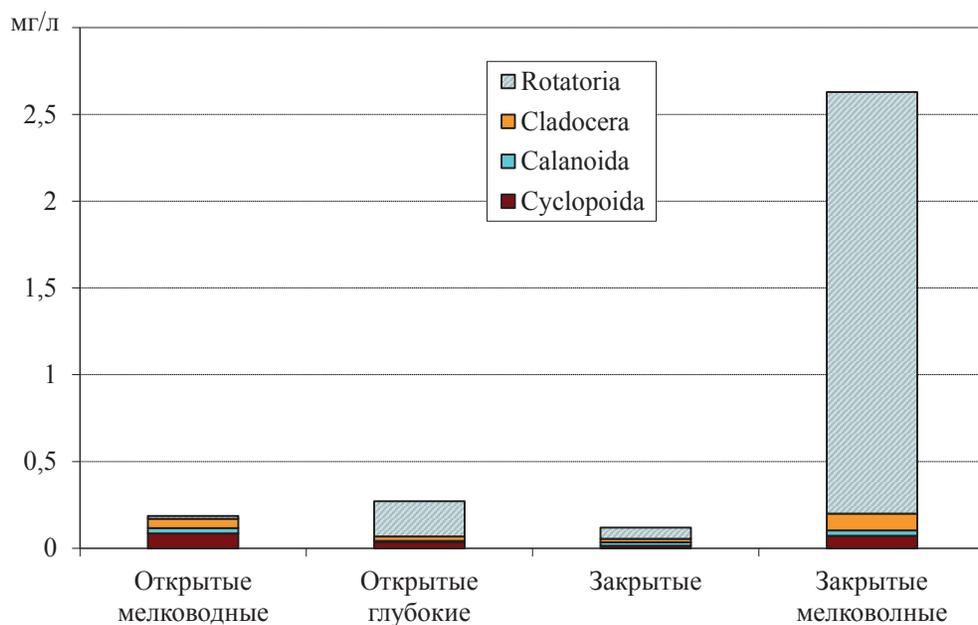


Рис. 6. Структура зоопланктона в различных частях прибрежной зоны: значения биомассы (мг/л) по крупным таксономическим группам, усредненные за июль — август 2000—2014 гг.

Fig. 6. The biomass and structure of zooplankton in different coastal areas, biomass average values (mg/l) by major taxonomic groups. Averaged by July – August 2000–2014.

зоопланктона [27]. В последние годы доля этого вида в общей биомассе зоопланктона существенно ниже.

По многолетним данным мелководные закрытые участки, такие как Дивная или Золотая бухты, существенно отличаются от других биотопов прибрежной зоны. Значения биомассы зоопланктона здесь могли достигать 2—3,5 мг/л, тогда как на других станциях значения редко превышали 0,5 мг/л. В целом за годы исследований для всех участков акватории выявлены широкие диапазоны значений биомассы (0,09—5,60 мг/л).

Макрофиты. Растительный покров прибрежной зоны Ладоги в районе архипелага развит слабо. Он практически отсутствует в областях открытых берегов и формируется лишь в заливах и бухтах. Изредка на удалении от берега можно встретить лишь небольшие разреженные заросли рдеста *Potamogeton perfoliatus* или водного лютика *Ranunculus schmalhauseni*. Однако в заливах юго-западной части прибрежной зоны острова макрофиты также практически отсутствуют. Верхняя литораль данных областей сложена скалами, их обломками и валунами и, следовательно, неблагоприятна для обитания этих растений.

Таксономический список макрофитов изученных заливов складывается из 71 вида растений, относящихся к шести отделам. Большую часть из них (93 %) составляют представители отдела Magnoliophyta, причем на долю Magnolipsida приходится 35 видов (53 %), а Liliopsida — 31 вид (47 %). Кроме цветковых, в списке присутствует по одному виду растений из отделов: Charophyta (*Nitella flexilis*), Bryophyta (*Fontinalis antipyretica*), Equisetophyta (*Equisetum fluviatile*), Lycopodiophyta (*Isoetes lacustris*) и Marchantiophyta (*Ricciocarpus natans*).

Сопоставление числа обнаруженных видов с указанным И.М. Распоповым [28—30] для всего Ладожского озера (138), показывает, что на исследованной акватории выявлено более половины. Это позволяет говорить об относительном богатстве локальной флоры побережья архипелага.

При анализе распределения видов по экологическим группам выявлено, что в целом во флоре преобладают водные (в широком смысле) растения, т. е. принадлежащие к экогруппам с 1-й по 3-ю (табл. 4). Всего их насчитывается 42 вида. Истинно водные растения (гидрофиты) также представлены довольно хорошо — 19 видов. Остальные 29 видов — это гигрофиты — мезофиты.

Таблица 4

Видовое богатство исследованных бухт и заливов
прибрежной зоны Ладожского озера Валаамского архипелага
Biodiversity of the investigated bays of the coastal zone
of Lake Ladoga of the Valaam archipelago

| Бухта или залив | Экогруппа | | |
|-----------------|-----------|-----|----|
| | 1—5 | 1—3 | 1 |
| Дивная | 19 | 15 | 7 |
| Московский | 38 | 27 | 11 |
| Невод | 28 | 19 | 7 |
| Мельничный | 26 | 19 | 9 |
| М. Никоновская | 35 | 23 | 10 |
| Золотая | 7 | 6 | 4 |
| Монастырская | 28 | 15 | 6 |
| Пойменный | 35 | 23 | 12 |

Примечание. Экогруппы: 1—5 — все растения, 1—3 — водные растения (в широком смысле), 1 — истинно водные растения.

Наибольшее видовое богатство и разнообразие макрофитов присуще заливам Московскому, Пойменному и Малой Никоновской бухте (см. табл. 4). Индекс Шеннона для флор этих акваторий равен или более 5,0 бит. В остальных заливах число видов не превышает 30. Причем в бухте Дивной их менее 20 и видовое разнообразие относительно невысоко (4,1 бит), хотя она глубоко врежется в сушу и имеет сложную форму с плесами и кутами, благоприятную для развития водных растений. Минимальные же значения двух этих характеристик выявлены в бухте Золотая для всех экогрупп макрофитов.

Проективное покрытие акватории заливов макрофитами невелико: практически во всех заливах не превышает 10—15 %. Исключением является залив Пойменный, в котором оно составляет 70 %. Такое высокое значение достигается благодаря мелководности залива (0,5—1 м), закрытости островами от акватории Ладоги и преобладанию песчано-илистого субстрата.

Общими для всех исследованных заливов оказались два вида водных растений: *Eleocharis palustris* и *Potamogeton perfoliatus*. Высока ($\geq 75\%$) встречаемость *Elodea canadensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *Myosotis palustris*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton gramineus*, *Ranunculus repens*, *R. reptans*.

Кластерный анализ проводился с использованием данных о видовом составе водных макрофитов (экогруппы с 1-й по 3-ю) в различных бухтах и заливах Валаама (рис. 7). Он показал, что со сходством более 40 % выделяются три группы. Первую из них составляет лишь одна бухта — Золотая. Она обособляется вследствие значительной бедности своего растительного покрова. Во второй кластер входят бухты Малая Никоновская, Монастырская и Пойменный залив. Интересно отметить, что на качество вод этих трех акваторий оказывает воздействие хозяйственная деятельность человека. Только на этих участках отмечались такие виды, как *Nitella flexilis*, *Callitriche hermaphroditica* и *Sagittaria sagittifolia*. В третью группу вошли заливы Московский, Невод, Мельничный и бухта Дивная. Специфичным для нее видом является лишь *Lythrum salicaria*, а кроме того, в трех заливах отмечена *Utricularia intermedia*.

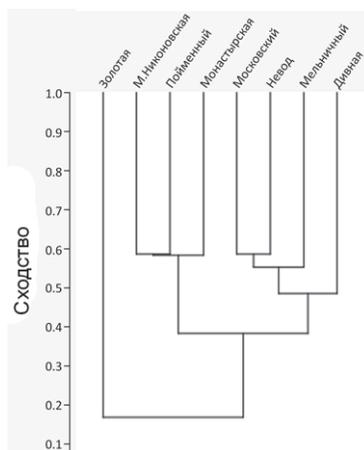


Рис. 7. Дендрограмма сходства участков прибрежной зоны Валаамского архипелага по видовому составу водных макрофитов (метод невзвешенного попарного среднего (UPGMA), мера сходства — коэффициент Жаккара).

Fig. 7. Dendrogram of the similarity of areas of the coastal zone of Lake Ladoga of the Valaam archipelago in terms of the species composition of aquatic macrophytes based on Jaccard-UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean).

Подробные работы, проведенные в бухте Малая Никоновская в 2015—2018 гг. с использованием водолазного оборудования, позволили выяснить нижнюю границу зоны обитания макрофитов в этом заливе [31]. Так, представители вида *Elo-dea canadensis* во все годы исследований встречались до глубины 10 м.

Нужно отметить, что прозрачность воды (видимость белого диска) в этой бухте летом 2013 г. изменялась в диапазоне от 2,5 до 4,5 м, в 2014 г. — от 2,7 до 4,4 м, а в 2015 г. составляла 2,4—4,9 м. Таким образом, выявленная глубина обитания макрофитов превышает известную границу литорали в Ладожском озере — 8,4 м [32] и составляет здесь около 10 м, т. е. 2—2,5 глубины максимальной летней прозрачности воды.

Макрзообентос. В донных сообществах подводных склонов (до глубины 25 м) побережья Валаамского архипелага были отмечены следующие таксономические группы: олигохеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски, пиявки, ракообразные, гидры, планарии, клещи и насекомые. Насекомые представлены наиболее разнообразно. Зафиксированы подуры, клопы, жуки (имаго и личинки) и в наибольшей степени личинки насекомых с полуводным циклом развития: поденки, веснянки, мошки, стрекозы, хирономиды, мокрецы и ручейники. Наибольшим разнообразием отличались личинки комаров-хирономид, олигохеты, личинки ручейников и брюхоногие моллюски.

Наибольшее число таксонов было отмечено в верхнем 5-метровом слое подводного склона, на закрытых от прибоя участках побережья, наименьшее — на глубине свыше 20 м. Ядро бентоценозов прибрежных мелководий составляли ракообразные: реликтовые *Pallaseopsis quadrispinosa* и *Mysis relicta*, изоподы *Asellus aquaticus* и натурализовавшийся байкальский вселенец *Gmelinoidesfasciatus* [33, 34]. Олигохеты были представлены в широком диапазоне видов, но наиболее распространенными были: *Lamprodrilus isoporus*, *Stylaria lacustris*, *Spirosperma ferox*, многочисленные мелкие наидиды родов *Nais*, *Stylaria*, *Vejdovskyella* и неполовозрелая молодь семейства Tubificidae. Среди брюхоногих моллюсков существенный вклад в биомассу вносили представители семейства Valvatidae; из двустворчатых — некрупные, но многочисленные двустворки семейства Sphaeriidae. Повсеместно были распространены личинки ручейников *Agraylea multipunctata*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Lepidostoma hirtum* и крупные таксоны семейства Limnephilidae. Высокой численностью отличались также личинки комаров-хирономид родов *Synorthocladius*, *Paratendipes* и *Polypedilum*. Более чем на 60 % станций были отмечены водные клещи (отряда Acariformes). Остальные группы были встречены в значительно меньшем количестве.

Во всем диапазоне прибрежных мелководий распределение таксонов не было достоверно связано с распределением грунтов. Единственное исключение составляют участки в центральной яме Малой Никоновской бухты с аккумуляцией илистых частиц с доминированием пелофильной фауны олигохет.

На подводных склонах отмечены границы распространения групп видов. Для наиболее массовых видов можно отметить, что бокоплав *G. fasciatus*, личинки поденок, веснянок, ручейников не образовывали скоплений на глубине более 9 м.

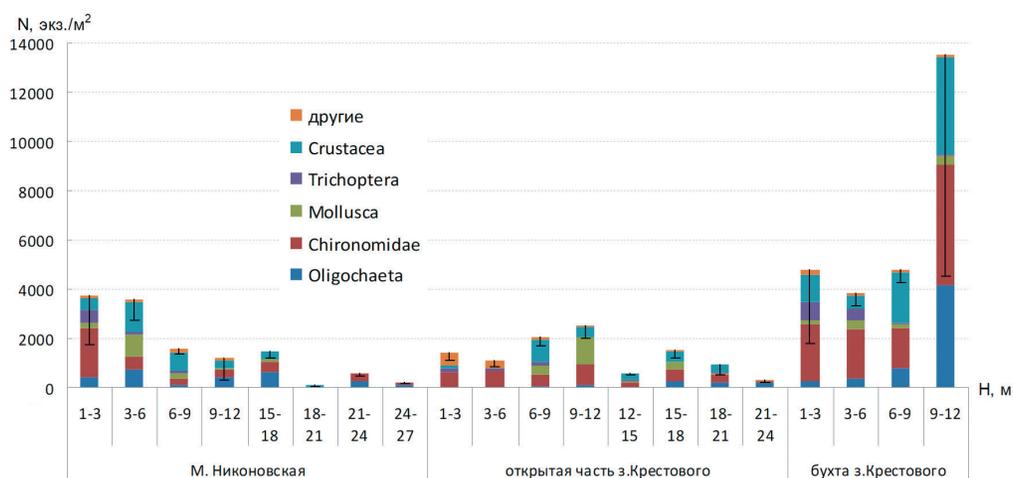


Рис. 8. Средняя численность (N , экз./м²) макрозообентоса на горизонтах на различных акваториях побережья о. Валаам.

Fig. 8. The average abundance (N , ind./m²) of macrozoobenthos on the horizons in different water areas of the Valaam island.

Реликтовые ракообразные, напротив, не встречались на подводном склоне: *P. quadrispinosa* на глубине меньше 3 м, а мизиды на глубине меньше 15 м.

Состав фауны беспозвоночных до глубины 15—20 м определяется открытостью побережья, то есть интенсивностью ветро-волнового воздействия. На закрытых и полуоткрытых участках литорали богатейшее сообщество отмечено на глубине от 1 до 5 м. У открытого побережья разнообразие и обилие макрозообентоса существенно меньше.

Наибольшая плотность поселения отмечена на станции с глубиной 2,4 м на скале, наименьшая — на глубине свыше 20 м, на валунах и жидких илах. Диапазон варьирования — от 20 до 36407 экз./м². На большинстве станций доминировали по плотности поселения личинки комаров-хирономид (рис. 8). В мелководной бухте залива Крестового также был высок вклад в численность ракообразных, в Малой Никоновской бухте — олигохет. Наибольший индивидуальный вклад в численность сообществ вносил бокоплав *G. fasciatus*.

Наибольшая биомасса бентоса отмечена на станциях в центре мелководной бухты (5 м) и на глубине 1 м на скале, а наименьшая — на глубине свыше 22 м. Общий диапазон варьирования — от 0,12 до 34,55 г/м².

Наибольший вклад в биомассу вносили также ракообразные и в меньшей степени моллюски и крупные личинки ручейников (рис. 9). В основном это было вызвано обилием чужеродных амфипод *G. fasciatus* и в меньшей степени аборигенных бокоплавов *P. quadrispinosa*.

Доминирование в биомассе ракообразных дает высокую вариативность в значениях биомассы даже близко расположенных станций и горизонтов.

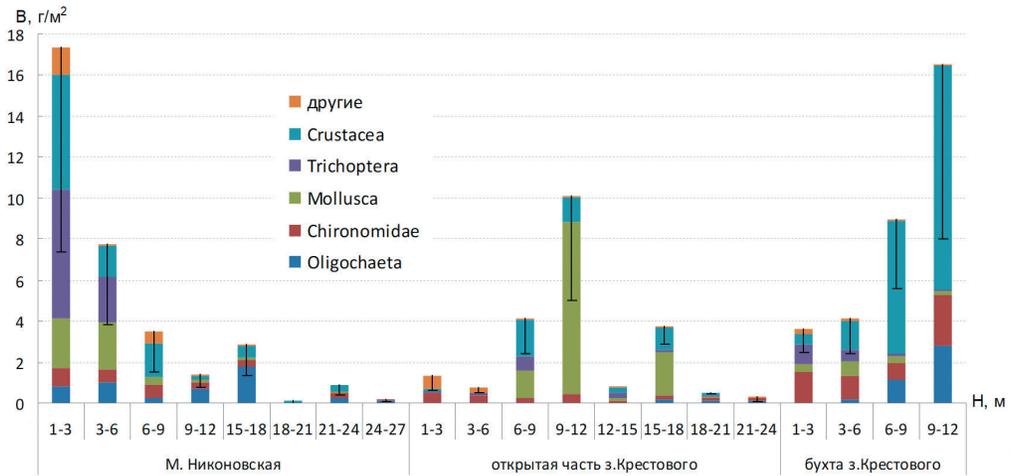


Рис. 9. Средняя биомасса (B , г/м²) макрозообентоса на горизонтах на различных акваториях побережья о. Валаам.

Fig. 9. The average biomass (B , g/m²) of macrozoobenthos on the horizons in different water areas of the Valaam island.

Максимальные значения биомассы бентоса наблюдались у границы твердого и мягкого грунта или на твердом обломочном грунте, предоставляющем достаточный объем убежищ для ракообразных. Наименьшим обилием характеризуются участки, наиболее сильно подверженные ветро-волновому воздействию, — это верхние горизонты открытого побережья и полузакрытой бухты, а также участки с глубиной от 20 м и с аккумуляцией мягких грунтов.

Значительная часть исследований донной фауны Ладожского озера проводится для открытой части озера [35, 36] или ограничивается верхним метровым слоем литорали [1, 25]. Данные для прибрежного свала различных участков о. Валаам получены впервые. Несмотря на кажущуюся бедность, даже на каменистых склонах обитает разнообразная и обильная фауна. При этом наиболее обильные участки не всегда располагаются на наименьшей глубине, а следовательно, требуют дополнительного изучения.

Донные сообщества верхней части склона в диапазоне 1—5 м подверглись существенным изменениям после появления ряда вселенцев. На глубинах свыше 5 м в значительной степени сохранилась естественная фауна беспозвоночных Ладожского озера с доминированием реликтовых ракообразных.

Закключение

В работе обобщены данные многолетних (с 1998 г.) исследований прибрежной зоны Валаамского архипелага. Проведение работ в центральной части Ладожского озера в период открытой воды было возможным благодаря наличию

стационара — Учебно-научной станции РГГМУ на о. Валаам (УНС «Валаам»). В ходе проведения полевых работ уточнены границы и площадь прибрежной зоны [23, 31].

Изучение фито- и зоопланктона, прозрачности воды, важнейших гидрохимических параметров проводилось в мониторинговом режиме на протяжении более 20 лет. До начала регулярных наблюдений на сетке из 18 станций глубиной от 5 до 40 м сведения о диапазонах значений важнейших лимнологических параметров отсутствовали.

Исследования макрофитов и макрозообентоса выполнены в отдельные годы, однако подробный характер полевых работ, четкая взаимосвязь отбираемых проб с типом грунтов, использование водолазных методов позволили получить новые данные о включенных в анализ сообществах.

Показано, что динамический фактор и температура воды в значительной степени определяют распространение исследованных сообществ. Относительно высокие показатели обилия фито- и зоопланктона были характерны для закрытых от ветрового и волнового перемешивания участков прибрежной зоны. Здесь отмечалась активная вегетация макрофитов, формировались высокопродуктивные сообщества макрозообентоса. На мелководных закрытых участках значения биомассы зоопланктона на порядок отличались от других частей акватории.

В ряде случаев и на открытых участках наблюдались экстремально высокие для этого района Ладожского озера значения биомассы фитопланктона (до 29,5 мг/л), что, скорее всего, связано с нагонными явлениями.

Межгодовые различия в количественном развитии планктона вызваны гидрологическими условиями конкретных лет. Биомасса фито- и зоопланктона открытых участков прибрежной зоны Валаамского архипелага сравнима с их биомассой в северном глубоководном районе [25, 26], а биомасса в закрытых зонах меньше значений по данным, опубликованным для прибрежной зоне Ладожского озера [1].

Открытые участки исследованной акватории на протяжении всех лет характеризовались одним пиком в развитии планктона — в июле — августе; в другие месяцы значения численности и биомассы были низкими [8]. Это подтверждается данными о прозрачности воды, которая минимальна в период максимальной вегетации фитопланктона и максимальна в июне. Абсолютный максимум (7,6 м) за весь период наблюдений отмечен в заливе Крестовый в 2004 г. — это самое высокое значение, зафиксированное для Ладоги за последние десятилетия.

В открытом участке прибрежной зоны архипелага с 2013 г. организованы непрерывные (логгерные) наблюдения за температурой воды на различных горизонтах. Подобные исследования для Ладожского озера проводятся впервые. По средним многолетним данным установлена продолжительность теплого периода со значением температуры поверхностного горизонта воды более 10 °С: она составляет 100 дней. Этот наиболее благоприятный для развития гидробионтов период начинается в первой декаде июля. Неоднократно зафиксировано явление озерного апвеллинга, которое нуждается в дальнейшем комплексном изучении.

Как показали результаты наблюдений, периоды прогрева и наличия стратификации даже в самые теплые месяцы лета (июль и август) сменялись гомотермией. После сильных штормов, характерных для Ладожского озера [23], значения температуры даже в поверхностных горизонтах воды опускались ниже 10 °С. Смена подобных ситуаций характерна для большинства лет исследований (начиная с 2013 г.).

В разные годы работы по мониторинговой программе проводили в близкие временные сроки, но они попадали на различные фазы прогрева и стратификации водной массы, что было одной из причин межгодовых различий показателей обилия планктонных организмов. Важно отметить, что воздействие резких колебаний температуры воды на развитие гидробионтов в естественных условиях также можно рассматривать как важное направление дальнейших исследований.

Несмотря на относительно небольшую площадь прибрежной зоны и мозаичный характер распределения макрофитов, здесь описан 71 вид растений, что составляет более половины списка видов, отмеченных для Ладожского озера [1]. Для истинно водных растений выявлена максимальная глубина распространения (10 м).

Впервые для Ладожского озера решена задача по исследованию макрофитов и зообентоса на твердых грунтах и на сложном рельефе прибрежного склона. По количественным характеристикам сообщества беспозвоночных литорали не уступают обильным и хорошо исследованным сообществам прибрежья на глубинах до 1 м и значительно превышают отмечаемые на открытой акватории озера [35—38]. Трансформация литоральной фауны в профундальную отмечалась до глубины 16 м. Во всем этом диапазоне отмечались скопления гидробионтов. Литоральная фауна (включающая большинство групп личинок насекомых, часть ракообразных и моллюсков) распространена в различных условиях до глубины 10—12 м, что вместе с данными о распространении макрофитов позволяет расширить границу литоральной зоны до 10 м вместо принятого ранее значения 8,5 м.

В целом по показателям обилия фито- и зоопланктона, макрозообентоса, прозрачности воды и содержанию хлорофилла *a* в пределах водной системы Валаамского архипелага выделяются участки с олиго- и мезотрофным статусом. Это связано со значительным разнообразием биотопов, характерным для исследуемой акватории. За последние 20 лет никаких направленных негативных изменений лимнологических параметров не выявлено, значительная часть акватории сохраняет фоновый режим функционирования.

Список литературы

1. Литоральная зона Ладожского озера. СПб: Нестор-История, 2011. 416 с.
2. *Распопов И.М., Воронцов Ф.Ф., Слепухина Т.Д., Доценко О. Н., Рычкова М.А.* Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука. 1990. 114 с.
3. *Распопов И. М., Андронникова И. Н., Слепухина Т. Д., Расплетина Г. М., Рычкова М. А., Барбашова М.А., Доценко О.Н., Протопопова Е.В.* Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб: Институт озероведения РАН 1998. 54 с.

4. Алевкин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973 г. 269 с.
5. Усачев П.И. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона // Труды Всесоюз. гидробиол. общества. 1961. № 11. С. 411—415.
6. Абакумов В.А. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.
7. Воякина Е. Ю. Видовой состав фитопланктона водной системы Валаамского архипелага // Рыбохозяйственное исследование больших озер Северо-Запада европейской части России. Труды ФГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга). 2009. Вып. 334. С. 33—61.
8. Воякина Е.Ю. Межгодовая динамика структурных показателей фитопланктона различных участков прибрежной зоны Ладожского озера в районе Валаамского архипелага / Рыбохозяйственное исследование больших озер Северо-Запада европейской части России. Труды ФГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга). 2009. Вып. 334. С. 62—74.
9. Komárek J., Fott B. Chlorophyceae: Chlorococcales. Das Phytoplankton des Süßwassers: Systematic und Biologie. Stuttgart, 1983. Teil. 7, Hälfte. 1.
10. Ettl H. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Chlorophyta. 1. Phytomonadina. Jena, 1983. 80 p.
11. Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1988. Suppl. V. 80, No. 1—4. P. 327—472.
12. Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. Nostocales // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1989. Suppl. V. 82, No. 3. P. 247—345.
13. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
14. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных стран. Т. 2. Ракообразные. СПб: изд-во Зоологического ин-та РАН, 1995. 627 с.
15. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В.Р. Алексеева, С. Я. Цаллохина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
16. Stepanova A.B., Voyakina E.Ju. Simultaneous dynamics of phyto- and zooplankton in three ecologically different locations by Valaam Island, Lake Ladoga // Proceedings of the 2-nd International Lake Ladoga symposium 1996. University of Joensuu. Publications of Karelian Institute. 1997. № 117. P. 226-237.
17. Зуева Н.В., Вельгоша А.И., Зуев Ю.А. Видовой состав макрофитов заливов Валаамского архипелага / В сб.: Гидроботаника 2015. Труды VIII Всероссийской конференции с международным участием по водным макрофитам, Ярославль: Филигрань, 2015. С. 123—125.
18. Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
19. Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: Центр малой полиграфии «Международный университет бизнеса и новых технологий», 2001. 200 с.
20. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Эволюция экосистем Баренцева моря в плейстоцене. Червертичная палеоэкология и палеогеография Северных морей. М., 1988. 231 с.
21. Дудакова Д.С. Метод полигонного исследования распределения мейобентоса в литорали Ладожского озера (на примере северного шхерного района) // Биология внутренних вод. 2016. № 6. С. 104—112.
22. Зуев Ю.А., Зуева Н.В. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера // Ученые записки РГГМУ. 2013. № 30. С. 134—147.
23. Влияние изменений климата и опасных природных явлений на природопользование европейского севера. СПб: 2013. 124 с.
24. Воронцов Ф.Ф. Волнение на Ладожском озере / В сб.: Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Л.: изд-во ЛГУ, 1966. С. 247—264.
25. Румянцев В.Я. Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. СПб: Наука, 2002. 327 с.
26. Филатов Н.Н. Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2000. 490 с.

27. *Stepanova A., Voyakina E., Babin A.* Inter-annual Fluctuation of Summer Plankton in a coastal zone of Lake Ladoga around Valaam archipelago // 2nd European large lakes symposium (ELLS) August 2009, Norrtälje, Sweden. P. 15—16.
28. *Распопов И.М.* Высшая водная растительность Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. С. 16—72.
29. *Распопов И.М.* Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.
30. *Распопов И.М.* Высшая водная растительность шхерного района Ладожского озера / В сб.: Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. М., Л., 1961. С. 193—210.
31. *Степанова А.Б., Бабин А.В., Зуева Н.В., Зуев Ю.А., Воякина Е.Ю., Семадени И.В.* Анализ антропогенного воздействия на водную систему Валаамского архипелага / В кн.: Экосистемы Валаамского архипелага (Ладожское озеро) на рубеже 20-го и 21-го веков. Черты уникальности и современное состояние. Атлас. СПб: изд-во РГГМУ, 2016. С. 32—41.
32. *Распопов И. М.* Видовое и ценотическое разнообразие высших водных и прибрежно-водных растений в литоральной зоне Ладожского озера / В кн.: Литоральная зона Ладожского озера. СПб, 2011. С. 52—64.
33. *Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E.* Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Env. Res. 2009. V. 14. No. 3. P. 404—414.
34. *Куршиов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Лаврова М.С.* Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 2. С. 87—104.
35. *Стальмакова Г.А.* Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Л.: Наука, 1968. С. 4—70.
36. *Суслопарова О.Н., Терешенкова Т.В., Огородникова В.А., Зуев Ю.А., Мицкевич О.И.* Изменения летних гидробиоценозов южной Ладоги по материалам многолетних исследований ГосНИОРХ / В кн.: Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб, 2014. С. 238—258.

References

1. *Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera.* Lake Ladoga littoral zone. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya, 2011: 416 p. [In Russian].
2. *Raspopov I.M., Voroncov F.F., Slepuhina T.D., Docenko O.N., Rychkova M.A.* Rol' volneniya v formirovanii biocenozov bentosa bol'shih ozer. Waves role in the development of large lakes benthos biotic communities. Leningrad. Nauka, 1990: 114 p. [In Russian].
3. *Raspopov I.M., Andronnikova I.N., Slepuhina T.D., Raspletina G.M., Rychkova M. A., Barbashova M.A., Docenko O.N., Protopopova E. V.* Pribrezhno-vodnye ekotony bol'shih ozer. Semi-water ecotones of large lakes. Saint Petersburg. Institute of limnology RAS, 1998: 54 p. [In Russian].
4. *Alekin O.A., Semyonov A. D., Skopincev B.A.* Rukovodstvo po himicheskomu analizu vod sushi. Manual for inland waters chemical analysis. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973: 269 p. [In Russian].
5. *Usachev P.I.* Quantitative method for collecting and processing phytoplankton. *Trudy Vsesoyznogo Gidrobiologicheskogo Obshesiva.* Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society. 1961, 11: 411—415. [In Russian].
6. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnyh ekosistem.* Manual for freshwater ecosystems hydrobiological monitoring. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992: 320 p. [In Russian].
7. *Voyakina E.Yu.* Species composition of phytoplankton in the water system of the Valaam archipelago. Fisheries research of large lakes in the North-West of the European part of Russia. *Trudy FGNU "Vserossiyskij nauchno-issledovatel'skij institut rybnogo hoz'yajstva i okeanografii" ("GosNIORH" im. L.S. Berga).* Proceedings of FSSI "All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography" (FGNU "GosNIORKh"). 334: 33—61 [In Russian].
8. *Voyakina E.Yu.* Interannual dynamics of structural parameters of phytoplankton in various parts of the coastal zone of Lake Ladoga in the region of the Valaam archipelago. Fisheries research of large lakes in the North-West of the European part of Russia. Saint Petersburg. *Trudy FGNU «Vserossiyskij*

- nauchno-issledovatel'skij institut rybnogo hozyajstva i okeanografii* ("GosNIORH" im. L.S. Berga). Proceedings of FSSI "All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography" (FGNU «GosNIORKh»). 2009, 334: 62—74 [In Russian].
9. Komárek J., Fott B. Chlorophyceae: Chlorococcales. Das Phytoplankton des Süßwassers: Systematic und Biologie. Stuttgart, 1983. Teil. 7, Hälfte. 1.
 10. Ettl H. Süßwasser flora von Mitteleuropa. Chlorophyta. 1. Phytomonadina. Jena, 1983: 80 p.
 11. Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1988, 80 (1-4): 327—472.
 12. Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. Nostocales // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1989, 82 (3): 247—345.
 13. Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria)*. USSR rotifers fauna (Rotatoria). Leningrad: Nauka, 1970: 744 p. [In Russian].
 14. *Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnyh Rossii i sopredel'nyh stran. T. 2. Rakoobraznye*. Identification guide for freshwater invertebrates of Russia and bordering countries. V. 2. Crustacean. Saint Petersburg: Zoological Institute of RAS, 1995: 627 p. [In Russian].
 15. *Opredelitel' zooplanktona i zoobenthosa presnyh vod Evropejskoj Rossii. T. 1. Zooplankton*. Identification guide for zooplankton and zoobenthos of European Russia freshwaters. V. 1. Zooplankton. Moscow: Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2010: 495 p. [In Russian].
 16. Stepanova A.B., Voyakina E.Ju. Simultaneous dynamics of phyto- and zooplankton in three ecologically different locations by Valaam Island, Lake Ladoga. Proceedings of the 2-nd International Lake Ladoga symposium 1996. University of Joensuu. Publications of Karelian Institute. 1997, 117: 226—237.
 17. Zueva N.V., Vel'goshia A. I., Zuev Yu. A. Macrophytes species composition of Valaam archipelago bays. *Gidrobotanika. 2015. Trudy VIII Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem po vodnym makrofitam*. Hydrobotany 2015. Proceedings of VIII All-Russian conference with international participation on aquatic macrophytes. Yaroslavl': Filigrée. 2015, 1: 123—125. [In Russian].
 18. Katanskaya V.M. *Vysshaya vodnayarastitel'nost' kontinental'nyh vodoemov SSSR. Metody izucheniya*. Aquatic vegetation of USSR continental water bodies. Study methods. Leningrad: Nauka, 1981: 187 p. [In Russian].
 19. Papchenkov V. G. *Rastitel'nyj pokrov vodoemov i vodotokov Srednego Povolzh'ya*. Vegetation of Middle Volga water bodies and streams. Yaroslavl': Small Printing Center "International University of Business and New Technologies", 2001: 200 p. [In Russian].
 20. Golikov A.N., Skarlato O.A. *Evoljucija ekosistem Barentseva morya v plejstocene. Chervertichnaya paleoekologiya i paleogeografiya Severnyh morej*. Barents Sea ecosystems evolution in Pleistocene. Alluvium period paleoecology and paleogeography. Moscow, 1988. 231 p. [In Russian].
 21. Dudakova D.S. The polygon method of the meiobenthos spatial distribution study in the littoral zone of lake Ladoga (by the example of the northern skerries region of the lake). *Biologiya vnutrennih vod*. Biology of inner waters. 2016, 6: 104—112. [In Russian].
 22. Zuev Yu.A., Zueva N.V. Research experience macrozoobenthos rocky littoral zone of Lake Ladoga. *Uchyonnye zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologičeskogo universiteta*. Scientific notes of Russian State Hydrometeorological University. 2013. 30: 134—147. [In Russian].
 23. *Vliyanie izmenenii klimata i opasnykh prirodnyh javlenii na prirodopolzovanie Evropejskogo Severa*. Impact of climate change and natural hazards on environmental management of the European North. Saint Petersburg, 2013: 124 p. [In Russian].
 24. Vorontsov F.F. *Volnenie na Ladojskom ozere. Gidrologičeskij rejim i vodnij balans Ladozhskogo oze- ra*. Waving on Lake Ladoga. Hydrological regime and water balance of Lake Ladoga. Leningrad. 1966: 247—264. [In Russian].
 25. Rummyantsev V. Ya. *Ladozhskoe ozero – proshloe, nastoyashee i budushee*. Lake Ladoga – past, present, future. Saint Petersburg: Nauka, 2002. 327. [In Russian].
 26. Filatov N.N. *Ladozhskoe ozero. Monitoring, issledovanie sovremennogo sostoyaniya i problem upravleniya Ladojskim ozerom i drugimi bolshimi ozerami*. Lake Ladoga. Monitoring, research of the current state and problems of management of Lake Ladoga and other large lakes. Petrozavodsk. 2000: 490 p. [In Russian].

27. *Stepanova A., Voyakina E., Babin A.* Inter-annual Fluctuation of Summer Plankton in a coastal zone of Lake Ladoga around Valaam archipelago. 2-nd European large lakes symposium (ELLS) August 2009, Norrtälje, Sweden. 2009: 15 – 16.
28. *Raspopov I.M.* *Vysshaya vodnaya rastitel'nost' Ladozhskogo ozera. Rastitel'nye resursy Ladozhskogo ozera.* Ladoga Lake aquatic vegetation. Lake Ladoga plant resources. Leningrad: Nauka, 1968: 16—72. [In Russian].
29. *Raspopov I.M.* *Vysshaya vodnaya rastitel'nost' bol'shih ozer Severo-Zapada SSSR.* Aquatic vegetation of North-West USSR large lakes. Leningrad: Nauka, 1985: 200 p. [In Russian].
30. *Raspopov I.M.* Aquatic vegetation of Lake Ladoga skerry area. *Kompleksnye issledovaniya shkhernoj chasti Ladozhskogo ozera.* Complex studies of Ladoga Lake skerry area. Leningrad, 1961: 193—210. [In Russian].
31. *Stepanova A.B., Babin A.V., Zueva N.V., Zuev Yu.A., Voyakina E.Yu., Semadeni I.V.* Analysis of anthropogenic impact on the Ladoga Lake water system. *Ekosistemy Valaamskogo arhipelaga (Ladozhskoe ozero) na rubezhe 20 i 21 vekov. Cherty unikal'nosti i sovremennoe sostoyanie.* Ecosystems of the Valaam Archipelago (Lake Ladoga) at the turn of the 20th and 21st centuries. It features unique and modern state: Atlas. Saint Petersburg, 2016: 32—41. [In Russian].
32. *Raspopov I.M.* *Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera.* / Lake Ladoga littoral zone. Aquatic vegetation and helophytic plants species and biocenoses diversity of Lake Ladoga littoral zone. Saint Petersburg. 2011: 52—64. [In Russian].
33. *Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E.* Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga. *Boreal Env. Res.* 2009, 14: 404—414. [In Russian].
34. *Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V., Rusanov A.G., Lavrova M.S.* Invasive amphipods as a factor of Ladoga lake ecosystem transformation. *Rossiiskij zhurnal biologicheskikh invazij.* Russian Journal of Biological Invasions. 2012, 2: 87—104. [In Russian].
35. *Stal'makova G.A.* Ladoga Lake zoobenthos. *Biologicheskie resursy (zoologiya) Ladozhskogo ozera.* Ladoga Lake biological resources. Leningrad: Nauka, 1968: 4—70. [In Russian].
36. *Susloparova O.N., Tereshenkova T.V., Ogorodnikova V.A., Zuev Yu.A., Mickevich O.I.* South Ladoga summer hydro-biocenoses changes based on the materials of multi-year research of GosNIORCH. *Rybohozyajstvennye issledovaniya na vodnykh ob'ektah Evropejskoj chasti Rossii.* Fisheries research on water bodies of the European part of Russia: 2014: 238—258. [In Russian].

Конфликт интересов: конфликт интересов отсутствует.

Статья поступила 07.09.2020

Принята после доработки к публикации 23.09.2020

Сведения об авторах

Степанова Анастасия Борисовна, канд. биол. наук, доцент, доцент кафедры прикладной и системной экологии, начальник Учебно-научной станции на о. Валаам, Российский государственный гидрометеорологический университет, ab-stepanova@yandex.ru

Воякина Екатерина Юрьевна, канд. биол. наук, доцент кафедры прикладной и системной экологии Российского государственного гидрометеорологического университета, katerina.voyakina@gmail.com

Бабин Александр Валерьевич, старший преподаватель кафедры прикладной и системной экологии Российского государственного гидрометеорологического университета, alex-babin@yandex.ru

Зуева Надежда Викторовна, канд. геогр. наук, доцент кафедры прикладной и системной экологии Российского государственного гидрометеорологического университета, nady.zueva@yandex.ru

Зуев Юрий Алексеевич, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (ГосНИОРХ им. Л.С. Берга), yzuev@yandex.ru

Information about authors

Stepanova Anastasia Borisovna, PhD (Biol. Sci.), Associate Professor, Department of Applied and Systems Ecology, Head of Education and Scientific Station “Valaam”, Russian State Hydrometeorological University

Voyakina Ekaterina Yurievna, PhD (Biol. Sci.), Associate Professor, Department of Applied and Systems Ecology, Russian State Hydrometeorological University

Babin Alexander Valerievich, Senior Lecturer, Department of Applied and Systems Ecology, Russian State Hydrometeorological University

Zueva Nadezhda Viktorovna, PhD (Geogr. Sci.), Associate Professor, Department of Applied and Systems Ecology, Russian State Hydrometeorological University

Zuev Yury Alekseevich, PhD (Biol. Sci.), senior researcher, Saint Petersburg branch of “VNIRO” (GosNIORKH named after L.S. Berg)