

УДК 574.587:591.543(285.2:212.3)

## МАКРОЗООБЕНТОС СУБАРКТИЧЕСКИХ ОЗЕР КАК ПОКАЗАТЕЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2024 г. А. А. Максимов<sup>а,\*</sup>, Н. А. Березина<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

\*e-mail: alexeymaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 09.10.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 20.01.2024 г.

Рассмотрены изменения макрозообентоса двух различающихся по степени гумификации воды северных озер за 50-летний период, прошедший со времени проведения первых исследований. В озере с неокрашенной гумусом водой биомасса бентоса увеличилась, а в гумифицированном уменьшилась. Произошедшие изменения обусловлены потеплением климата, особенно выраженным в зимний период. Сделан вывод о том, что даже близко расположенные водоемы могут по-разному реагировать на изменения климата. В зависимости от характера водосбора и морфологии озер может наблюдаться как повышение их продуктивности из-за поступления биогенных веществ, так и снижение из-за гумификации.

**Ключевые слова:** зообентос, донные сообщества, многолетние изменения, северные озера, малые озера, гумификация, изменение климата

**DOI:** 10.31857/S0367059724030054 **EDN:** BJZMUL

Климатические изменения существенно влияют на природные экосистемы. Наиболее сильно потепление климата затронуло арктические и субарктические регионы планеты [1–3]. Озера являются важным элементом высокоширотных ландшафтов. В северных районах даже небольшие изменения температуры заметно сказываются на продолжительности ледового периода, радикально влияющего практически на все озерные процессы (вертикальное перемешивание и аэрацию водной толщи, световой режим и др.) [4]. На состоянии водных экосистем также сказываются гидрологические и биогеохимические процессы, происходящие на водосборе, многие из которых зависят от климата, в частности от времени образования и степени развития снежного покрова [5, 6]. В силу этих причин субарктические озера считаются чувствительными индикаторами изменений климата [7–9].

Влияние изменений климата на экосистемы северных водоемов слабо изучено. Оценки экологических последствий климатических изменений обычно основаны на анализе рядов многолетних наблюдений. Однако в полярных районах регулярный экологический мониторинг был начат относительно недавно и, как правило, приурочен к местам сильного локального антропогенного воздействия (например, [10]), что затрудняет ис-

пользование полученных данных для оценки таких крупномасштабных процессов, как изменения климата. В связи с этим большую ценность представляют результаты первых гидробиологических исследований, проведенных в годы с более холодным климатом.

Из обитателей водоемов макрозообентос считается наиболее эффективным индикатором долгосрочных изменений природной среды, поскольку по сравнению с планктоном организмы макрозообентоса имеют более длительный жизненный цикл, вследствие чего они менее чувствительны к сезонным и синоптическим колебаниям [11]. Макрозообентос озер Кривое и Круглое, расположенных в Северной Карелии (рис. 1), был впервые исследован в рамках Международной биологической программы в 1968–1969 гг. [12]. Впоследствии исследования на обоих озерах были надолго прерваны. Только в середине 1990-х годов был изучен качественный состав и количественные характеристики личинок двукрылых литоральной зоны [13–15]. В 2002 г. были возобновлены регулярные наблюдения за состоянием донных сообществ на оз. Кривое. В ходе исследований установлено, что межгодовые колебания биомассы макрозообентоса в озере в значительной степени определяются погодными условиями в зимний период [16].

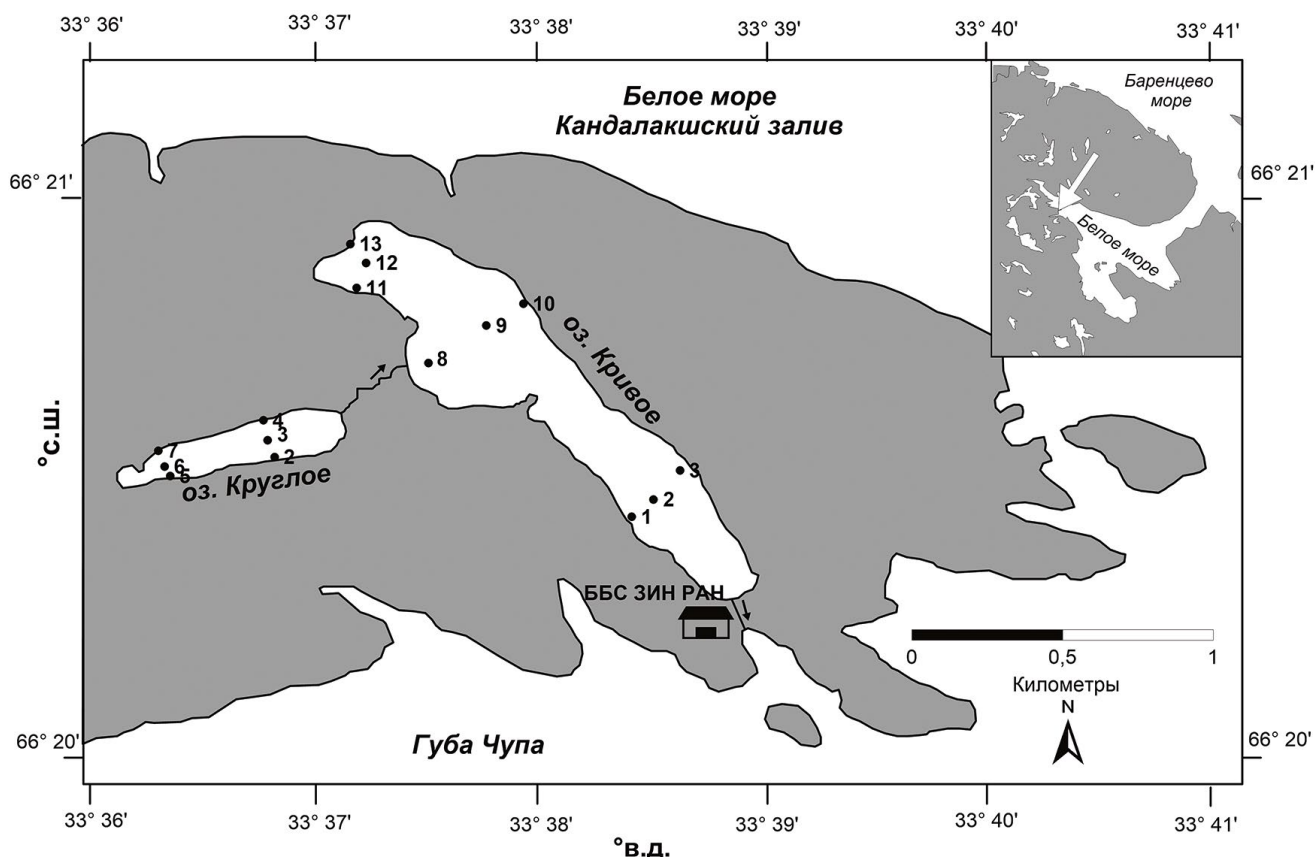


Рис. 1. Карта-схема исследованных озер с указанием станций отбора проб.

В Северной Европе температура зимой тесно связана с поступлением теплого и влажного воздуха с Атлантики, которое часто характеризуют индексами североатлантического колебания (NAO от английского North Atlantic Oscillation). Положительные аномалии NAO сопровождаются увеличением западного переноса воздушных масс и мягкими зимами [3]. Биомасса зообентоса озер Северо-Запада России коррелирует с NAO [17–19]. При этом характер связи, по-видимому, зависит от содержания в воде аллохтонных растворенных органических веществ. Для светлых неокрашенных озер характерно увеличение биомассы бентоса при повышении NAO (обычно с лаг-периодом 1–2 года), в то время как в гумифицированном озере корреляция была отрицательной [17].

Основываясь на данных о влиянии суровости зим и NAO на количественное развитие донных животных, мы предположили, что с увеличением температуры в зимний период могут быть связаны не только краткосрочные межгодовые, но и более длительные многолетние изменения в донных сообществах и экосистемах озер. При этом реакция озерного бентоса на потепление климата будет

зависеть от содержания в воде гуминовых веществ. Для проверки данной гипотезы мы проанализировали изменения, произошедшие в макрозообентосе озер Кривое и Круглое, которые сильно различаются по степени гумификации воды [20], за 50 лет со времени проведения здесь первых исследований.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При сборе материала мы старались воспроизвести методику работ наших предшественников, насколько позволяла приведенная в публикации [12] информация. Макрозообентос отбирали один раз в месяц с июня по сентябрь в течение двух лет (2019 и 2020 гг.) на тех же станциях, что в 1960-х гг. (см. рис. 1). В качестве орудия лова использовали дночерпатель Ван-Вина с площадью захвата 0.025 м<sup>2</sup>. В 1968 и 1969 гг. применяли дночерпатель такой же площади (тип прибора не указан). В 1960-е гг. на каждой станции одновременно брали две дночерпательные пробы, в 2019–2020 гг. количество проб увеличили до трех, чтобы обеспечить возможность статистической обработки материала. В оба периода пробы промывали через капроновое сито с ячейей ~0.25 мм. Собранный материал фиксировали 4%-

ным формалином. Пробы выдерживали в течение не менее 4 мес. в фиксированном состоянии, затем разбирали в лаборатории по стандартной методике [21]. Общий объем материала составил 260 проб в 1968–1969 гг. и 360 проб – в 2019–2020 гг.

Данные первичных наблюдений 1960-х гг., к сожалению, не были опубликованы. В монографии [12] приведены только средние за 1968–1969 гг. величины общей численности и биомассы макрозообентоса на разных глубинах, а также средняя за сезон (июнь – сентябрь) биомасса разных групп животных в двух озерах в 1968 и 1969 гг.

Соответственно нами были рассчитаны аналогичные показатели для 2019 и 2020 гг. При расчетах мы использовали приведенные в [12] данные по площадям, занимаемым отдельными глубинными зонами. В июле 1968 г. и в 1969 г. в дополнение к дночерпательным сборам в оз. Круглое был проведен количественный учет губок на затопленных корягах в прибрежной зоне. Поскольку нами количественный учет организмов-обрастателей не проводился, эта группа была исключена при расчете средней биомассы макрозообентоса в озерах (в настоящее время губки довольно часто встречаются и в оз. Кривое).

Статистическую обработку данных 2019–2020 гг. проводили следующим образом. На основании 360 дночерпательных проб, взятых на станциях, рассчитывали стандартную ошибку величин численности и биомассы отдельных групп животных и всего макрозообентоса. Дальнейшие вычисления проводились на основе известных формул переноса ошибок. Ошибка для разных глубинных зон определялась как:

$$m = \sqrt{(m_1^2 + m_2^2 + \dots + m_n^2)} / n,$$

где  $m_1, m_2, \dots, m_n$  – ошибки на отдельных станциях данной зоны,  $n$  – количество станций. Средневзвешенные показатели для всего озера рассчитывали исходя из площадей, занимаемых разными глубинными зонами, опубликованных в [12]. Аналогичным образом ошибку среднесезонных величин для 2019 и 2020 гг. вычисляли как ошибку средней по данным четырех съемок по формуле:

$$m_{\text{сод}} = \sqrt{m_{\text{июнь}}^2 + m_{\text{июль}}^2 + m_{\text{август}}^2 + m_{\text{сентябрь}}^2} / 4.$$

В 1960-х гг. статистическая обработка данных не проводилась. Однако в 2019 и 2020 гг. стандартные

ошибки показателей обилия донных животных разных групп тесно коррелировали с их численностью и биомассой. В связи с этим нами выполнена ориентировочная оценка ошибок численности и биомассы в 1960-х гг. с помощью следующих уравнений, параметры которых были рассчитаны по данным 2019–2020 гг.:

оз. Кривое:

$$m_N = 0.986 + 0.051N (n=32, r=0.959, P<0.000),$$

$$m_B = 0.023 + 0.056B (n=32, r=0.808, P<0.000);$$

оз. Круглое:

$$m_N = 1.828 + 0.086N (n=29, r=0.991, P<0.000),$$

$$m_B = 0.014 + 0.102B (n=29, r=0.948, P<0.000),$$

где  $m_N$  (экз/м<sup>2</sup>) и  $m_B$  (г/м<sup>2</sup>) – стандартные ошибки соответственно численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) донных животных. Достоверность различий между показателями обилия макрозообентоса в 1968–1969 и 2019–2020 гг. оценивали с помощью критерия Стьюдента [22].

Для характеристики климатических условий во время исследований использованы данные по среднемесячной температуре приземного воздуха на ближайшей метеостанции в пос. Умба, заимствованные с веб портала “Погода и климат” (<http://www.pogodaiklimat.ru/history/22312.htm>). Были рассчитаны значения линейного тренда (1960–2020 гг.) для средней температуры воздуха в июне – сентябре (период сбора материала), октябре – ноябре (формирование ледового покрова), декабре – апреле (ледостав) и мае (вскрытие озер).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В 1960-х гг. исследования проводили в условиях, когда климат был заметно холоднее, чем в настоящее время. Тенденция к потеплению в период с 1960 г. по 2020 г. отмечена для всех сезонов (рис. 2), но наиболее была выражена в зимнее время. Температура воздуха в период ледостава (декабрь–апрель) за 60 лет увеличилась на 3.5°C. В другие сезоны величина тренда был примерно в 2 раза ниже, однако для всех периодов изменения статистически значимы ( $P < 0.05$ ) (табл. 1).

В оз. Кривое общие численность и биомасса макрозообентоса в 2019–2020 гг. на всех глубинах были существенно выше, чем в 1960-е гг. Эти

Таблица 1. Значения линейного тренда (1960–2020 гг.) температуры приземного воздуха

| Период         | Тренд, °С | $R^2$ | $P$    |
|----------------|-----------|-------|--------|
| Июнь–сентябрь  | 1.6       | 0.17  | 0.0009 |
| Октябрь–ноябрь | 2.0       | 0.1   | 0.0147 |
| Декабрь–апрель | 3.5       | 0.23  | 0.0001 |
| Май            | 1.8       | 0.09  | 0.0169 |

Примечание.  $R^2$  – коэффициент детерминации;  $P$  – уровень значимости.

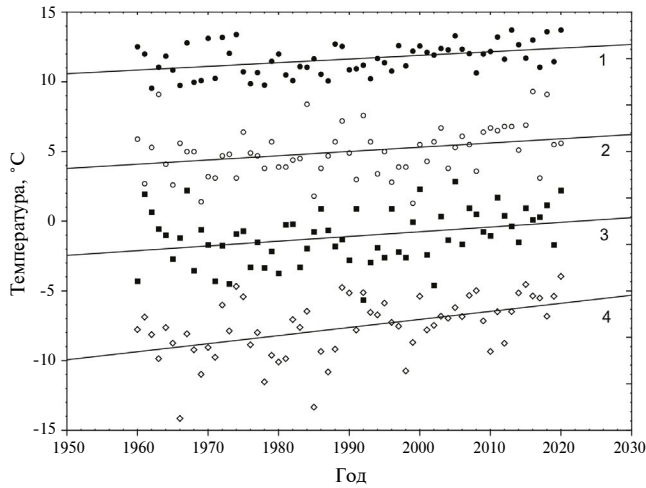


Рис. 2. Изменения средней температуры приземного воздуха в июне – сентябре (1), мае (2), октябре – ноябре (3) и декабре – апреле (4) на метеостанции Умба с 1960 г. по 2020 г. Параметры линейных трендов приведены в табл. 1.

различия были статистически значимы на очень высоком уровне ( $P < 0.001$ ) (табл. 2). Численность донных животных увеличилась примерно в 2 раза. Изменение биомассы было сильнее выражено в литоральной зоне (глубины 0–5 м), где она по сравнению с 1960-ми гг. возросла в 3 раза. В более глубоких участках озера биомасса бентоса увеличилась примерно в два раза (см. табл. 2).

Биомасса большинства групп донных беспозвоночных в оз. Кривое в настоящее время выше, чем в 1960-е гг. (табл. 3). Две группы – двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) и личинки хирономид (*Chironomidae*) – в 2019 и 2020 гг. характеризовались существенно более высокой биомассой по сравнению с 1968 и 1969 гг.: в 2019 г. биомасса моллюсков была выше, чем в 1968 и 1969 гг., соответственно в 5 ( $t = 8.14$ ,  $P < 0.001$ ) и 7 ( $t = 8.92$ ,  $P < 0.001$ ) раз; в 2020 г. различия были менее выражены, но также значимы: биомасса в 2 и 3 раза превышала биомассу двустворчатых моллюсков соответственно в 1968 г. ( $t = 2.17$ ,  $P = 0.03$ ) и 1969 г. ( $t = 2.76$ ,  $P = 0.006$ ). Биомасса личинок хирономид в оба года исследований была примерно в 2 раза выше, чем в 1960-е гг. ( $t > 5.33$ ,  $P < 0.001$ ).

Увеличение биомассы других групп не всегда статистически достоверно из-за межгодовых

колебаний: так, биомасса олигохет (*Oligochaeta*) достоверно ( $t = 2.29$ ,  $P = 0.022$ ) различалась только в 1969 и 2019 гг.; биомасса брюхоногих моллюсков в 1968 и 1969 гг. была ниже, чем в 2019 г. ( $t = 2.076$  и  $t = 2.113$ ,  $P = 0.033$ ), но достоверно не отличалась от биомассы в 2020 г. (см. табл. 3). Аналогичная ситуация характерна для личинок поденок (*Ephemeroptera*), биомасса которых в 2019 г. была значимо выше, чем в другие годы исследований ( $t > 5.09$ ,  $P < 0.001$ ). Биомасса личинок вислокрылок (*Megaloptera*) в 1968 г. была ниже, чем 2019 г. ( $t = 2.63$ ,  $P = 0.008$ ) и 2020 г. ( $t = 2.76$ ,  $P = 0.006$ ), однако значимых различий между 2019–2020 и 1969 гг. не было. Биомасса прочих групп (*Hirudinea*, *Trichoptera*, *Diptera*, *Coleoptera*, *Hydrachnidia*) была очень незначительна и между периодами достоверно не отличалась. Из общего ряда групп выделяются амфиподы (*Amphipoda*), для которых были характерны значительные межгодовые (в смежные годы) изменения, которые перекрывали различия между периодами. Современные данные находились в диапазоне изменений, отмеченных в 1960-е гг. При этом различия как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения биомассы амфипод были статистически значимы (см. табл. 3).

Отсутствие стабильного увеличения биомассы амфипод на фоне возрастания биомассы других групп макрозообентоса привело к двукратному снижению их доли в общей биомассе макрозообентоса оз. Кривое в современный период. При этом значение двустворчатых моллюсков в донном сообществе, напротив, выросло в 2 раза (рис. 3).

В оз. Круглое численность донных животных, как и в оз. Кривое, увеличилась по сравнению с 1960-ми гг. (табл. 4). Однако изменения биомассы на разных глубинах были противоположны по направлению. В открытых участках озера на глубинах более 1.5 м биомасса бентоса увеличилась примерно в той же пропорции, как и численность. В прибрежной зоне биомасса, напротив, снизилась почти в 3 раза (см. табл. 4).

Средняя биомасса макрозообентоса для всего оз. Круглое в целом несколько снизилась, хотя разница между 1969 и 2019 гг. не была достоверной

**Таблица 2.** Средняя численность и биомасса ( $M \pm m$ ) макрозообентоса на разных глубинах оз. Кривое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.

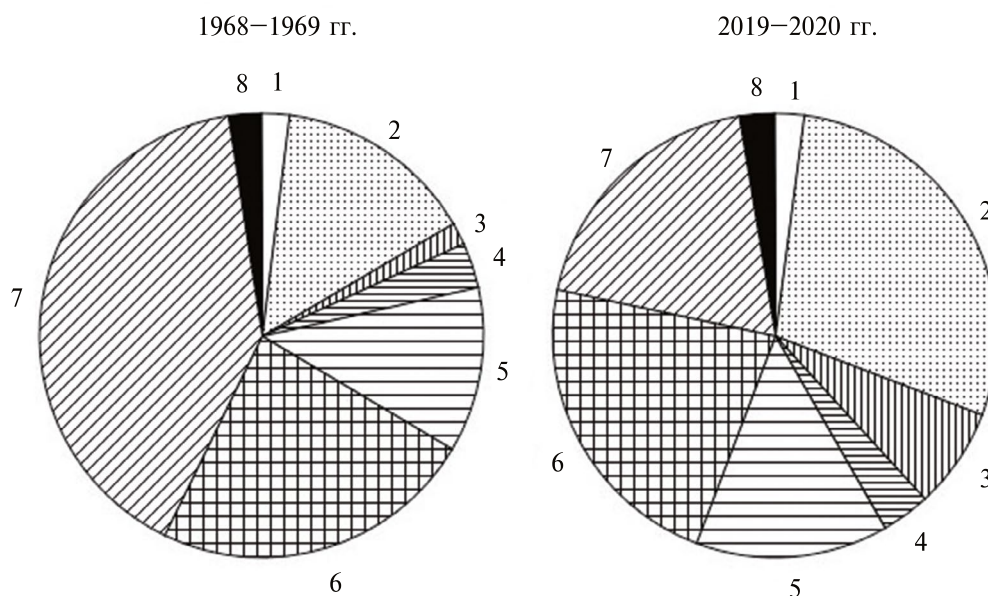
| Глубина, м | Численность, экз/м <sup>2</sup> |               |                | Биомасса, г/м <sup>2</sup> |                |                |
|------------|---------------------------------|---------------|----------------|----------------------------|----------------|----------------|
|            | 1968–1969 гг.                   | 2019–2020 гг. | $t(P)$         | 1968–1969 гг.              | 2019–2020 гг.  | $t(P)$         |
| 0–5        | 1594 ± 82                       | 2974 ± 181    | 6.95 (<0.001)  | 3.562 ± 0.222              | 10.731 ± 0.629 | 10.74 (<0.001) |
| 5–10       | 657 ± 34                        | 1341 ± 46     | 11.85 (<0.001) | 1.166 ± 0.088              | 2.176 ± 0.115  | 6.95 (<0.001)  |
| 10–30      | 486 ± 26                        | 747 ± 32      | 6.37 (<0.001)  | 0.832 ± 0.070              | 1.456 ± 0.128  | 4.29 (<0.001)  |

Примечание.  $m$  – стандартная ошибка;  $t(P)$  – критерий Стьюдента и уровень значимости различий.

**Таблица 3.** Средняя биомасса ( $M \pm m$ ) разных групп макрозообентоса в оз. Кривое в 1968, 1969, 2019 и 2020 гг.

| Группа                       | 1968 г.                    | 1969 г.                       | 2019 г.                       | 2020 г.                          |
|------------------------------|----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| Oligochaeta                  | 0.05 ± 0.026 <sup>a</sup>  | 0.029 ± 0.025 <sup>a, b</sup> | 0.103 ± 0.021 <sup>a, c</sup> | 0.067 ± 0.016 <sup>a, b, c</sup> |
| Hirudinea                    | — <sup>a</sup>             | — <sup>a</sup>                | 0.042 ± 0.029 <sup>a</sup>    | 0.002 ± 0.002 <sup>a</sup>       |
| Bivalvia                     | 0.335 ± 0.042 <sup>a</sup> | 0.231 ± 0.036 <sup>a</sup>    | 1.556 ± 0.144 <sup>b</sup>    | 0.725 ± 0.175 <sup>c</sup>       |
| Gastropoda                   | 0.035 ± 0.025 <sup>a</sup> | 0.027 ± 0.025 <sup>a</sup>    | 0.495 ± 0.220 <sup>b</sup>    | 0.089 ± 0.026 <sup>a, b</sup>    |
| Megaloptera                  | 0.035 ± 0.025 <sup>a</sup> | 0.093 ± 0.028 <sup>a, b</sup> | 0.135 ± 0.029 <sup>b, c</sup> | 0.144 ± 0.030 <sup>b, c</sup>    |
| Ephemeroptera                | 0.211 ± 0.035 <sup>a</sup> | 0.257 ± 0.037 <sup>a</sup>    | 0.751 ± 0.090 <sup>b</sup>    | 0.360 ± 0.072 <sup>a</sup>       |
| Trichoptera                  | 0.004 ± 0.023 <sup>a</sup> | 0.001 ± 0.023 <sup>a</sup>    | 0.012 ± 0.007 <sup>a</sup>    | 0.052 ± 0.028 <sup>a</sup>       |
| Chironomidae                 | 0.431 ± 0.047 <sup>a</sup> | 0.485 ± 0.050 <sup>a</sup>    | 0.853 ± 0.047 <sup>b</sup>    | 0.943 ± 0.046 <sup>b</sup>       |
| Diptera (кроме Chironomidae) | 0.027 ± 0.025 <sup>a</sup> | 0.019 ± 0.024 <sup>a</sup>    | 0.029 ± 0.016 <sup>a</sup>    | 0.054 ± 0.028 <sup>a</sup>       |
| Coleoptera                   | — <sup>a</sup>             | — <sup>a</sup>                | 0.004 ± 0.002 <sup>a</sup>    | 0.003 ± 0.002 <sup>a</sup>       |
| Hydrachnidia                 | 0.003 ± 0.023 <sup>a</sup> | 0.039 ± 0.025 <sup>a</sup>    | 0.004 ± 0.001 <sup>a</sup>    | 0.003 ± 0.001 <sup>a</sup>       |
| Amphipoda                    | 0.512 ± 0.052 <sup>a</sup> | 1.059 ± 0.082 <sup>b</sup>    | 0.876 ± 0.051 <sup>b, c</sup> | 0.646 ± 0.037 <sup>d</sup>       |
| Макрозообентос               | 1.643 ± 0.115 <sup>a</sup> | 2.24 ± 0.148 <sup>b</sup>     | 4.859 ± 0.252 <sup>c</sup>    | 3.089 ± 0.212 <sup>d</sup>       |

Примечание.  $m$  – стандартная ошибка. Статистически не различающиеся ( $t < 1.96$ ,  $P > 0.05$ ) величины биомассы отмечены одинаковыми буквами; прочерк означает отсутствие группы в пробах.



**Рис. 3.** Состав макрозообентоса оз. Кривое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.: 1 – Oligochaeta, 2 – Bivalvia, 3 – Gastropoda, 4 – Megaloptera, 5 – Ephemeroptera, 6 – Chironomidae, 7 – Amphipoda, 8 – прочие.

**Таблица 4.** Средняя численность и биомасса ( $M \pm m$ ) макрозообентоса на разных глубинах оз. Круглое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.

| Глубина, м | Численность, экз/м <sup>2</sup> |                |               | Биомасса, г/м <sup>2</sup> |                 |               |
|------------|---------------------------------|----------------|---------------|----------------------------|-----------------|---------------|
|            | 1968–1969 гг.                   | 2019–2020 гг.  | $t(P)$        | 1968–1969 гг.              | 2019–2020 гг.   | $t(P)$        |
| 0–1.5      | 2490 $\pm$ 216                  | 6312 $\pm$ 435 | 7.87 (<0.001) | 15.00 $\pm$ 1.54           | 5.20 $\pm$ 0.36 | 6.18 (<0.001) |
| 1.5–4      | 600 $\pm$ 53                    | 948 $\pm$ 60   | 4.35 (<0.001) | 0.68 $\pm$ 0.08            | 1.16 $\pm$ 0.10 | 3.77 (<0.001) |

Примечание.  $m$  – стандартная ошибка;  $t(P)$  – критерий Стьюдента и уровень значимости различий.

(табл. 5). Аналогичная ситуация имела место в случае двустворчатых моллюсков, биомасса которых была достоверно ниже по сравнению с 1960-ми гг. ( $t > 4.073$ ,  $P < 0.01$ ) за исключением 1969 и 2019 г. Биомасса личинок хирономид увеличилась. Также повысилась биомасса других двукрылых (Diptera) за счет вклада не отмеченных в 1960-е гг. личинок хаоборуса. Биомасса остальных групп в разные периоды либо статистически не различалась (Oligochaeta, Hirudinea, Trichoptera, Plecoptera, Odonata, Hydrachnidia), либо характеризовалась значительной межгодовой изменчивостью (Gastropoda, Megaloptera, Ephemeroptera), не позволяющей сделать однозначный вывод о характере произошедших изменений (см. табл. 5).

Уменьшение биомассы двустворчатых моллюсков и увеличение количества хирономид привели к изменениям в составе донного сообщества. Если в 1968–1969 гг. резко доминировали моллюски (68% биомассы всего макрозообентоса), то в настоящее время их доля в общей биомассе макрозообентоса примерно такая же (около 35%), как и личинок хирономид (рис. 4).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты показывают, что за 50-летний период, прошедший со времени проведения первых гидробиологических исследований, в макрозообентосе обоих озер произошли заметные изменения. В оз. Кривое донные сообщества в 1960-е гг. отличались более низкой биомассой по сравнению с настоящим временем. Биомасса макрозообентоса к 2000-м гг. увеличилась примерно в 2 раза, главным образом за счет двустворчатых моллюсков, биомасса которых выросла в несколько раз. Биомасса остальных групп в целом также увеличилась, за исключением амфипод.

Отмеченные нами в оз. Кривое изменения внешне напоминают изменения, наблюдаемые в бентосе эвтрофируемых водоемов. В частности, резкое увеличение численности и биомассы двустворчатых моллюсков на фоне исчезновения из состава бентоса ледниковых реликтовых ракообразных наблюдалось в Невской губе, принимающей сточные воды г. Санкт-Петербурга [23, 24]. На водосборе исследованных нами озер какая-либо хозяйственная деятельность не ведется, поэтому

**Таблица 5.** Средняя биомасса ( $M \pm m$ ) разных групп макрозообентоса в оз. Круглое в 1968, 1969, 2019 и 2020 гг.

| Группа                       | 1968 г.                        | 1969 г.                           | 2019 г.                              | 2020 г.                              |
|------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Oligochaeta                  | 0.008 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup> | 0.013 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup>    | 0.015 $\pm$ 0.005 <sup>a</sup>       | 0.015 $\pm$ 0.004 <sup>a</sup>       |
| Hirudinea                    | — <sup>a</sup>                 | — <sup>a</sup>                    | <0.001 <sup>a</sup>                  | 0.010 $\pm$ 0.010 <sup>a</sup>       |
| Bivalvia                     | 4.057 $\pm$ 0.428 <sup>a</sup> | 1.511 $\pm$ 0.168 <sup>b</sup>    | 1.158 $\pm$ 0.199 <sup>b</sup>       | 0.642 $\pm$ 0.131 <sup>c</sup>       |
| Gastropoda                   | 0.034 $\pm$ 0.017 <sup>a</sup> | 0.046 $\pm$ 0.019 <sup>a, b</sup> | 0.092 $\pm$ 0.023 <sup>b, c</sup>    | 0.044 $\pm$ 0.010 <sup>a, b, c</sup> |
| Megaloptera                  | 0.104 $\pm$ 0.025 <sup>a</sup> | 0.160 $\pm$ 0.030 <sup>a, b</sup> | 0.096 $\pm$ 0.029 <sup>a, b, c</sup> | 0.079 $\pm$ 0.028 <sup>a, c</sup>    |
| Ephemeroptera                | 0.413 $\pm$ 0.056 <sup>a</sup> | 0.606 $\pm$ 0.076 <sup>b</sup>    | 0.618 $\pm$ 0.105 <sup>a, b, c</sup> | 0.298 $\pm$ 0.052 <sup>a, b</sup>    |
| Trichoptera                  | 0.009 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup> | 0.020 $\pm$ 0.016 <sup>a</sup>    | 0.025 $\pm$ 0.021 <sup>a</sup>       | 0.031 $\pm$ 0.016 <sup>a</sup>       |
| Plecoptera                   | — <sup>a</sup>                 | — <sup>a</sup>                    | 0.001 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>       | — <sup>a</sup>                       |
| Chironomidae                 | 0.634 $\pm$ 0.079 <sup>a</sup> | 0.537 $\pm$ 0.069 <sup>a</sup>    | 0.955 $\pm$ 0.070 <sup>b</sup>       | 0.821 $\pm$ 0.139 <sup>a, b</sup>    |
| Diptera (кроме Chironomidae) | — <sup>a</sup>                 | — <sup>a</sup>                    | 0.040 $\pm$ 0.011 <sup>b</sup>       | 0.077 $\pm$ 0.018 <sup>b</sup>       |
| Odonata                      | — <sup>a</sup>                 | — <sup>a</sup>                    | 0.035 $\pm$ 0.034 <sup>a</sup>       | — <sup>a</sup>                       |
| Hydrachnidia                 | 0.013 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup> | 0.009 $\pm$ 0.015 <sup>a</sup>    | 0.024 $\pm$ 0.007 <sup>a</sup>       | 0.019 $\pm$ 0.011 <sup>a</sup>       |
| Макрозообентос               | 5.272 $\pm$ 0.552 <sup>a</sup> | 2.902 $\pm$ 0.310 <sup>b</sup>    | 3.058 $\pm$ 0.278 <sup>b</sup>       | 2.036 $\pm$ 0.232 <sup>c</sup>       |

Примечание. Статистически не различающиеся ( $t < 1.96$ ,  $P > 0.05$ ) величины биомассы отмечены одинаковыми буквами; прочерк означает отсутствие группы в пробах.

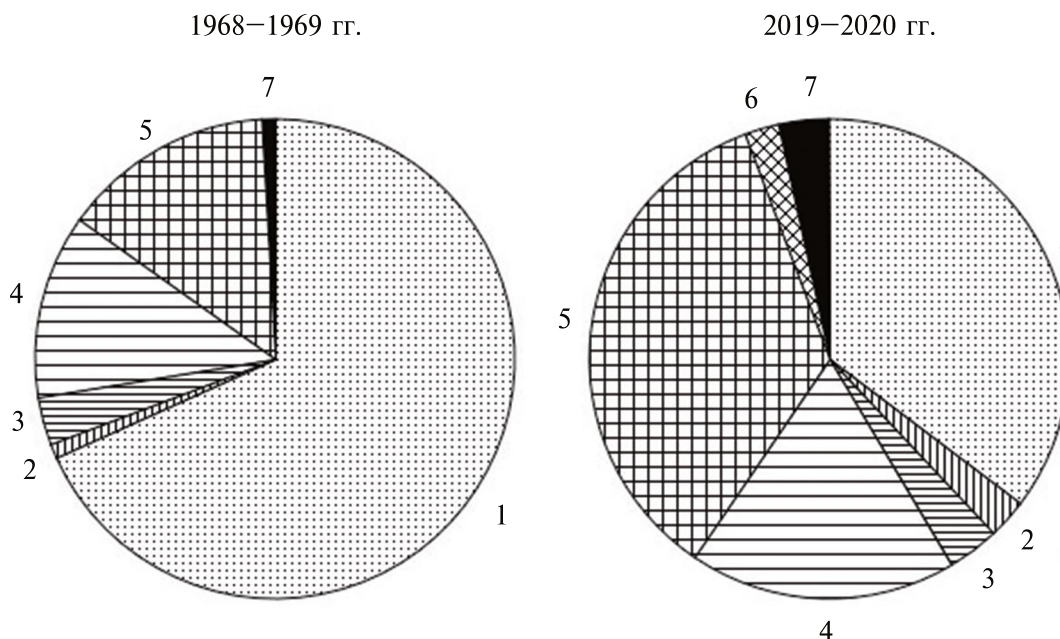


Рис. 4. Состав макрозообентоса оз. Круглое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.: 1 – Bivalvia, 2 – Gastropoda, 3 – Megaloptera, 4 – Ephemeroptera, 5 – Chironomidae, 6 – Diptera (кроме Chironomidae), 7 – прочие.

антропогенный фактор не может быть причиной наблюдаемых в бентосе изменений.

Потепление климата также ведет к увеличению поступления органических веществ и биогенных элементов в водоемы [25, 26]. В районе наших исследований тенденция к потеплению была наиболее сильно выражена в зимний период. Известно, что в северных широтах степень суровости зимы и развития снежного покрова считаются основными факторами, контролирующими вынос веществ с водосбора [6]. В оз. Круглое мягкие зимы положительно влияли на развитие планктонных водорослей. В частности, обнаружена положительная связь показателей развития фитопланктона (концентрация хлорофилла, биомасса) с температурой воздуха в период ледостава и зимними индексами арктического и североатлантического колебаний [16, 27]. Данные многолетних наблюдений также свидетельствуют об увеличении трофности оз. Круглое по сравнению с 1960-ми гг. Так, биомасса фитопланктона выросла за 30 лет более чем в два раза, хотя наблюдалась значительная межгодовая изменчивость [28]. Изменения первичной продукции планктона, по-видимому, являются основным фактором, определяющим количественное развитие донного населения литоральной зоны оз. Круглое, поскольку биомасса макрозообентоса в литорали положительно коррелирует (лаг-период 1 год) с концентрацией в воде хлорофилла [16].

Таким образом, отмеченные изменения мак-

розообентоса в оз. Круглое вполне соответствуют ожидаемому в связи с потеплением климата общему повышению продуктивности озера. Увеличение поступления органических и биогенных веществ с водосбора вследствие потепления благоприятствует развитию фитопланктона, улучшая условия питания донных животных (прежде всего моллюсков-фильтраторов).

Отсутствие увеличения биомассы амфипод, очевидно, объясняется тем, что они на большей части акватории озера представлены холодолюбивым реликтовым видом *Monoporeia affinis* (Lindström), который чувствителен к повышению температуры. Пополнение популяции этого вида в оз. Круглое отрицательно коррелирует с температурой воды [29]. В экспериментах на *M. affinis* из Балтийского моря было показано [30], что температура воды около 10°C и выше неблагоприятна для развития гонад и эмбрионов этого вида [30]. Кроме того, в случае амфипод выявление различий между периодами осложняется значительной межгодовой изменчивостью, связанной с характерными для *M. affinis* циклическими колебаниями численности, обусловленными внутренними, зависящими от плотности самой популяции факторами [29].

В оз. Круглое характер произошедших изменений в макрозообентосе коренным образом отличался от оз. Круглое. Количество двустворчатых моллюсков за прошедшие 50 лет не увеличилось, а, напротив, уменьшилось, что привело к почти

трехкратному снижению общей биомассы макрозообентоса в прибрежной зоне, где моллюски доминировали в донном сообществе [12], и некоторому снижению средней биомассы бентоса в озере. В то же время биомасса хирономид увеличилась. Развитие хирономид, которые доминируют в центральной части озера в настоящее время [20], по-видимому, является причиной возрастания количественных показателей макрозообентоса в диапазоне глубин 1.5–4 м (см. табл. 4). С массовым развитием мелких личинок хирономид вместо более крупных моллюсков, вероятно, также связано увеличение общей численности бентоса в прибрежной зоне (глубина < 1.5 м) на фоне снижения его биомассы (см. табл. 4).

Разнонаправленные изменения бентоса исследованных озер подтверждают нашу гипотезу о том, что реакция озерного бентоса на потепление климата зависит от содержания в воде гуминовых веществ. В Северной Европе биогенные элементы поступают с водосбора в основном в виде растворенных органических веществ (РОВ) [31], которые с одной стороны являются источником биогенных элементов, обеспечивающими развитие фитопланктона, с другой стороны ухудшают оптические свойства воды. Известно, что высокое содержание окрашенных РОВ мешает проникновению света в водную толщу, лимитируя первичную продукцию в гумифицированных водоемах [4, 31, 32]. Этот двойственный эффект формирует нелинейную зависимость фитопланктона от содержания в воде РОВ, когда его биомасса увеличивается при низкой концентрации (фотосинтез лимитирован биогенными элементами), но уменьшается при более высокой концентрации РОВ, когда освещенность становится лимитирующим фактором [33, 34].

Очевидно, в сильно гумифицированном оз. Круглое поступающие вследствие изменений климата окрашенные органические вещества не улучшают, как в оз. Кривое, а напротив ухудшают условия обитания фитопланктона и питающихся им животных. Единственная группа донных животных в оз. Круглое, биомасса которых достоверно увеличилась с 1960-х гг., — личинки хирономид и других двукрылых, по-видимому, почти не зависит от фитопланктона как источника пищи. По предварительным данным, соотношение стабильных изотопов углерода в теле личинок хирономид в оз. Круглое ( $\delta^{13}\text{C}$  от  $-36$  до  $-33\text{‰}$ ) указывает на ведущую роль метана как источника углерода. Такие низкие величины  $\delta^{13}\text{C}$  ранее были отмечены у питающихся метанотрофными бактериями хирономид в других северных озерах [35–37]. Возможно,

потепление климата ускоряет метаногенез, способствуя развитию метаноокисляющих бактерий и трофически связанных с ними животных.

В последние десятилетия увеличение температуры воздуха наряду с ростом количества атмосферных осадков вследствие изменения климата способствовали усилению выноса в водоемы РОВ, что привело к гумификации поверхностных вод на высоких широтах обоих континентов Северного полушария [23, 38]. Это сопровождалось снижением первичной, а также вторичной продукции на разных трофических уровнях, включая макрозообентос [31, 39, 40].

Результаты нашей работы показывают, что реакция озерных сообществ на климатические изменения сильно зависит от “экологического контекста”, т.е. имеет идиосинкратический характер: донные сообщества двух очень близко расположенных малых озер и даже их отдельных участков по-разному реагировали на изменения климата. В зависимости от характера водосбора и морфологии озер наблюдалось как повышение биомассы из-за поступления биогенных веществ, так и ее снижение из-за гумификации. В последнем случае, по-видимому, возростала роль метанотрофов в биотическом балансе экосистемы озера.

Исследование выполнено на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Авторы благодарят коллектив станции за помощь в работе.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы 122031100274-7 и 122031100283-9) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Callaghan T.V., Tweedie C.E., Åkerman J. et al. Multi-decadal changes in tundra environments and ecosystems: synthesis of the international polar year-back to*

- the future project (IPY-BTF) // *AMBIO*. 2011. V. 40. № 6. P. 705–716.  
<https://doi.org/10.1007/s13280-011-0179-8>
2. Heino J., Culp J.M., Erkinaro J. et al. Abruptly and irreversibly changing Arctic freshwaters urgently require standardized monitoring // *Journal of Applied Ecology*. 2020. V. 57. № 7. P. 1192–1198.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13645>
  3. Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации / Под ред. Катцова В.М. Санкт-Петербург: Наукоемкие технологии, 2022. 676 с.
  4. ACIA. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1042 p.
  5. Blenckner T. A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems // *Hydrobiologia*. 2005. V. 533. P. 1–14.
  6. Nickus U., Bishop K., Erlandsson M. et al. Direct impacts of climate change on freshwater ecosystems // *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd., 2010. P. 38–64.
  7. Gronskaia T.P., Lemeshko N.A., Arvola L., Järvinen M. Lakes of European Russia and Finland as indicators of climate change // *World Resource Review*. 2002. V. 14. P. 189–203.
  8. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al. Lakes as sentinels of climate change // *Limnology and Oceanography*. 2009. V. 54. № 6. Part 2. P. 2283–2297.  
[https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6\\_part\\_2.2283](https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283)
  9. Schindler D.W. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes // *Limnology and Oceanography*. 2009. V. 54. № 6. Part 2. P. 2349–2358.  
[https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6\\_part\\_2.2349](https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2349)
  10. Moiseenko T.I., Sharov A.N., Vandish O.I. et al. Long-term modification of Arctic lake ecosystems: Reference condition, degradation under toxic impacts and recovery (case study Imandra Lakes, Russia) // *Limnologia*. 2009. V. 39. № 1. P. 1–13.  
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2008.03.003>
  11. Максимов А.А. Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.
  12. Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975. 228 с.
  13. Przhiboro A.A. The quantitative characteristics of Diptera (Insecta) of the shallow littoral zone of small lakes in the North Karelia // *Trudy Zoologicheskogo Instituta*. 1999. V. 281. P. 129–134.
  14. Przhiboro A., Sæther O.A. Littoral chironomid communities of two small lakes in northern Karelia (Russia) studied by emergence traps // *Contemporary chironomid studies: Proceedings of the 17th international symposium on Chironomidae*. 2011. P. 187–217.
  15. Przhiboro A., Ekrem T., Stur E. Taxonomy and biology of *Tanytarsus recurvatus* Brundin, 1947 // *Contemporary chironomid studies: Proceedings of the 17th international symposium on Chironomidae*. 2011. P. 157–182.
  16. Maximov A.A., Berezina N.A., Maximova O.B. Interannual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake // *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*. 2021. V. 194. № 3. P. 187–199.  
<https://doi.org/10.1127/fal/2020/1291>
  17. Максимов А.А. Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных // *Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов*. СПб.: Наука, 2012. С. 126–138.
  18. Sharov A.N., Berezina N.A., Nazarova L.E. et al. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // *Oceanologia*. 2014. V. 56. № 2. P. 291–306.  
<https://doi.org/10.5697/oc.56-2.291>
  19. Петухов В.А., Смуров А.О. О жизненном цикле *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, 1990 и влиянии климатических факторов на количественное развитие этого вида в озере Кривое // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2019. Т. 323. № 2. С. 127–135.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.2.127>
  20. Максимов А.А., Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф. и др. Гидробиологическая характеристика малых озер Северной Карелии в период ледостава // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2023. Т. 327. № 3. С. 451–467.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.3.451>
  21. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 191 с.
  22. Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 324 с.
  23. Максимов А.А. Многолетние изменения макрозообентоса Невской губы // *Биология внутренних вод*. 2004. № 3. С. 84–92.
  24. Golubkov S., Alimov A. Ecosystem changes in the Neva Estuary (Baltic Sea): Natural dynamics or response to anthropogenic impacts? // *Marine Pollution Bulletin*. 2010. V. 61. P. 198–204.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.014>
  25. Моисеенко Т.И., Базова М.М., Дину М.И. и др. Изменение геохимии вод суши в условиях потепления климата и снижения выпадений кислот: восстановление или эволюция озер? // *Геохимия*. 2022. Т. 67. № 7. С. 668–685. [Moiseenko T.I., Bazova M.M., Dinu M. et al. Changes in the geochemistry of land waters at climate warming and a decrease in acid deposition: recovery of the lakes or their evolution? // *Geochemistry International*. 2022. V. 60. P. 685–701.]  
<https://doi.org/10.1134/S0016702922060039>
  26. Моисеенко Т.И., Базова М.М., Льюмменс Е.О. Биогеохимические изменения арктических озер в условиях потепления климата: региональные особенности // *Геохимия*. 2023. Т. 68. № 4. С. 409–423.

- [Moiseenko T.I., Bazova M.M., Lummens E.O. Biogeochemical changes in arctic lakes at climate warming: regional features // *Geochemistry International*. 2023. V. 61. № 4. P. 387–400.]  
<https://doi.org/10.1134/s0016702923040109>
27. Шаров А.Н., Никулина В.Н., Максимов А.А. Фитопланктон субарктического озера в условиях климатической изменчивости // *Региональная экология*. 2019. № 2. Т.56. С. 51–56.
  28. Никулина В.Н. Многолетние изменения фитопланктона в водоеме, не подверженном антропогенному воздействию (оз. Кривое, Северная Карелия) // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2016. Т. 320. № 3. P. 336–347.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.3.336>
  29. Maximov A.A. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // *Ecology and Evolution*. 2021. V. 11. № 22. P. 15905–15915.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
  30. Eriksson Wiklund A.-K., Sundelin B. Impaired reproduction in the amphipods *Monoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata* as a result of moderate hypoxia and increased temperature // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. V. 222. P. 131–141.
  31. Karlsson J., Byström P., Ask J. et al. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems // *Nature*. 2009. V. 460. № 7254. P. 506–509.  
<https://doi.org/10.1038/nature08179>
  32. Senar O.E., Creed I.F., Trick C.G. Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes // *Aquatic Sciences*. 2021. V. 83. № 2. P. 21.  
<https://doi.org/10.1007/s00027-021-00780-0>
  33. Solomon C.T., Jones S.E., Weidel B.C. et al. Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: current knowledge and future challenges // *Ecosystems*. 2015. V. 18. № 3. P. 376–389.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-015-9848-y>
  34. Bergström A.-K., Karlsson J. Light and nutrient control phytoplankton biomass responses to global change in northern lakes // *Global Change Biology*. 2019. V. 25. № 6. P. 2021–2029.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14623>
  35. Jones R.I., Grey J. Stable isotope analysis of chironomid larvae from some Finnish forest lakes indicates dietary contribution from biogenic methane // *Boreal Environ. Res.* 2004. V. 9. P. 17–23.
  36. Hershey A.E., Beaty S., Fortino K. et al. Stable isotope signatures of benthic invertebrates in arctic lakes indicate limited coupling to pelagic production // *Limnology and Oceanography*. 2006. V. 51. № 1. P. 177–188.
  37. Hershey A.E., Northington R.M., Hart-Smith J. et al. Methane efflux and oxidation, and use of methane-derived carbon by larval Chironomina, in arctic lake sediments // *Limnology and Oceanography*. 2015. V. 60. № 1. P. 276–285.  
<https://doi.org/10.1002/lno.10023>
  38. Creed I.F., Bergström A.-K., Trick C.G. et al. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes // *Global Change Biology*. 2018. V. 24. № 8. P. 3692–3714.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14129>
  39. Eriksson Wiklund A.-K., Sundelin B., Rosa R. Population decline of amphipod *Monoporeia affinis* in Northern Europe: consequence of food shortage and competition? // *J. of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. V. 367. P. 81–90.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.08.018>
  40. Калинкина Н.М., Сидорова А.И., Полякова Т.Н. и др. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // *Принципы экологии*. 2016. Т. 5. № 2. С. 47–68.

## MACROZOOBENTHOS OF SUBARCTIC LAKES AS AN INDICATOR OF CLIMATE CHANGE

A. A. Maximov<sup>1</sup>, \* and N. A. Berezina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

\*e-mail: alexeymaximov@mail.ru

**Abstract** – Changes in the macrozoobenthos of two northern lakes differing in degree of humification of water over the 50-year period that have passed since the first studies were considered. In the lake with water uncolored by humus, the benthos biomass increased, and in the humified one, it decreased. The changes that have occurred are due to climate warming, especially pronounced in winter. It was concluded that even closely located bodies of water can respond differently to climate change. Depending on the nature of the catchment area and the morphology of the lakes, either an increase in their productivity due to the supply of nutrients or a decrease due to humification can be observed.

**Keywords:** zoobenthos, benthic communities, long-term changes, northern lakes, small lakes, humification, climate change