

УДК 574.45(282.247.211)

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ЛИТОРАЛИ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА И ЕЕ РОЛЬ В ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМА

© 2024 г. Е. В. Теканова[@]

Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Институт водных проблем Севера,
просп. А. Невского, 50, г. Петрозаводск, 185000 Россия

[@]e-mail: etekanova@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2024 г.

После доработки 25.03.2024 г.

Принята к публикации 25.03.2024 г.

Впервые выполнены двухлетние сезонные исследования продукции фитопланктона в каменисто-песчаной литорали северного глубокого и холодноводного Онежского озера. Результаты исследований показали, что фотосинтез характеризуется двумя или тремя сезонными максимумами, величины которых находятся в пределах олиготрофных экосистем. Рассмотрены основные первичные продуценты, концентрация фосфора в воде, температура воды в течение вегетационного периода. Выявлены различия в сезонной динамике фотосинтеза и сходные среднесезонные и максимальные величины в сравнении с глубоководным районом озера. Показан малый вклад продукции литорального фитопланктона в первичную продуктивность экосистемы.

Ключевые слова: Онежское озеро, литораль, пелагиаль, фотосинтез, фитопланктон, сезонная динамика

DOI: 10.31857/S1026347024060113, **EDN:** ukibig

Сведения о первично-продукционном процессе в литорали больших глубоких водоемов, относящихся к категории Великих озер мира, немногочисленны. Исследования фотосинтеза фитопланктона проводились летом в разных участках литоральной зоны Ладожского озера (Raspornov *et al.*, 1996), в подледный и летний периоды в приустьевых участках оз. Байкал (Бондаренко и др., 2020, 2022). Для Великих Американских озер проведены оценки первичной продукции в прибрежной зоне до 20–30-метровой глубины (Vollenweider, 1974; Urban *et al.*, 2005; Fahnenstiel *et al.*, 2016 и др.). Справедливо считается, что в таких водоемах роль литорали невелика с точки зрения биопродуктивности водоема в целом. Однако внешние воздействия на экосистему больших озер быстрее и сильнее проявляются именно в прибрежной зоне (Yurista *et al.*, 2016). Это связано с гидрологическими особенностями таких водоемов. Замедленный водообмен способствует сохранению стабильности основной водной массы длительное время после внешних воздействий. В то же время весной и осенью термический бар, формирующийся вследствие медленного нагревания и остывания воды, делит озеро на относительно изолированные области – прибрежную теплоактивную и глубоководную теплоинертную зоны. В теплоактивной

зоне аккумулируются поступающие в водоем аллохтонные вещества (Сабылина, 1999; Auer, Gatzke, 2004; Сабылина, Рыжаков, 2018), происходит их первичная трансформация и осаждение (Wetzel, 1993, 2001; Cotner *et al.*, 2009 и др.). Эти особенности определяют барьерную роль литоральной зоны и значение в сохранении структуры всех озерных процессов не только в условиях антропогенного воздействия, но и в результате климатических изменений. Поэтому большие глубокие озера, особенно северные, могут оказаться наиболее уязвимыми в условиях потепления климата из-за сокращения времени прохождения термобара и (или) увеличения нагрузки аллохтонных веществ.

Онежское озеро – большой северный глубоководный и холодноводный олиготрофный водоем. Его площадь составляет 9943 км², средняя глубина 30 м, максимальная – 120 м (Ladoga and Onego..., 2010). В условиях потепления климата увеличился зимний речной сток в Онежское озеро (Калинкина и др., 2018б), что привело к возрастанию цветности воды, а также связанного с гумусом фосфора, железа, углекислого газа в прибрежных участках, особенно весной (Калинкина и др., 2019; Kalinkina *et al.*, 2020). Подобные изменения химического состава воды наблюдаются и в других водоемах гумидной зоны (Sarkkola

et al., 2013; Brothers *et al.*, 2014; Bartels *et al.*, 2016 и др.). В то же время установлено, что в Онежском озере на 12 дней увеличилась продолжительность безледоставного периода (Efremova *et al.*, 2013), в прибрежной части температура воды возросла на 2.2°C за 1959–2014 гг. (Диагноз и прогноз..., 2020), в глубоководной – на 1.6°C в течение 1991–2011 гг. (Woolway, Merchant, 2018).

Продукция фитопланктона в литоральной зоне Онежского озера ранее не изучалась. Более 70% прибрежной зоны озера представляет собой открытую незарастающую каменисто-песчаную литораль (Онежское озеро..., 2010) со слабым развитием фитоперифитона. Поэтому представляется важным оценить продукцию фитопланктона как основного продуцента в литоральной зоне. В свете представлений о барьерной функции литорали, а также в условиях современных изменений химического и термического режима водоема новые знания о закономерностях формирования биопродуктивности Онежского озера позволяют улучшить существующую систему его биомониторинга (Калинкина и др., 2018а).

Целью настоящей работы было выявление закономерностей и масштабов продукции фитопланктона в каменисто-песчаной литорали Онежского озера и ее роли в первичной продуктивности водоема.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в открытой прибойной незарастающей каменисто-песчаной литорали Пухтинской бухты, расположенной в западной части Онежского озера (рис. 1). Пухтинская бухта не подвергается непосредственному антропогенному воздействию, поэтому этот участок водоема можно считать условно фоновым. В бухту впадают три ручья – Железный и Черный длиной около 2 км и Матручей длиной около 1.4 км, вода которых имеет темно-коричневый цвет, что свидетельствует о ее высокой цветности и большом количестве органического углерода гумусового происхождения. Измерения фотосинтеза проводили 1 раз в 14 дней с мая по октябрь 2013 (n=10) и 2014 гг. (n=10) в 100 м от берега. Средняя глубина станции составляла 2.5 м в 2013 г. и 2.8 м в 2014 году (табл. 1).

Одновременно с измерением фотосинтеза проводили исследования видового состава, структурных и количественных характеристик фитопланктона и химического состава воды (органическое вещество, биогенные элементы). Результаты этих исследований опубликованы ранее (Чекрыжева, Калинкина, 2016; Сабылина, Рыжиков, 2018).

Скорость фотосинтеза фитопланктона определяли в поверхностном слое воды кислородным

методом (Кузнецов, Дубинина, 1989) по изменению концентрации кислорода в склянках при естественном освещении и в темноте после их суточной экспозиции в инкубаторе при температуре, соответствующей озерной воде. Пересчет единиц кислорода на углерод проводили с учетом ассимиляционного коэффициента фотосинтеза 1.25 (Бульон, 1993).

Для выявления особенностей сезонного цикла первичной продукции в литорали были привлечены данные о сезонных изменениях продукции в пелагиали озера. Сезонный ход первичной продукции в глубоководном районе озера подробно изучался в 1989–2006 гг. радиоуглеродным методом (Тимакова, Теканова, 1999; Сярки, Теканова, 2008; Теканова, Сярки, 2015). Радиоуглеродный метод измерения фотосинтеза дает закономерно более низкие величины по сравнению с кислородным (Бульон, 1993). Поэтому для сравнительного анализа использовали многолетние данные о скорости фотосинтеза в глубоководном районе за 2007–2023 гг., полученные кислородным методом. В анализ вошли станции С_1, С_2, С_3, С_4 (Центральное Онего) и станция В_1 (Большое Онего) (n=31) со средней глубиной 68.5 м (см. рис. 1, табл. 1). Среднемноголетнюю траекторию сезонной динамики в глубоководном районе построили методом двойного сглаживания (Сярки, 2013). Способом скользящей средней проводили сглаживание ранжированного по дате ряда и по величине показателя, и по времени с осреднением 5 шагов (5 последовательно расположенных данных).

Первичную продукцию в фотическом слое воды глубоководного района рассчитывали по общепринятой формуле на основе скорости фотосинтеза в поверхностном слое воды и прозрачности (Бульон, 1983). Входящий в формулу коэффициент ослабления фотосинтеза с глубиной был экспериментально получен для Онежского озера и составил 0.29 (Тимакова, Теканова, 1999). Толщина фотического слоя в озере достигает глубины 2-х прозрачностей воды (Тимакова, Теканова, 1999). В пелагиали это глубина около 8 м, в прибрежье – 6 м (табл. 1). В месте отбора проб в литорали фотический слой ограничен глубиной около 3 м (табл. 1). Поэтому для расчета интегральной первичной продукции в литорали использовали коэффициенты ослабления фотосинтеза с глубиной, рассчитанные для конкретной глубины станции отбора проб. Прозрачность воды определяли диском Секки на глубине 5 м.

Для выполнения расчетов первичной продукции с площади литоральной зоны ее граница была условно ограничена 5-метровой изобатой. Считается, что литораль ограничивается нижней границей произрастания высшей водной растительности и фитоперифитона, а там, где нет

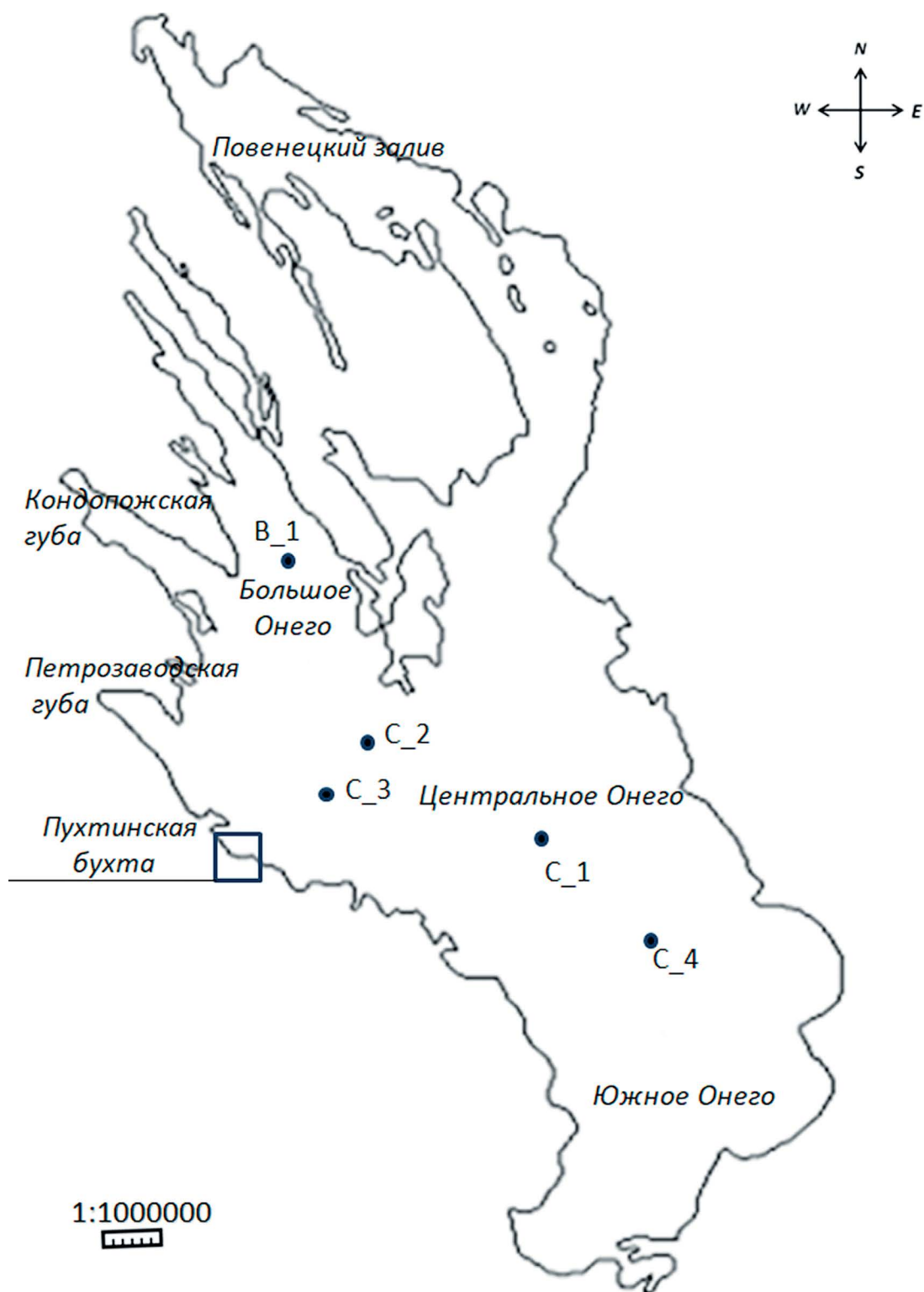


Рис. 1. Карта-схема Онежского озера с указанием мест отбора проб воды.

макрофитов — глубиной фотического слоя. Более 90% высшей водной растительности и фитопери- фитона в Онежском озере встречается на глубинах

не более 3 м (Распопов, 1975; Рычкова, 1975), тро- фогенный слой достигает в среднем 6-метровой глубины (табл. 1).

Таблица 1. Статистические характеристики ($Me \pm m$) измеренных параметров в литорали и пелагиали Онежского озера за период с мая по октябрь

Показатель	Каменисто-песчаная литораль		Пелагиаль
	2013 г.	2014 г.	2007–2023 гг.
Глубина, м	2.5 ± 0.2	2.8 ± 0.2	68.5 ± 5.8
Прозрачность воды, м	3.0 ± 0.3	3.0 ± 0.3	4.0 ± 0.1
Температура воды, °С	14.6 ± 2.6	11.7 ± 2.8	11.4 ± 2.2
Phot*, мкг С/л·сут	20.9 ± 14.0	81.9 ± 18.9	49.1 ± 10.1
	48.9 ± 17.5		
PP**, мг С/м²·сут	48.5 ± 16.2	148.9 ± 31.8	146.3 ± 21.3
	80.9 ± 28.3		
PP, г С/м²·вегет. период	9.3	20.4	22.5

Примечание. * – фотосинтез в поверхностном слое воды, ** – первичная продукция в фотическом слое воды.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Закономерности сезонного цикла продукции фитопланктона в открытой прибойной каменисто-песчаной литорали Онежского озера

На территории Республики Карелия 2013 и 2014 годы характеризовались положительной аномалией среднегодовой температуры $+2.2^{\circ}\text{C}$ и $+2.3^{\circ}\text{C}$ соответственно. Годовое количество осадков в оба года было близким к норме, однако в 2014 г. наблюдался их дефицит летом и осенью. Вскрытие водных объектов в 2013 г. завершилось к 10 мая, в 2014 – на неделю позже. 2014 г. отличался аномально теплой зимой и низким снегообразованием, весеннее половодье было незначительным по объему и непродолжительным по времени. Слабое половодье, дефицит осадков летнего периода и преобладание повышенного температурного фона способствовали формированию пониженной водности на большинстве рек и озер Карелии в 2014 году. 2013 г. характеризовался как средний по водности год (Кравченкова, Бехтерева, 2014; Бехтерева, Кравченкова, 2015).

Литоральные воды в изученные годы характеризовались неравномерностью прогрева и охлаждения (рис. 2а, б). Наблюдаемые понижения температуры воды связаны с быстрым остыванием воды на мелководье при временном похолодании или стгонно-нагонных явлениях при устойчивых сильных ветрах западных направлений. Средняя за вегетационный период температура воды в 2013 г. была на 3°C выше, чем в 2014 г. (табл. 1). Сезонный максимум температуры воды в оба года достигался в конце июля–начале августа и был сходен по величине – $+21.4^{\circ}\text{C}$ и $+22.0^{\circ}\text{C}$ в 2013 и 2014 гг. соответственно.

В сезонной динамике фотосинтеза литорально-фитопланктона в изученные годы повторялись

два максимума – весенний и летний. В 2014 г. был ярко выражен и осенний максимум (рис. 2а, б). Сезонные возрастания скорости фотосинтеза в целом совпадали с максимальными показателями численности и биомассы фитопланктона (Чекрыжева, Калинкина, 2016).

Весенний максимум фотосинтеза наблюдался в мае (рис. 2а, б). В этот период литоральная зона находится в пределах теплоактивной зоны, отделенной от основной акватории термическим баром. Здесь были отмечены повышенные концентрации фосфора в воде, которые достигали $18\text{--}20$ мкг/л, тогда как в это же время за пределами термобара в теплоинертной зоне – лишь $7\text{--}10$ мкг/л (Сабылина, Рыжаков, 2018). Весенний максимум фотосинтеза обеспечивался диатомовым комплексом (около 100% сообщества), представленным, главным образом, крупноразмерной холодноводной *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen (Чекрыжева, Калинкина, 2016). *A. islandica* во время весеннего конвективного перемешивания воды поднимается из придонных слоев и достигает максимальных сезонных величин в период гомотермии (Петрова, 1990; Padisák, 2003) при оптимальных температурных условиях вегетации в Онежском озере $+5\text{...}+6^{\circ}\text{C}$ (Петрова, 1990). Наиболее высокого уровня, который превышал летние величины, фотосинтез достиг весной 2014 г. при температуре $+5.2^{\circ}\text{C}$. Весной 2013 г. при температуре воды $+8.5^{\circ}\text{C}$, по-видимому, начинался спад весеннего максимума фотосинтеза, так как температура уже выходила за пределы оптимальных значений для развития *A. islandica*. Интенсивная вегетация диатомовых сопровождалась значительным потреблением нитратного азота, особенно в 2014 г., когда его концентрации в воде снизились до аналитического нуля (Сабылина, Рыжаков, 2018).

Летнее возрастание скорости фотосинтеза происходило в период максимального прогрева воды

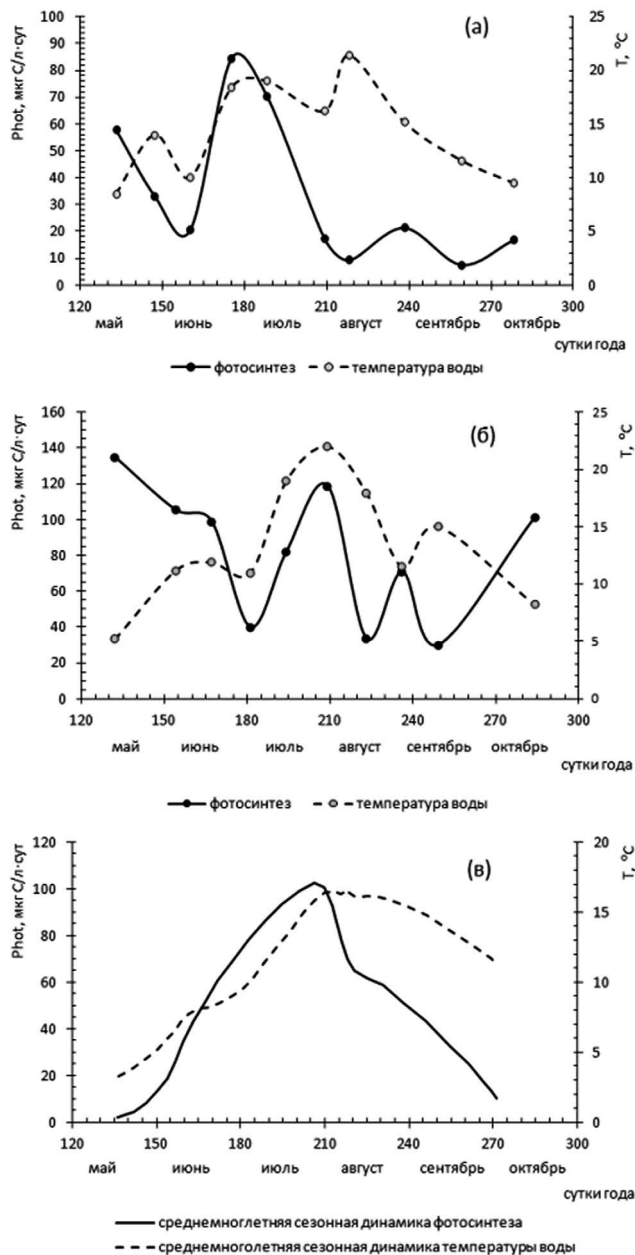


Рис. 2. Сезонная динамика фотосинтеза (Phot) и температуры (T) в поверхностном слое воды открытой каменисто-песчаной литорали в 2013 (а) и 2014 (б) гг. и в пелагиали (в) Онежского озера в 2007–2023 гг.

и приходилось в 2013 г. на конец июня (рис. 2а), в 2014 г. — на конец июля в связи с более медленным прогревом воды в предшествующий период (рис. 2б). В это время литоральная зона и эпилимнион глубоководного района озера представляют собой относительно однородную по химическому составу водную массу, за исключением антропогенно эвтрофированных участков. Содержание общего фосфора в воде литорали

летом снизилось до 7–14 $\mu\text{кг}/\text{л}$ (Сабылина, Рыжиков, 2018) и не отличалось от его концентраций в глубоководном районе (Сабылина, 1999; Сабылина и др., 2010; Zobkov *et al.*, 2022). Основу летних альгоценозов по-прежнему составляли диатомовые водоросли, но их доля в сообществе по сравнению с весенним периодом сократилась до 75–78% в численности и 82–88% — в биомассе. В функционирование сообщества свой вклад вносили высокопродуктивные зеленые и эвгленовые водоросли. Нанопланктонная фракция достигала максимальных сезонных величин и составляла 18 и 25% в численности альгоценозов в 2013 и 2014 гг. соответственно. Массово вегетировали мелко-размерные диатомея *Cyclotella comta* (Ehrenberg) Hakansson., хлорококковые *Monoraphidium*, *Koliella* и *Chlamydomonas*, эвгленовые *Trachelomonas* (Чекрыжева, Калинкина, 2016).

В августе 2013 г. в штилевую погоду при максимальной температуре воды 21.4 $^\circ\text{C}$ наблюдалась вегетация цианобактерий *Dolichospermum crassum* (Lemmermann) Wacklin, Hoffmann et Komarek, 2009 и *Anabaena scheremetievii* Elenkin (*Dolichospermum scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komarek), которые составляли около 80% в численности сообщества. При этом их численность не превышала 37 тыс. кл./л (Чекрыжева, Калинкина, 2016). Развитие “цветения” воды в литорали ограничивалось низким содержанием фосфора в воде, вегетация цианобактерий не сопровождалась значительным увеличением фотосинтеза (рис. 2а).

Выраженный осенний максимум фотосинтеза, сопоставимый с летним, наблюдался только в 2014 г. в октябре (рис. 2б) при температуре +8.2 $^\circ\text{C}$ и концентрации общего фосфора 7 $\mu\text{кг}/\text{л}$. Основными компонентами альгоценоза в это время были диатомовые и цианобактерии (Чекрыжева, Калинкина, 2016). Во время осеннего максимума, так же как и весной, наблюдалось снижение количества нитратов почти в 2.5 раза по сравнению с летними концентрациями (Сабылина, Рыжиков, 2018).

В целом, в 2014 г. скорость фотосинтеза как и интегральная продукция были в 4 и 3 раза соответственно выше, чем в 2013 году (табл. 1). Тем не менее их величины не превышали пределов олиготрофии. Показатели численности и биомассы фитопланктона в 2014 г. также были более высокими (Чекрыжева, Калинкина, 2016). Возможной причиной такой межгодовой разницы может быть низкий уровень воды в 2014 году. Имеющиеся сведения о влиянии уровня воды в водоемах на планктон относятся, большей частью, к водохранилищам и свидетельствуют об увеличении показателей развития планктона в период “низкой воды” за счет более хорошего прогрева, увеличения ресуспензии осадков и более быстрого

оборота биогенных элементов (Ривьер и др., 2001). Показано, что значительные колебания уровня приводят к изменению гидростатической нагрузки на дно и, как следствие, к изменению массообмена между дном и водой. Снижение нагрузки сопровождается разуплотнением отложений и увеличением направленного в них потока воды. В случае с песчаными отложениями создается механический “промывной режим” (Мартынова, 2010). Вполне вероятно, что высокая межгодовая изменчивость фотосинтеза в литоральной зоне имеет закономерный характер вследствие неустойчивости водной среды.

Особенности сезонного цикла первичной продукции в литорали и пелагиали Онежского озера

Закономерности сезонного цикла первичной продукции в глубоководном районе озера довольно хорошо изучены в 1989–2006 гг. (Тимакова, Теканова, 1999; Сярки, Теканова, 2008; Теканова, Сярки, 2015). Среднегодовое значение сезонной динамики фотосинтеза в 2007–2023 гг. (рис. 2в) в целом повторяет кривую, полученную для пелагиали ранее.

Основным различием в пелагическом и литоральном сезонном цикле первичной продукции является наличие в последнем весеннего максимума фотосинтеза (рис. 2а, б). Весной в пелагиали, как и в литорали, в условиях гомотермии при температуре около $+4...+6^{\circ}\text{C}$ (конец мая – начало июня) проходит сезонный максимум развития фитопланктона, который также обеспечивается главным образом холодноводной *A. islandica* (Петрова, 1990; Теканова, Сярки, 2015). Холодноводный диатомовый планктон поднимается из глубинных слоев воды в результате конвективного перемешивания (Петрова, 1990) и привносится по мере прохождения термобара из районов с температурой воды больше $+4^{\circ}\text{C}$ (Петрова, 1990; Suarez *et al.*, 2019). Среднегодовое значение биомассы фитопланктона в период весеннего максимума в пелагиали 0.8 мг/л (Теканова, Сярки, 2015) сопоставимо с показателями в литорали – 0.8 (2013 г.) и 1.0 (2014 г.) мг/л (Чекрыжева, Калинкина, 2016). При одинаковых уровнях развития фитопланктона и температуре воды наличие весеннего максимума фотосинтеза в литорали может объясняться лучшими световыми условиями. Фотический слой в Онежском озере достигает глубины двойной прозрачности воды (Тимакова, Теканова, 1999), и в литорали при прозрачности воды 3 м он мог бы составлять в среднем 6 м (табл. 1). Таким образом, при глубине в месте исследований 3 м фотический слой ограничен глубиной одной прозрачности воды, то есть литоральный диатомовый планктон находится в верхней части фотического слоя. Немаловажным фактором формирования весеннего пика

фотосинтеза в литорали может быть и повышенное содержание фосфора в воде. Весной в прибрежной теплоактивной зоне концентрации общего фосфора могут достигать $18\text{--}24\text{ мкг/л}$ (Сабылина, 1999; Сабылина, Рыжаков, 2018), а в открытом плесе озера его содержание мало меняется по сезонам, сохраняясь в пределах $7\text{--}12\text{ мкг/л}$ (Сабылина, 1999; Сабылина и др., 2010; Теканова, Сярки, 2015; Zobkov *et al.*, 2022).

Осеннее повышение скорости фотосинтеза в пелагиали, как и в литорали, наблюдается не всегда. Оно происходит в сентябре или октябре и не достигает больших значений (Тимакова, Теканова, 1999). Поэтому при построении среднегодового хода сезонной динамики фотосинтеза в этом районе озера осенний подъем фотосинтеза сглаживается (рис. 2в).

Величины сезонных максимумов фотосинтеза в литорали в средневодном 2013 г. ($60.0\text{--}85.0\text{ мкг С/л}\cdot\text{сут}$) были ниже среднегодовое значение максимума в пелагиали $113.0\text{ мкг С/л}\cdot\text{сут}$, в маловодном 2014 г. ($101.0\text{--}135.0\text{ мкг С/л}\cdot\text{сут}$) они были сопоставимы (рис. 2).

Средняя за вегетационный период скорость фотосинтеза в поверхностном слое воды литорали достоверно отличалась от этой величины в пелагиали (табл. 1). В средневодном 2013 г. она выходила за нижнюю границу доверительного интервала для медианы в глубоководном районе, в маловодном 2014 г. – значительно превышала верхнюю границу из-за наличия большого осеннего максимума фотосинтеза. Средняя за вегетационный период первичная продукция под м^2 в 2013 г. также выходила за нижнюю границу доверительного интервала для медианы в глубоководном районе (табл. 1), а в 2014 г. – находилась в его пределах. Несмотря на достоверно более высокую скорость фотосинтеза в поверхностном слое воды литорали в 2014 г. по сравнению с глубоководным районом, первичная продукция под м^2 ограничивалась глубиной. Учитывая выявленную высокую межгодовую изменчивость литоральной первичной продукции, на основании двухлетних измерений сложно сделать однозначный вывод о том, более или менее активно протекает первично-продукционный процесс в литорали по сравнению с глубоководным районом озера. На данном этапе результаты анализа статистических характеристик фотосинтеза могут свидетельствовать лишь о том, что средняя за вегетационный период двух лет скорость фотосинтеза в поверхностном слое воды в условно “чистой” литорали озера достоверно не отличалась от пелагической (табл. 1). В то же время средняя за период исследований первичная продукция под м^2 в литорали была значимо ниже, чем в пелагиали (табл. 1), из-за малой глубины, ограничивающей фотический слой.

Роль литоральной зоны в первичной продуктивности Онежского озера

Площадь литоральной зоны составляет 924.5 км², или 9.5 % всей площади озера (9692 км² без островов). Для расчета продукции фитопланктона с этой площади было принято, что во всей литоральной зоне озера создается такое же количество органического углерода ($C_{\text{орг}}$), как в изученной каменисто-песчаной литорали, которая составляет 70% всей литоральной зоны. Кроме того, из-за отсутствия данных не учитывали возможно более высокую первичную продукцию в литорали двух эвтрофируемых губ — Кондопожской и Петрозаводской, которые составляют лишь 4% площади озера. Исходя из годовой первичной продукции под м² в литорали (табл. 1), во всей литоральной зоне в средний по водности год фитопланктоном создается 8.6 тыс. т $C_{\text{орг}}$, в маловодный — 18.9, в среднем — 13.7 тыс. т. Исходя из среднеемноголетней годовой первичной продукции под м² в пелагиали (табл. 1), на акватории Онежского озера (за исключением литорали), фитопланктон за год продуцирует 197.3 тыс. т $C_{\text{орг}}$. Таким образом, среднеемноголетняя продукция фитопланктона со всей площади Онежского озера составляет 211 тыс. т $C_{\text{орг}}$, при этом вклад в нее литорального фитопланктона не превышает 6.5%.

Современные сведения о продукции высшей водной растительности и фитоперифитона в литорали Онежского озера отсутствуют. По данным И.М. Распопова (1985), высшая водная растительность в Онежском озере развита слабо, ее годовая продукция составляет около 2.8 тыс. т $C_{\text{орг}}$. В продуцировании органического вещества фитоперифитом ведущая роль принадлежит обрастаниям камней. Общая продукция фитообрастаний камней и макрофитов на период начала 1970-х гг. оценивалась в среднем в 7.7 тыс. т $C_{\text{орг}}$ (Рычкова, 1979), то есть приблизительно в 2 раза меньше, чем продукция литорального фитопланктона. В целом, годовая продуктивность литоральной зоны с учетом всех первичных продуцентов может достигать в среднем около 21.4 тыс. т $C_{\text{орг}}$, а ее доля в первичной продуктивности Онежского озера возрастает до 10%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение фотосинтеза фитопланктона на преобладающей в Онежском озере каменисто-песчаной литорали в 2013 и 2014 гг. показало, что его сезонная динамика характеризовалась двумя или тремя максимумами. Величины фотосинтеза в это время достигали 60.0–135.0 мкг С/л·сут и не выходили за пределы, установленные для олиготрофных экосистем. Весенний подъем в мае

отмечался при температуре воды ниже 8°C, концентрациях общего фосфора 18–20 мкг/л и обеспечивался холодноводной диатомеей *Aulacoseira islandica*. Летний максимум фотосинтеза отмечался в июне или июле при максимальных температурах воды 18–22°C, низких концентрациях общего фосфора 7–14 мкг/л. На фоне доминирования летних диатомей вклад в первичную продукцию летом вносили высокопродуктивные зеленые и эвгленовые водоросли. Осенний подъем наблюдался в октябре 2014 г. при температуре воды 8°C и концентрации общего фосфора 7 мкг/л. Основными продуцентами осенью были диатомеи и цианобактерии.

Сезонная динамика фотосинтеза в литорали характеризовалась наличием весеннего максимума, которого нет в пелагиали. При одинаковых температурах воды, уровне и составе фитопланктона с доминированием *A. islandica* развитие весеннего пика фотосинтеза в литоральной зоне определяется, вероятно, лучшими световыми условиями и обеспеченностью фосфором. Средние и максимальные величины фотосинтеза за вегетационный период значительно не превышали соответствующие показатели в глубоководном районе озера.

Вклад продукции литорального фитопланктона в первичную продукцию всего Онежского озера оказался очень мал — в среднем 6.5%. С учетом продукции фитоперифитона и высшей водной растительности роль литоральной зоны в продуктивности водоема увеличивалась незначительно, до 10%.

Новые данные о закономерностях первичной продукции в литорали позволяют включить эту зону в систему биомониторинга Онежского озера, которая ранее охватывала только глубоководную часть акватории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность А.В. Рябинкину и М.В. Калмыкову за помощь в организации двухлетних экспедиционных работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных проблем Севера Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

БИОЭТИКА

Автор утверждает, что эта работа не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бехтерева Г.В., Кравченкова Т.Г.* Климатические особенности года // Государственный доклад о состоянии окружающей среды в Республике Карелия в 2014 году. Петрозаводск: ООО “Версо”, 2015. С. 10–13.
- Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М., Шубенкова О.В., Захаренко А.С., Погодаева Т.В., Пименов Н.В., Земская Т.И.* Структура и продукционный потенциал летнего фитопланктона озера Байкал в современный период // Водн. рес. 2022. Т. 49. №1. С. 66–76.
DOI: 10.31857/S0321059622010059
- Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М., Шубенкова О.В., Пименов Н.В., Земская Т.И.* Функционирование микроводорослей подледного планктона и ледовой интерстициали в прибрежной зоне озера Байкал // Микробиология. 2020. Т. 89. № 3. С. 344–355.
DOI: 10.31857/S0026365620030064
- Бульон В.В.* Радиоуглеродный метод определения первичной продукции фитопланктона, его возможности и ограничения в сравнении с кислородным // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 147–157.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Диагноз и прогноз термогидродинамики и экосистем великих озер России. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2020. 255 с.
- Калинкина Н., Полякова Т., Сярки М., Теканова Е.* Научные основы биомониторинга Онежского озера // Докл. Академии наук. 2018а. Т. 482. № 1. С. 92–95.
- Калинкина Н.М., Теканова Е.В., Сабылина А.В., Рыжаков А.В.* Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Изв. РАН. Сер. географ. 2019. № 1. С. 62–72.
DOI: 10.31857/S2587-55662019162-72.
- Калинкина Н.М., Филатов Н.Н., Теканова Е.В., Балаганский А.Ф.* Многолетняя динамика стока железа и фосфора в Онежское озеро с водами р. Шуя в условиях климатических изменений // Региональная экология. 2018б. Т. 52. № 2. С. 65–73.
DOI: 10.30694/1026-5600-2018-2-65-73.
- Кравченкова Т.Г., Бехтерева Г.В.* Климатические особенности года // Государственный доклад о состоянии окружающей среды в Республике Карелия в 2013 году. Петрозаводск: ООО “Версо”, 2014. С. 12–18.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.* Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Мартынова М.В.* Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. М.: Наука, 2010. 243 с.
- Онежское озеро: Атлас. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2010. 151 с.
- Петрова Н.А.* Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 187 с.
- Распопов И.И.* Высшая водная растительность больших озер Северо-запада СССР. Л.: Наука, 1985. 197 с.
- Распопов И.И.* Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 103–122.
- Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.* Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ. Уровенный режим // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 282–283.
- Рычкова М.А.* Перифитон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 123–137.
- Рычкова М.А.* Перифитон Онежского озера // Гидробиол. ж. 1979. Т. 15. № 3. С. 13–18.
- Сабылина А.В.* Современный гидрохимический режим озера // Онежское озеро, экологические проблемы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 1999. С. 58–108.
- Сабылина А.В., Лозовик П.А., Зобков М.Б.* Химический состав воды Онежского озера и его притоков // Водн. рес. 2010. Т. 37. № 6. С. 717–729.
- Сабылина А.В., Рыжаков А.В.* Гидрохимическая характеристика литоральной зоны Онежского озера // Водн. рес. 2018. Т. 45. № 2. С. 179–187.
DOI: 10.7868/S0321059618020074
- Сярки М.Т.* Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 62–68.
DOI: 10.15393/j1.art.2013.2141
- Сярки М.Т., Теканова Е.В.* Сезонный цикл первичной продукции в Онежском озере // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 5. С. 621–625.
- Теканова Е.В., Сярки М.Т.* Особенности фенологии первично-продукционного процесса в пелагиали Онежского озера // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 6. С. 645–652.
DOI: 10.7868/S0002332915060119
- Тимакова Т.М., Теканова Е.В.* Характеристика процессов первичного продуцирования органического вещества // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 1999. С. 158–174.
- Чекрыжева Т.А., Калинкина Н.М.* Структура и сезонная динамика фитопланктонных сообществ в открытой и закрытой литорали Онежского озера

- (Пиньгуба, Пухтинская бухта) // Тр. Карельск. научн. центра РАН. № 12. 2016. С. 83–95.
DOI: 10.17076/eco363
- Чекрыжева Т.А., Калинкина Н.М. Структура и сезонная динамика фитопланктонных сообществ в открытой и закрытой литорали Онежского озера (Пиньгуба, Пухтинская бухта) // Тр. Карельск. науч. центра РАН. 2016. № 12. С. 83–95.
DOI: 10.17076/eco363
- Auer M.T., Gatzke T.L. The Spring Runoff Event, Thermal Bar Formation, and Cross Margin Transport in Lake Superior // J. of Great Lakes Res. 2004. Vol. 30. Suppl. 1. P. 64–81.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(04\)70378-0](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(04)70378-0)
- Bartels P., Hirsch P.E., Svanback R., Eklov P. Dissolved organic carbon reduces habitat coupling by top predators in lake ecosystems // Ecosystems. 2016. V. 19. P. 955–967.
<https://doi.org/10.1007/s10021-016-9978-x>
- Brothers S., Köhler J., Attermeyer K., Grossart H.P., Mehner T., Meyer N., Scharnweber K., Hilt S. A feedback loop links brownification and anoxia in a temperate, shallow lake // Limnol. Oceanogr. 2014. V. 59. № 4. P. 1388–1398.
<https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.4.1388>
- Cotner J.B., Kenning J., Scott J.T. The microbial role in littoral zone biogeochemical processes: Why Wetzel was right // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2009. V. 30. Part 6. P. 981–984.
- Efremova T., Palshin N., Zdorovenov R. Long-term characteristics of ice phenology in Karelian lakes // Estonian Journal of Earth Sciences. 2013. V. 62. № 1. P. 33–41.
DOI: 10.3176/earth.2013.04
- Fahnenstiel G.L., Sayers M.J., Shuchman R.A., Yousef F., Pothoven S.A. Lake-wide phytoplankton production and abundance in the Upper Great Lakes: 2010–2013 // J. of Great Lakes Res. 2016. V. 42. Iss. 3. P. 619–629.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.02.004>
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A., Zobkov M., Ryzhakov A. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia // J. of Great Lakes Res. 2020. V. 46. Iss. 4. P. 850–861.
DOI: 10.1016/j.jglr.2020.02.008
- Ladoga and Onego – Great European Lakes. Observation and Modelling. Chichester: Springer-Praxis. 2010. 302 p.
- Padisák J., Scheffler W., Sipos C., Kasprzak P., Koschel R., Krienitz I. Spatial and temporal pattern of development and decline of the spring diatom populations in Lake Stechlin in 1999 // Arch. Hydrobiol. 2003. V. 58. P. 135–155. <http://real.mtak.hu/id/eprint/3310>
- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N., Kurashov E.A., Letanskaya G.I., Panov V.E., Rychkova M.A., Telesh I.V., Tchernykh O.A., Vorontsov F.F. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation // Hydrobiologia. 1996. V. 322. P. 39–47.
<https://doi.org/10.1007/BF00031803>
- Sarkkola S., Nieminen M., Koivusalo H., Laurén A., Kortelainen P., Mattsson T., Palviainen M., Piirainen S., Starr M., Finér L. Iron concentrations are increasing in surface waters from forested headwater catchments in eastern Finland // Science of the Total Environment. 2013. V. 463–464. P. 683–689.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.06.072>
- Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Tchekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R.E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B.W. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in large Lake Onego (Russia) // Inland Waters. 2019. V. 9. № 2. P. 193–204.
- Urban N.R., Auer M.T., Green S.A., Lu X., Apul D.S., Powell K.D., Bub L. Carbon cycling in Lake Superior // Journal of geophysical research. 2005. V. 110. C06S90.
<https://doi.org/10.1029/2003JC002230>
- Vollenweider R.A., Munavar M., Stadelmann P.A. Comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. V. 31. № 5. P. 739–762.
<https://doi.org/10.1139/f74-100>
- Wetzel R.G. Limnology: Lake and river ecosystems. London: Academic Press. 2001. 3rd ed. 850 p.
- Wetzel R.G. Microcommunities and microgradients: linking nutrient regeneration, microbial mutualism, and high sustained aquatic primary production // Neth. J. Aquat. Ecol. 1993. V. 27. P. 3–9.
<https://doi.org/10.1007/BF02336924>
- Woolway R.I., Merchant C.J. Intralake heterogeneity of thermal responses to climate change: A study of large Northern Hemisphere lakes // J. Geoph. Res.: Atmospheres. 2018. V. 123. P. 3087–3098.
<https://doi.org/10.1002/2017JD027661>
- Yurista P.M., Kelly J.R., Scharold J.V. Great Lakes near-shore-offshore: Distinct water quality regions // J. of Great Lakes Res. 2016. V. 42. Iss. 2. P. 375–385.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.12.002>
- Zobkov M., Zobkova M., Galakhina N., Efremova T., Efremenko N., Kulik N. Data on the chemical composition of Lake Onego water in 2019–2021 // Data in Brief. 2022. V. 42. P. 108079.
DOI: 10.1016/j.dib.2022.108079

Primary production in the littoral zone of Lake Onego and its contribution to the productivity of the reservoir

E. V. Tekanova[#]

*Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences
Northern Water Problems Institute, ave. A. Nevsky, 50, Petrozavodsk, 185000 Russia
[#]e-mail: etekanova@mail.ru*

For the first time, two-year seasonal studies of phytoplankton production were carried out in the rocky-sandy littoral zone of the northern deep and cold-water Lake Onego. The research results showed that photosynthesis is characterized by two or three seasonal maxima, the values of which are within the limits of oligotrophic ecosystems. The main primary producers, the concentration of phosphorus in water, and water temperature during the growing season are considered. Differences in the seasonal dynamics of photosynthesis and a similar level of seasonal average and maximum values were revealed in comparison with the deep-water region of the lake. The small contribution of littoral phytoplankton production to the primary productivity of the ecosystem is shown.

Keywords: Lake Onego, littoral zone, pelagic zone, photosynthesis, phytoplankton, seasonal dynamics