© Александров С. В., Семенова А. С., 2023, Океанологические исследования, 2023, Том 51, № 2, С. 70–92

УДК 551.462.32 DOI: 10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(2).1

ЭВТРОФИРОВАНИЕ ВОД И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ АНОМАЛЬНОГО ПРОГРЕВА ВОД ЛЕТОМ 2021 г.

С. В. Александров[1,2], А. С. Семенова[1,3]

[1]Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО»,
Россия, 239029, Калининград, ул. Дм. Донского, д. 5,
e-mail: hydrobio@mail.ru;
[2]Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36;
[3]Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109

Получены данные о структуре, обилии и пространственном распределении планктона на российской акватории в юго-восточной части, а также в центральной части Балтийского моря в период аномально теплых климатических условий лета 2021 г. Наибольшее количество зоопланктона и максимальные концентрации хлорофилла «а» (эвтрофный уровень) были отмечены в прибрежном районе и мористее до изобаты 40 м. В более глубоководных зонах эвтрофирование вод снижалось до мезотрофного уровня. Наименьшие величины хлорофилла «а», численности и биомассы зоопланктона наблюдались в глубоководной зоне (глубины 100–200 м), расположенной преимущественно в Готландской и Гданьской впадинах. Превышение климатической нормы по температуре приземного воздуха и воды летом 2021 г. оказало разнонаправленное влияние на планктон. Интенсивное развитие водорослей, благоприятное для питания зоопланктона, распространилось от прибрежный зоны на мористый район до глубин 40 м. Прогрев воды и обеспеченность пищей способствовали росту обилия теплолюбивых видов зоопланктона и расширению высокопродуктивных зон в мористой акватории. Вместе с тем наблюдалось снижение обилия ряда наиболее крупных и ценных для рыб-планктофагов видов зоопланктона (*Pseudocalanus elongatus* и другие). Такие изменения в численности и биомассе планктона отмечались в последние десятилетия и четко проявились в аномально теплом 2021 году.

Ключевые слова: зоопланктон, хлорофилл, гидрологические условия, трофический статус, климат, Балтийское море

Введение

Балтийское море – внутриматериковое море с относительно небольшими глубинами, связанное с Атлантическим океаном узкими проливами и, как следствие, имеющее ограниченный водообмен. Море характеризуется уникальным гидрологическим режимом, где из-за значительного речного стока формируются солоноватоводные условия и наблюдается устойчивая плотностная стратификация водных масс (Дубравин и др., 2017; Израэль и др., 2005). В частности, для Гданьского бассейна и центральной части моря характерна соленость вод (7–8 ‰), соответствующая

«критической солености», ограничивающая развитие как морских, так и пресноводных видов (Хлебович, 1974). В результате наблюдается достаточно низкое биоразнообразие относительно других морей, что обуславливает уязвимость к изменению природных условий, загрязнению вод и другим воздействиям. С середины XX века до современного периода в Балтийском море происходят заметные структурные изменения в планктоне и бентосе, связанные с эвтрофикацией, «цветением» воды, биоинвазиями, климатическими условиями, расширением зон гипоксии. Эвтрофирование вод является важнейшей проблемой как для прибрежных, плотно населенных зон, так и для открытых районов Балтийского моря. Высокая эвтрофированность моря и наблюдаемое в последние десятилетия снижение частоты затоков североморских вод приводят к образованию и расширению придонных бескислородных зон (бентической «пустыни») и высвобождению фосфатов из донных осадков, в воде летом интенсивно развиваются синезеленые водоросли, периодически формирующие «цветение» воды (Очерки..., 1984; HELCOM, 2013, 2018; Snoeijs-Leijonmalm et al., 2017; Mohrholz, 2018; Viitasalo, Bonsdorff, 2022).

В последние десятилетия на акватории Балтийского моря наблюдаются значимые изменения, связываемые с глобальным потеплением климата. Увеличение температуры воздуха и воды превысило глобальное повышение температуры (Climate.., 2013). Это может привести к изменениям циклов биогенных элементов, а также к нарушению структуры и обилия сообществ разных трофических уровней (от бактерий до птиц и млекопитающих). Потепление вод может оказывать существенное влияние на планктонные сообщества, структуру пищевой цепи и доминирующие в ней виды. В частности, в фитопланктоне массово развиваются синезеленые водоросли, которые формируют «цветение» вод Балтийского моря в наиболее теплые годы (Climate.., 2013; Viitasalo, Bonsdorff, 2022). Потепление вод Балтийского моря может создавать условия для вселения и развития новых видов в планктоне (Kotov et al., 2022).

Зоопланктон относится к числу ключевых компонентов экосистемы Балтийского моря, формирующих его биологическую продуктивность. Основными потребителями зоопланктона являются балтийская сельдь и шпрот – важнейшие объекты рыбного промысла. Изменения факторов среды, в том числе обусловленные климатическими условиями или эвтрофированием вод, могут сказаться на структуре и обилии зоопланктона, что способно существенно повлиять на рыбопродуктивность Балтийского моря (Израэль и др., 2005; Möllmann et al., 2005). В зоопланктоне уменьшается число крупных и ценных в пищевом отношении видов копепод и стимулируется развитие теплолюбивых видов кладоцер и коловраток, массово обитающих в поверхностном слое воды (Möllmann et al., 2005; Viitasalo, Bonsdorff, 2022).

Российская акватория в юго-восточной части Балтийского моря расположена преимущественно в Гданьском бассейне, который на севере граничит с обширным центральным районом Готландской впадины. В этих районах на гидрологические и гидрохимические условия влияют такие факторы, как рельеф дна, поступление североморских вод и пресноводного стока, загрязнение с побережья. Они определяют значительную пространственную и сезонную изменчивость планктонных и бентосных

сообществ. Гданьский бассейн относится к районам с наибольшим уровнем эвтрофирования в Балтийском море, из-за длительного значительного поступления загрязняющих веществ со стоком крупнейших рек Балтийского моря (Висла, Неман) и от крупных агломераций. В летний период в Балтийском море отмечается «цветение» вод из-за массового развития синезеленых водорослей и высокая первичная продукция, а зоопланктон характеризуется повышенным обилием и биологическим разнообразием (Aleksandrov et al., 2009; Klais et al., 2016; Kudryavtseva, Aleksandrov, 2019), что позволяет использовать данный период как индикаторный для оценки состояния экосистемы Балтийского моря. Значимым дополнением летнего исследования 2021 г., расширяющего предыдущие данные (Александров и др., 2023), стало проведение работ вдоль центрального разреза Балтийского моря за пределами исключительной экономической зоны (ИЭЗ) Российской Федерации, что позволило изучить сопредельный, наиболее глубоководный район моря (Готландская впадина).

Материалы и методы

Исследования видового состава, численности и биомассы зоопланктона и концентрации хлорофилла «а», а также гидрологических показателей, выполнялись 1–14 июля 2021 г. на ПС «Академик Сергей Вавилов» (Ульянова и др., 2022). На всей российской акватории (территориальное море и ИЭЗ) в юго-восточной части моря, расположенной преимущественно в Гданьском бассейне, выполнено 33 станции в диапазоне глубин от 10 до 110 м. Дополнительно исследования проведены вдоль центрального разреза Балтийского моря на 12 станциях в ИЭЗ Швеции в диапазоне глубин 57–200 м. Наиболее глубоководные станции располагались в Готландской впадине (рисунок 1).

Гидрофизические измерения (включая температуру и соленость воды) проводили на станциях с использованием многоканального зонда Sea&Sun Tech CT. Пробы воды на хлорофилл «а» отбирали гидрологическим комплексом Hydrobios MWS12 Slimline, оснащенным батометрами Нискина. Содержание в планктоне хлорофилла «а» определялось для слоев 0–1 м, 10 м, над термоклинном, над галоклином и у дна. Пробы воды 0.4–0.8 л фильтровали через мембранные фильтры МФАС-МА-6. Оптические плотности ацетоновой вытяжки с пигментами измеряли на 4 длинах волн (750, 664, 647, 630 нм) на спектрофотометре LEKI SS 2109 UV, согласно ГОСТ 17.1.04.02-90.

Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди (диаметр 37 см, газ № 70, с ячеей 64 мкм) вертикальным обловом столба воды до дна или до 100 м в зоне глубин, превышающих 100 м (Киселев, 1969). На части глубоководных станций пробы отбирались по горизонтам, облавливался столб воды до дна, галоклина и термоклина. Камеральную обработку проб выполняли в счетной камере Богорова под стереомикроскопом Nikon SM800N. При обработке большинство организмов идентифицировалось до вида с использованием современных определителей и атласов

(Telesh et al., 2015 и др.). Для расчета весовых характеристик использовали формулы зависимости длина–масса или фигура организма приравнивалась к сходной геометрической фигуре.

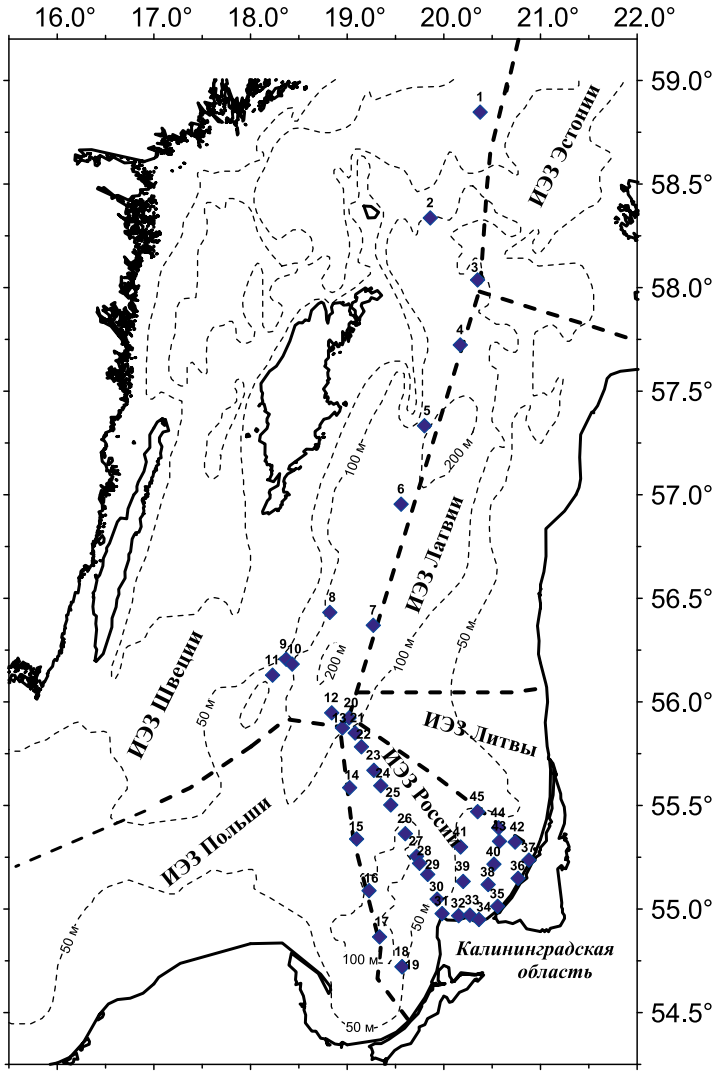

Рис. 1 – Схема станций в Балтийском море в июле 2021 г.

При описании пространственной изменчивости гидробиологических и гидрологических параметров использовано предложенное для Гданьского залива деление акватории на прибрежную зону с глубинами до 20 м и открытые морские районы. Влияние (включая загрязнение вод) со стороны прибрежной зоны на морские районы прослеживается до глубины 40 м. Глубже 40 м находится акватория исключительно с условиями открытого моря (Andrulewicz et al., 2004). Данное районирование в последующем было расширено на весь Гданьский бассейн по результатам исследований на российской акватории (Александров и др., 2023; Kudryavtseva, Aleksandrov, 2019). Также дополнительно была выделена наиболее глубоководная зона (глубже 100 м), куда относились станции в пределах Готландской и Гданьской впадин.

Результаты и обсуждение

Гидрологические условия

Для Балтийского моря, включая юго-восточную и центральную части, характерна значительная сезонная динамика развития всех биологических процессов, аналогичная процессам бореального моря. В летний период при наибольшем прогреве воды ускоряются процессы регенерации биогенных элементов, интенсифицируется развитие фитопланктона и потребляющего его зоопланктона. Динамика прогрева вод в отдельные годы влияет на сезонную динамику и интенсивность развития планктонных сообществ.

По данным Росгидромета климатические условия в Европейской части России (ЕЧР) весной и летом 2021 г. характеризовались аномальными температурами приземного воздуха, значительно превышающими климатическую норму. В апреле в ЕЧР температурная аномалия составила +4.07 ºС, в мае – +2.98 ºС. Летом наблюдалась аномально теплая погода. Температуры выше климатической нормы были в июне, достигнув в ЕЧР рекордной величины +3.59 ºС (Доклад, 2022). В результате июнь 2021 г. стал самым жарким в истории метеонаблюдений в ЕЧР. Интенсивный прогрев продолжался большую часть июля. Следствием аномально теплых климатических условий весной и летом 2021 г. стал очень интенсивный прогрев воды Балтийского моря при проведении экспедиционных исследований в начале июля 2021 г. Особенностью распределения температуры являлось наличие высоких значений температуры (20.3–23.6 °С) внутри верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) (таблица 1, рисунок 2а). Толщина ВКС составляла 5–12 м. Глубже находился сезонный термоклин, распространяющийся до глубин 20 м. Обычно в Гданьском бассейне резко обособленный термоклин и хорошо выраженный ВКС наблюдается в августе, когда температура воды в нем достигает годового максимума (16.5–18 °С) (Израэль и др., 2005). Температура ВКС превышала средние климатические значения для июля (за 1955–2018 гг.) в юго-восточной Балтике на 5–6 °С, в центральной Балтике – на 3.5–4 °С (Ульянова и др., 2022). В результате развитие планктона проходило в аномально теплых условиях.

Таблица 1 – Численность и биомасса зоопланктона, концентрация хлорофилла и гидрологические условия в разных батиметрических зонах

Показатель	Глубины < 20 м	Глубины 20–40 м	Глубины 40–100 м	Глубины > 100 м
Температура, ºС	21.5 – 23.6 / 22.6 ± 0.3	22.4 – 23.1 / 22.9 ± 0.2	20.3 – 23.3 / 21.8 ± 0.2	20.3 – 22.4 / 21.4 ± 0.2
Прозрачность, ºС	2.4 – 2.7 / 2.6 ± 0.1	2.5 – 4.0 / 3.1 ± 0.3	3.0 – 6.0 / 4.4 ± 0.2	3.5 – 5.5 / 4.3 ± 0.2
Хлорофилл «а», мг/м^3	3.75 – 7.05 / 5.44 ± 0.43	2.79 – 6.10 / 4.46 ± 0.57	1.00 – 4.48 / 2.54 ± 0.22	0.91 – 3.15 / 1.58 ± 0.19
Численность зоопланктона, тыс. экз./м^3	52 – 400 / 157 ± 47	57 – 691 / 218 ± 119	20 – 156 / 70 ± 10	6 – 88 / 27 ± 8
Биомасса зоопланктона, г/м^3	0.63 – 3.49 / 1.46 ± 0.38	0.60 – 5.05 / 1.74 ± 0.83	0.23 – 1.87 / 0.87 ± 0.11	0.04 – 1.10 / 0.41 ± 0.11

Примечание: в числителе – пределы, в знаменателе – среднее и ошибка средней.

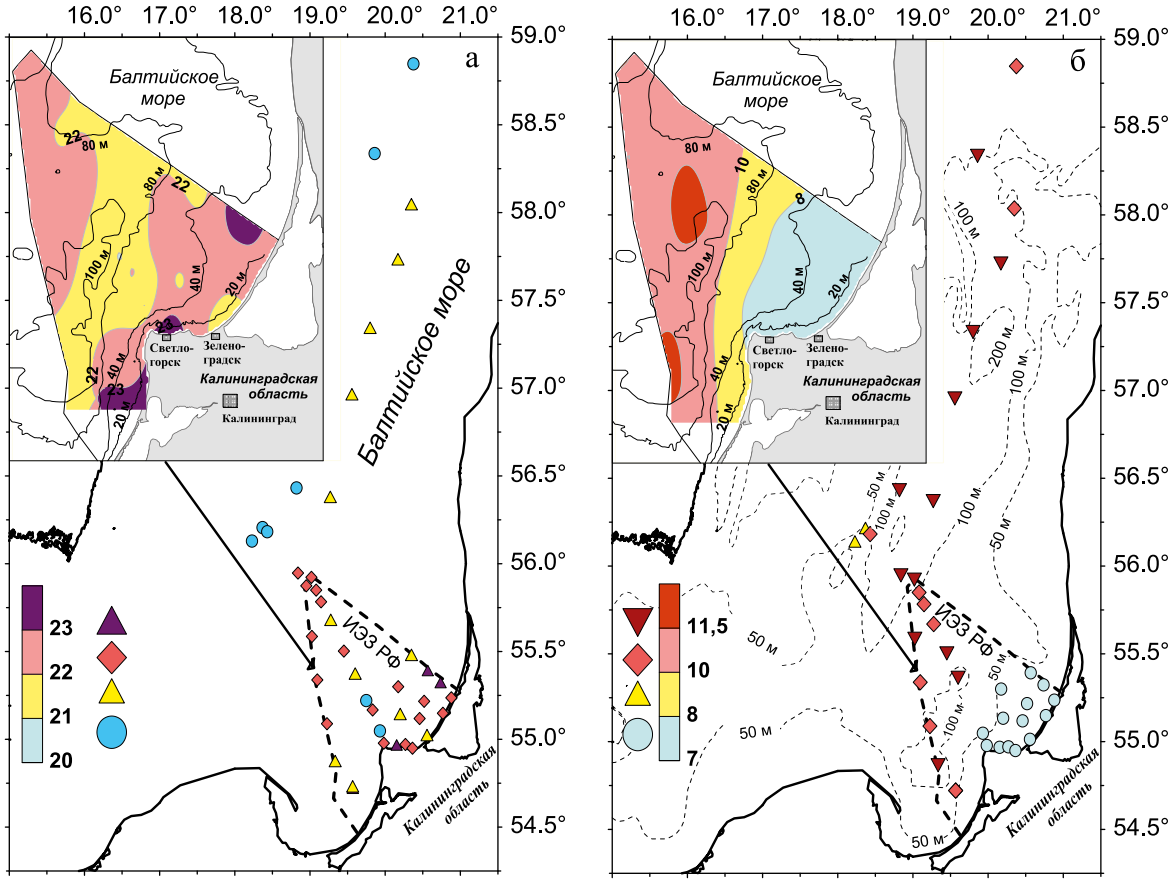

Рис. 2 – Пространственное распределение: **а**) температуры воды в поверхностном слое (ºС), **б**) солености у дна (‰) в июле 2021 г.

Выраженная стратификация вод, усиливающаяся в период интенсивного прогрева, препятствует перемешиванию поверхностных и придонных слоев и в значительной степени влияет на гидрологический и гидрохимический режимы. Химический состав воды Балтийского моря определяется взаимодействием трех основных факторов: речным стоком впадающих в море рек, периодическими затоками в Балтийское море североморских соленых вод и биологическим круговоротом веществ. Термохалинная структура Балтийского моря представлена двумя зонами: поверхностной, или деятельным слоем, и глубинной (Дубравин и др., 2017; Израэль и др., 2005). Затрудненный водообмен между этими слоями определяет значительное увеличение ниже галоклина солености и снижение концентрации растворенного кислорода (до аноксигенных условий на глубине более 100 м). Пространственное и вертикальное распределение солености воды в июле 2021 г. было достаточно типичным: в верхнем слое соленость изменялась в относительно небольшом диапазоне – 6.5–7.5 ‰, снижаясь в северной части. В прибрежной зоне в придонном слое соленость соответствовала поверхностному слою, незначительно увеличиваясь в мористой зоне до глубин 50–60 м. Глубже располагался галоклин, и соленость в придонном слое значительно возрастала – до 11–12‰ в глубоководной зоне

(Гданьская и Готландская впадины) (рисунок 2б). Как следствие, развитие планктона Балтийского моря происходило в значительном градиенте условий среды (температура, соленость, кислородное насыщение), что влияло на его структуру и обилие в разных исследованных зонах Балтийского моря.

Обилие фитопланктона

В сезонной сукцессии фитопланктона Балтийского моря, включая юго-восточную и центральную части, выделяются два пика. Короткий весенний пик (апрель) формируется аркто-бореальными эвритермными и эвригалинными видами, преимущественно диатомовых водорослей. Летний достаточно длительный (июль–август) – соответствует наибольшему прогреву воды и совпадает с массовым развитием солоноватоводных синезеленых водорослей. Фитопланктон, развивающийся летом, активно используется фитофагами, что определяет массовое развитие зоопланктона в этот период (Израэль и др., 2005; Кудрявцева и др., 2018; Aleksandrov et al., 2009; HELCOM, 2013).

По многолетним данным (Kudryavtseva, Aleksandrov, 2019) пространственное распределение хлорофилла «а» (обилия фитопланктона) и первичной продукции характеризуется снижением в открытом море и повышенными величинами в прибрежном районе, особенно вдоль северного побережья Калининградского полуострова и Куршской косы, где создаются наиболее благоприятные гидрологические и гидрохимические условия для водорослей. Осреднение данных 2021 г. по батиметрическиму принципу (Andrulewicz et al., 2004) подтвердило эту закономерность. В прибрежном районе (до глубины 20 м) были наибольшие концентрации хлорофилла «а», в среднем 5.4 мг/м^3, которые снижались с удалением от берега и увеличением глубины в среднем до 4.5 мг/м^3 на глубинах 20–40 м. В условиях открытого моря (на глубинах 40–100 м) наблюдалось значительное уменьшение концентраций хлорофилла «а» (в среднем до 2.5 мг/м^3). В глубоководной зоне (глубины 100–200 м), расположенной преимущественно в центральной части Балтийского моря, концентрации хлорофилла «а» снижались в среднем до 1.5 мг/м^3 (таблица 1, рисунок 3а).

По классификации трофического статуса вод Балтийского моря (Wasmund et al., 2001) в 2021 г. в прибрежном районе было эвтрофное состояние (хлорофилл «а» > 4.0 мг/м^3), что регулярно отмечается в этой зоне моря, в частности, у калининградского побережья. Такое состояние вод соответствует акваториям, на которые влияет поступление загрязняющих веществ и периодически наблюдается «цветение» водорослей. Эвтрофный уровень распространялся на мористый район до глубин 40 м, что подтверждает ранее высказанное для Гданьского бассейна предположение (Andrulewicz et al., 2004) о влиянии (включая загрязнение вод) со стороны прибрежной зоны на морские районы до этой глубины. Благодаря повышенным концентрациям биогенных веществ в более мелководной зоне (от берега до глубины 40 м) наблюдалось интенсивное развитие водорослей (летнее «цветение»), которое

стимулировалось сильным прогревом воды, что создавало благоприятные трофические условия для развития зоопланктона. В условиях исключительно открытого моря (глубже 40 м) уровень эвтрофирования вод в 2021 г. снижался до мезотрофного состояния (0.8–4.0 мг/м^3) (рисунок 3а), что характерно для открытой акватории, в том числе в юго-восточной и центральной частях моря (Wasmund et al., 2001; Kudryavtseva, Aleksandrov, 2019; Александров и др., 2023).

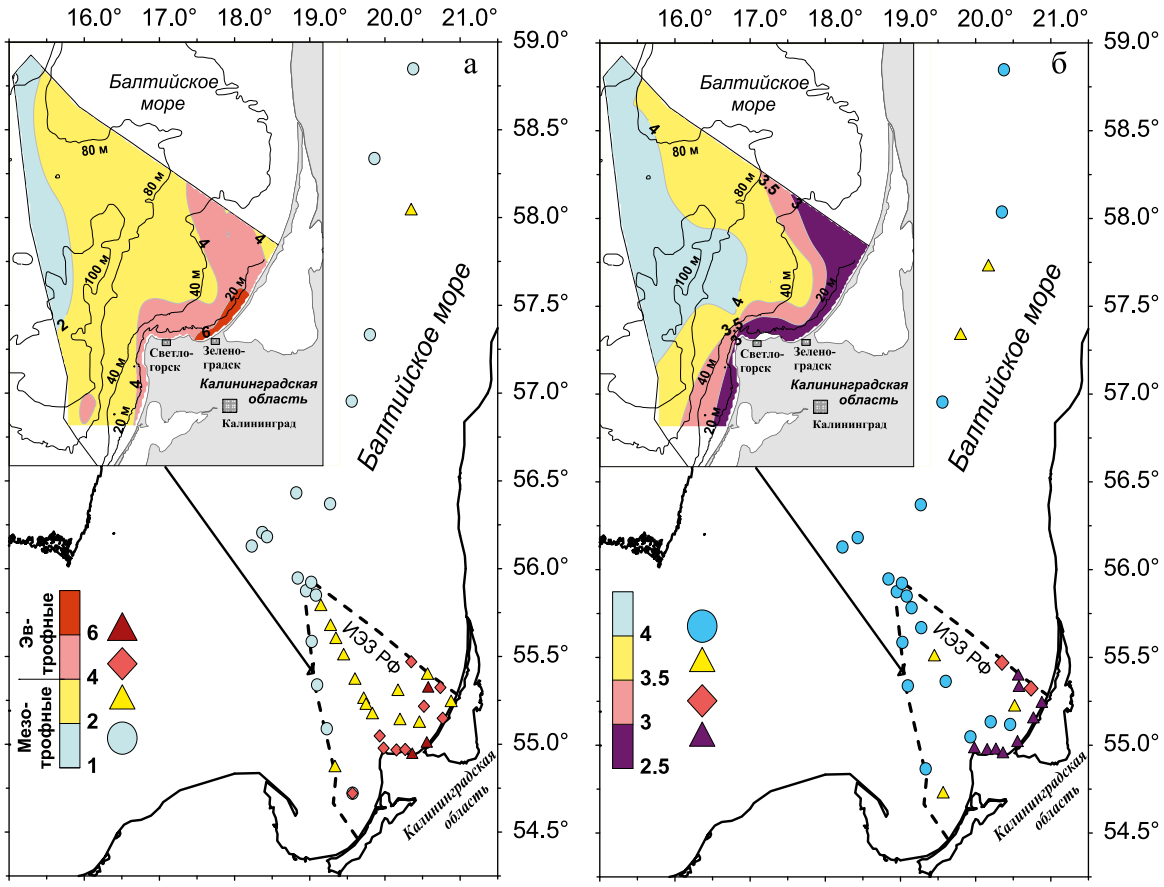

Рис. 3 – Пространственное распределение: **а**) концентрации хлорофилла «а» (мг/м^3) в поверхностном слое, **б**) прозрачности воды в июле 2021 г.

Развитие фитопланктона определяло прозрачность воды, которая была наибольшей в условиях исключительно открытого моря (до 6 м, в среднем 4.3–4.4 м), а в прибрежной зоне снижалась до 2.4–2.7 м (рисунок 3б). Как следствие, вся фотическая зона (толщиной 6–8 м) в прибрежном районе и мористее была в пределах верхнего квазиоднородного слоя, где в условиях повышенного прогрева преимущество получали виды с высоким температурным оптимумом, прежде всего синезеленые водоросли, образующие «цветение» воды.

Сравнение с данными предыдущих исследований (Александров и др., 2023) показали значительную межгодовую изменчивость развития фитопланктона под влиянием гидрологических и гидрохимических условий (прогрев вод, концентрации биогенных элементов и др.). В частности, в июле 2019 г. в районе с глубинами до 40 м

температура воды (в среднем 18.5 °C) была близка к среднемноголетней, и обилие фитопланктона (концентрация хлорофилла «а» 2.9 мг/м^3) было в 1.5–2 раза ниже, чем в 2021 г. Глубже в условиях открытого моря, несмотря на различия в прогреве вод, концентрации хлорофилла «а» оказались аналогичными. Вероятно, климатические изменения оказывают влияние прежде всего на прибрежную зону, для которой согласно (Kudryavtseva, Aleksandrov, 2019) характерны повышенные концентрации биогенных элементов.

В июле 2021 г. концентрации хлорофилла «а» на значительной части российской акватории, за исключением удаленной от берега глубоководной зоны, превышали целевое значение (2.2 мг/м^3 для лета в Гданьском бассейне), предусмотренное Планом действия по Балтийскому морю (ПДБМ) для достижения «хорошего экологического статуса» (HELCOM, 2013). Аномальный прогрев воды до 22–23 °C способствовал интенсивному развитию фитопланктона от берега до изобат 30–40 м, где концентрации хлорофилла «а» более, чем в 2 раза, превышали целевое значение. Аналогично с хлорофиллом, прозрачность воды также в 2 раза отличалась от целевого значения (6.5 м в Гданьском бассейне). Севернее вдоль центрального глубоководного разреза (Готландская впадина) концентрации хлорофилла «а» в основном были ниже целевого значения (1.9 мг/м^3 для лета в Восточном Готландском бассейне). Это свидетельствует о том, что для юго-восточной части Балтийского моря (Гданьский бассейн) существует проблема повышенного уровня эвтрофирования вод в прибрежной зоне как следствие биогенной нагрузки с берега. В условиях потепления климата и увеличения летнего «цветения» вод, за счет массового развития синезеленых водорослей, данная проблема может усугубляться, несмотря на выполняемые природоохранные мероприятия, усилившиеся после принятия в 2007 г. ПДБМ.

Несмотря на значительный прогресс, достигнутый странами за последние десятилетия, в том числе благодаря деятельности ХЕЛКОМ, Балтийское море остается сильно подверженным загрязнению. Эвтрофикация вод сохраняется на высоком уровне, обуславливая вредоносное «цветение» воды, которое ведет к расширению анаэробных зон у дна и нарушению морского биоразнообразия. В частности, концентрация хлорофилла как показателя развития фитопланктона в центральной и восточной части моря практически не изменилась за 25 лет (1990–2016 гг.) (HELCOM, 2018). Потепление климата, которое наблюдается на акватории Балтийского моря с середины XX века, способствует этому, ярко проявляясь в наиболее теплые годы, такие, как 2021 г. В частности, в июле 2021 г. доминировали потенциально токсичные синезеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* и *Nodularia sputigena* (Ульянова и др., 2022), которые, вызывая «цветение» воды, могут создавать опасность для морской экосистемы. Одним из следствий повышенной эвтрофикации Балтийского моря стало принятие в октябре 2021 г. обновленного плана действий ХЕЛКОМ по Балтике, который содержит действия и меры, касающиеся биоразнообразия, эвтрофикации, опасных веществ и морской деятельности, включая рыболовство.

Зоопланктон

Таксономический состав зоопланктона Балтийского моря обеднен, что связано с низкими значениями солености, критической для многих гидробионтов. В зоопланктоне присутствуют пресноводные, солоноватоводные и морские виды. Многие из них обитают на границе своего ареала, что обуславливает низкое видовое разнообразие, особенно в открытой акватории. Значительная сезонная и вертикальная изменчивость температуры позволяет развиваться разным видам от тепловодных до ледниковых реликтов.

Летнее сообщество зоопланктона в юго-восточной (российская зона) и центральной (в ИЭЗ Швеции) частях моря, исследованных в июле 2021 г., было представлено 35 видами и таксонами более высокого ранга, характерными для летнего периода (Очерки…, 1984; Полунина, Родионова, 2017; Полунина и др., 2021; Aleksandrov et al., 2009; Schulz et al., 2012; Telesh et al., 2015). Наибольшее видовое разнообразие (32 вида) наблюдалось в юго-восточной части моря, что было обусловлено широким диапазоном условий от прибрежной зоны (глубина 10–20 м) до глубоководных участков Гданьской впадины. В центральной части исследования проводились на глубинах 60–200 м, вдали от прибрежных зон, и видовой состав был достаточно беден (20 видов). Наибольшее разнообразие встречено в прибрежной зоне с глубинами до 20 м – 28 видов, тогда как в остальных батиметрических зонах число видов составляло от 20 до 25.

Сходное видовое разнообразие в юго-восточной части моря в пределах российской зоны было отмечено в июле 2018 и 2019 гг. (31 и 35 видов) (Александров и др., 2023) и в целом соответствует многолетним наблюдениям (Израэль и др., 2005), что свидетельствует о его относительной стабильности.

Зоопланктон Балтийского моря преимущественно представлен тремя таксономическими группами: веслоногие (Copepoda), ветвистоусые (Cladocera) ракообразные и коловратки (Rotifera). В июле 2021 г. веслоногих ракообразных было 12 видов, а ветвистоусых ракообразных и коловраток – по 6 и 8 видов, соответственно. Также присутствовали науплии усоногих ракообразных, велигеры моллюсков *Macoma balthica* и *Rangia cuneata*, ряд других меропланктонных видов и медузы *Aurelia aurita.*

В центральной части моря, в пределах которой расположена глубоководная Готландская впадина, был встречен ледниковый реликт *Limnocalanus macrurus,* относящийся к копеподам, ценный кормовой объект рыб-планктофагов (Израэль и др., 2005). В юго-восточной части, большую часть которой занимает более мелководный Гданьский бассейн, отмечено больше видов коловраток, веслоногих ракообразных, а также меропланктонных личинок, характерных для районов с небольшими глубинами.

В зоопланктоне встречены 4 вида-вселенца: хищные кладоцеры *Cercopagis pengoi* и *Evadne anonyx*, массовое развитие которых обычно происходит в июле – августе при наибольшем прогреве воды (Litvinchuk, Telesh, 2006; Полунина, Родионова, 2017), а также копепода *Acartia tonsa.* Данные виды встречались и в предыдущие годы (Александров и др., 2023). Также в зоопланктоне прибрежной зоны (до глубин

20 м) присутствовали велигеры моллюска *Rangia cuneata*, исходно североамериканского вида, вселение которого произошло в бентос Вислинского залива и распространилось на прибрежную зону моря (Александров и др., 2019).

В глубоководной зоне в зоопланктоне отмечены виды-индикаторы затока североморских вод – веслоногие ракообразные *Oithona similis* и *Triconia borealis* (Очерки…, 1984; Telesh et al., 2015). *Oithona similis* – холодолюбивый вид (4–5 °C) с повышенным оптимумом солености (10–16 ‰) – был встречен на станциях с глубинами более 100 м, где ниже галоклина соленость возрастала до 11–12 ‰, а температура снижалась до 4–5 °C. Однако этот вид – менее ценный пищевой объект для рыб-планктофагов по сравнению с крупными веслоногими ракообразными из-за мелких размеров. *Triconia borealis* отмечена только в центральной части Балтийского моря.

Состав комплекса доминирующих видов, в который входили коловратки *Keratella quadrata*, ветвистоусые ракообразные *Bosmina (Eubosmina) coregoni. Evadne nordmanni,* веслоногие ракообразные *Acartia* spp., *Centropages hamatus, Pseudocalanus elongatus, Temora longicornis* и их науплии, был характерен для Балтийского моря в летний период (Очерки…, 1984; Израэль и др., 2005; Полунина, Родионова, 2017; Александров и др., 2019, 2023; Aleksandrov et al., 2009; Schulz et al., 2012; Telesh et al., 2015; Klais et al., 2016). Однако наблюдались межгодовые и пространственные различия в распространении и обилии отдельных видов, обусловленные их экофизиологическими особенностями, прежде всего отношением к температуре и солености воды.

Формирование в летний период 2021 г. сезонного термоклина (на глубине 7–20 м), а также наличие устойчивого галоклина (55–70 м), определяли значительный вертикальный градиент условий среды и распределение разных видов зоопланктона, доминирующих в Балтийском море в разные сезоны.

Крупный холодолюбивый стенобионтный вид *Pseudocalanus elongatus*, предпочитающий температуру 3.5–6 °C и повышенную соленость (> 8 ‰) (Очерки…, 1984), доминирующий в зимний период, в июле 2021 г. встречался ниже галоклина.

Такие массовые виды как *Centropages hamatus* (оптимум – 8–16 °C, соленость – 7–8 ‰), *Evadne nordmanni* (оптимум – 6–12 °C, соленость – 7–8 ‰), *Temora longicornis* (оптимум – 6–14 °C, соленость > 7 ‰) преимущественно развивались выше галоклина.

Теплолюбивые виды (*Bosmina (Eubosmina) coregoni, Pleopis polyphemoides, Acartia* spp.) встречались в наиболее прогретом слое воды выше термоклина. Среди них *B. (E.) coregoni* имеет оптимум температуры, наибольший среди массовых видов, обитающих в Балтийском море.

Сходное видовое распределение зоопланктона в летний период отмечалось в предыдущих исследованиях (Александров и др., 2023; Полунина, Родионова, 2017; Полунина и др., 2021; Schulz et al., 2012). Такое распределение может обуславливать вертикальные различия условий питания рыб. В частности, наиболее ценный кормовой объект для рыб-планктофагов – копепода *Pseudocalanus elongatus* – летом опускается в придонные слои ниже галоклина, где часто наблюдается дефицит кислорода, а в верхнем слое над термоклином массово развиваются малоценные мелкоразмерные ветвистоусые ракообразные, такие как *Bosmina (Eubosmina) coregoni.*

Максимально высокая температура воды выше термоклина в июле 2021 г. (21–23 ºС) оказала существенное влияние на пространственное распределение зоопланктона. В этот период в мористой зоне (глубже 20 м) наблюдалось значительное развитие теплолюбивого вида *Bosmina (Eubosmina) coregoni,* который преимущественно располагался в верхнем прогретом слое над термоклинном, где достигал максимума (рисунок 4). В частности, количество этого вида (37.8 тыс. экз./м^3, 333 мг/м^3) было в 6 раз выше, чем в предыдущем 2020 г. (6.4 тыс. экз./м^3, 54 мг/м^3), при разнице температур в 17.2 и 22.9 °С.

В мористой зоне (глубже 20 м) также наблюдалось активное развитие копеподы *Temora longicornis* – ценного пищевого объекта для рыб-планктофагов (рисунок 4). Его обилие (65.6 тыс. экз./м^3, 383 мг/м^3) было многократно выше, чем в предыдущем, более холодном 2020 г. (8.5 тыс. экз./м^3, 82 мг/м^3).

Кроме вышеназванных видов, от прибрежной зоны до глубины 40 м в 2021 г. интенсивно развивались теплолюбивые виды р. *Acartia* и *Centropages hamatus*.

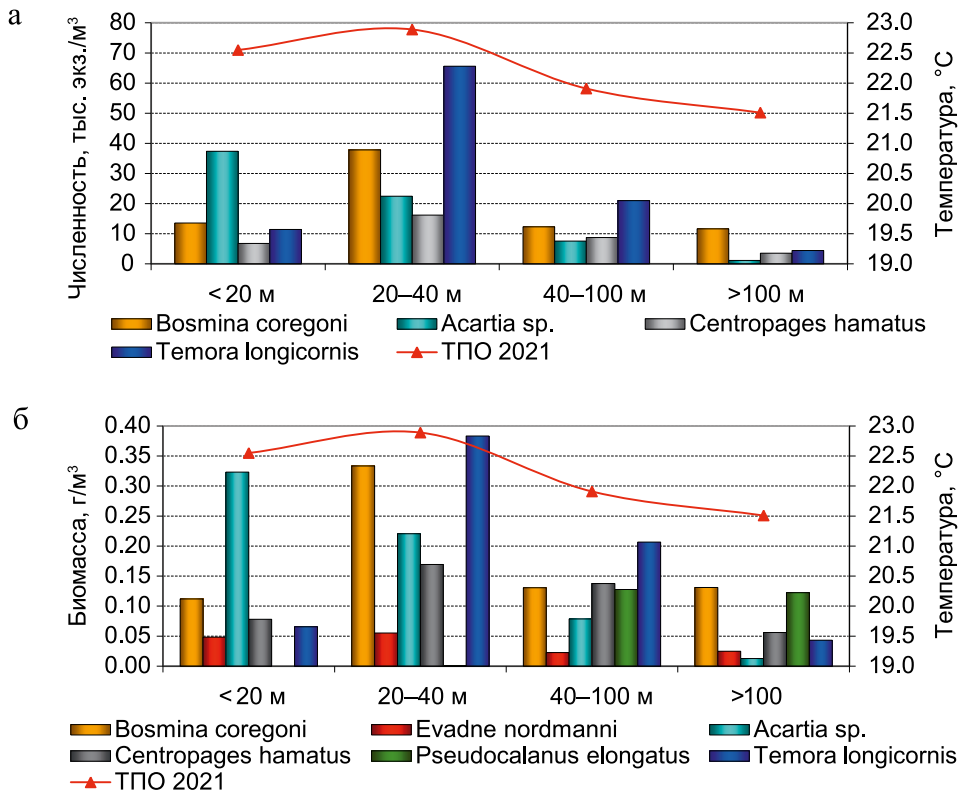

Рис. 4 – Численность (**а**) и биомасса (**б**) доминирующих видов зоопланктона в разных батиметрических зонах

Повышенный прогрев способствовал также развитию в июле 2021 г. теплолюбивых видов-вселенцев *Cercopagis pergoi* и *Evadne anonyx,* которые в прибрежной зоне (глубина менее 20 м) входили в состав доминантов по биомассе. Потепление климата над акваторией Балтийского моря может создавать условия для вселения и развития новых видов планктона (Kotov et al., 2022).

Вместе с тем на ряд аборигенных видов интенсивный прогрев вод оказал неблагоприятное влияние. Значительно меньше стало ветвистоусого рачка *Evadne nordmanni,* одного из доминантов летнего зоопланктона. Его биомасса, по сравнению с 2020 г., оказалась ниже в прибрежной зоне в 6 раз, а на глубинах 20–40 м – в 3 раза. Такое снижение, вероятно, связано с интенсивным прогревом этих районов, по сравнению с оптимальной для этого вида температурой (6–12 °С). Самый ценный кормовой объект для рыб-планктофагов – крупная копепода *Pseudocalanus elongatus* – при аномальном прогреве воды в июле 2021 г. встречалась только в районе с глубинами более 50 м. В другие годы этот вид мог формировать достаточно высокую биомассу в районе с глубинами 20–40 м, который занимает обширную акваторию в Гданьском бассейне.

Пространственное распределение основных групп зоопланктона характеризовалось доминированием на всех глубинах веслоногих ракообразных (Copepoda) по численности и биомассе (рисунок 5). Эта группа составляла около 70 % численности зоопланктона и только в самой глубоководной зоне (> 100 м), где их количество значительно снижалась, веслоногих ракообразных насчитывалось около 50 %. Их биомасса в зоопланктоне составляла около 50 % в прибрежном районе и мористее до глубины 40 м, а глубже возрастала до 70 %. Важнейшей субдоминирующей группой были ветвистоусые ракообразные (Cladocera), доля которых в численности зоопланктона возрастала с увеличением глубины (с 10 до 40 %), а в биомассе оставалась примерно на одном уровне (30–40 %). Наибольший вклад в численность зоопланктона ветвистоусые ракообразные вносили в районе с глубинами 20–40 м, где массово развивался рачок *Bosmina (Eubosmina) coregoni*. Обычно ветвистоусые ракообразные достигают наибольшего развития в прибрежной зоне, однако при сильном прогреве вод в 2021 г. их значение уменьшилось, так как численность *Evadne nordmanni* снизилась.

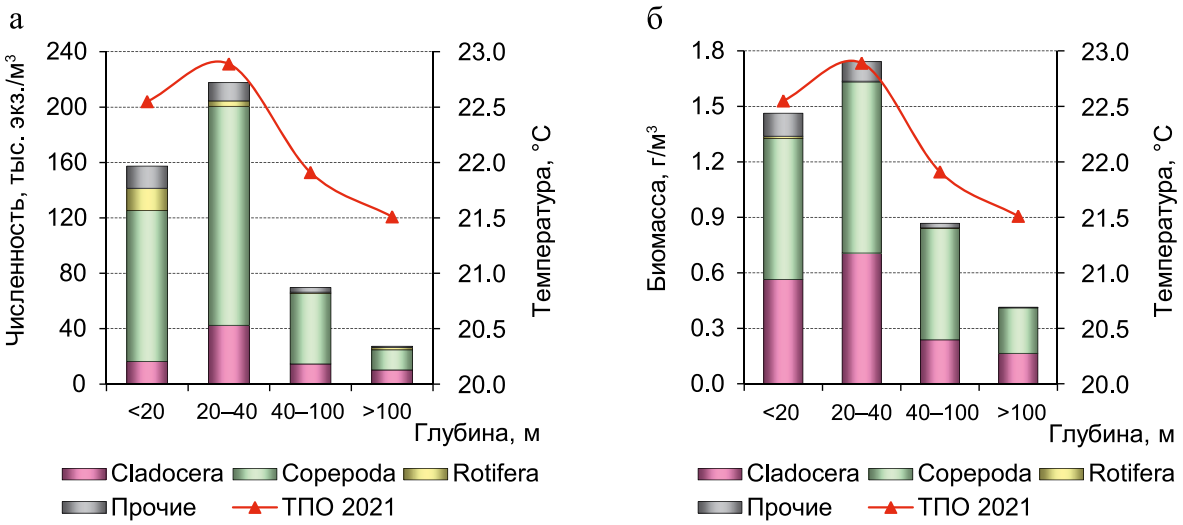

Рис. 5 – Численность (**а**) и биомасса (**б**) зоопланктона в разных батиметрических зонах

Субдоминантами в прибрежном районе (глубины < 20 м) были коловратки, доля которых в численности зоопланктона снижалась от 10 % в прибрежной зоне до 2 % в открытом море. Согласно предыдущим исследованиям (Александров и др., 2023), коловратки могут доминировать по численности в районе от берега до глубины 40 м, что наблюдалось в июле 2019 г., когда температура воды была близка к среднемноголетней. Особенностью июля 2021 г. было снижение их обилия, что в частности связано с резким уменьшением развития *Synchaeta baltica,* который доминирует в зоопланктоне весной, а с увеличением температуры воды выпадает из планктонных сообществ.

Пространственное распределение зоопланктона отражало увеличение в прибрежной зоне количества ветвистоусых и личинок усоногих ракообразных, коловраток и велигеров двустворчатых моллюсков, тогда как в глубоководном районе преобладали веслоногие ракообразные. Такое распределение типично для летнего периода (Очерки…, 1984; Полунина, Родионова, 2017; Klais et al., 2016). Увеличение обилия ветвистоусых ракообразных в мористой зоне (глубже 20 м) в июле 2021 г. происходило за счет развития теплолюбивого вида *Bosmina (Eubosmina) coregoni*, которое отмечается при повышенном прогреве воды Балтийского моря (Plinski et al., 2003).

В июле 2021 г. в российских водах юго-восточной части Балтийского моря численность и биомасса зоопланктона составляли 19.6–691.1 тыс. экз./м^3 и 0.23–5.05 г/м^3, в среднем 120.4 тыс. экз./м^3 и 1.20 г/м^3 соответственно. Количественное развитие зоопланктона в ЮВБ в 2021 г. превышало наблюдавшееся в предыдущие годы (2018–2019 гг.) – 88.7–102.8 тыс. экз./м^3 и 0.85 г/м^3 (Александров и др., 2023). Наибольшее обилие зоопланктона было в прибрежном районе и мористее до глубины 40 м (в среднем 157 и 218 тыс. экз./м^3, 1.46 и 1.74 г/м^3) (таблица 1, рисунок 6). Эти районы характеризовались повышенным уровнем развития фитопланктона, который соответствовал эвтрофному состоянию вод и обеспечивал оптимальные кормовые условия для зоопланктона (рисунок 3а).

В условиях открытого моря (на глубинах 40–100 м) наблюдалось двукратное уменьшение концентраций хлорофилла «а» и сопоставимое снижение численности и биомассы зоопланктона (таблица 1). В глубоководной зоне (глубины 100–200 м), расположенной преимущественно в Готландской и Гданьской впадинах, где развитие фитопланктона (концентрации хлорофилла «а») было минимальным, фиксировался низкий уровень развития зоопланктона (таблица 1, рисунок 3а). Тем не менее, даже минимальный уровень развития зоопланктона, наблюдавшийся в центральной части Балтийского моря в условиях аномально прогрева летом 2021 г., был выше, чем отмечалось для этого района в летний период 2016 г. – 10–21 тыс. экз./м^3 и 0.07–0.32 г/м^3, когда прогрев составлял 16–17 °C (Полунина и др., 2021).

Наряду с обеспеченностью пищей, прогрев воды оказывал значительное влияние на уровень и пространственное распределение обилия зоопланктона, стимулируя развитие теплолюбивых видов ветвистоусых (*Bosmina (Eubosmina) coregoni*, *Pleopis polyphemoides*) и веслоногих (р. *Acartia, Temora longicornis, Centropages hamatus*)

ракообразных. Наибольшая численность и биомасса зоопланктона (> 240 тыс. экз./м^3, > 2.0 г/м^3) отмечена на участках с самым высоким прогревом воды (> 22.8 °С). В целом для всего района исследований, от прибрежной зоны до глубоководной Готландской впадины, в июле 2021 г. наблюдалась положительная корреляция температуры воды с биомассой (r = 0.54) и численностью (r = 0.43) зоопланктона. Полученные данные подтверждают ранее сделанный вывод, что температурный прогрев и обеспеченность пищей являются основными факторам, определяющими обилие зоопланктона Балтийского моря (Израэль и др., 2005; Очерки…, 1984).

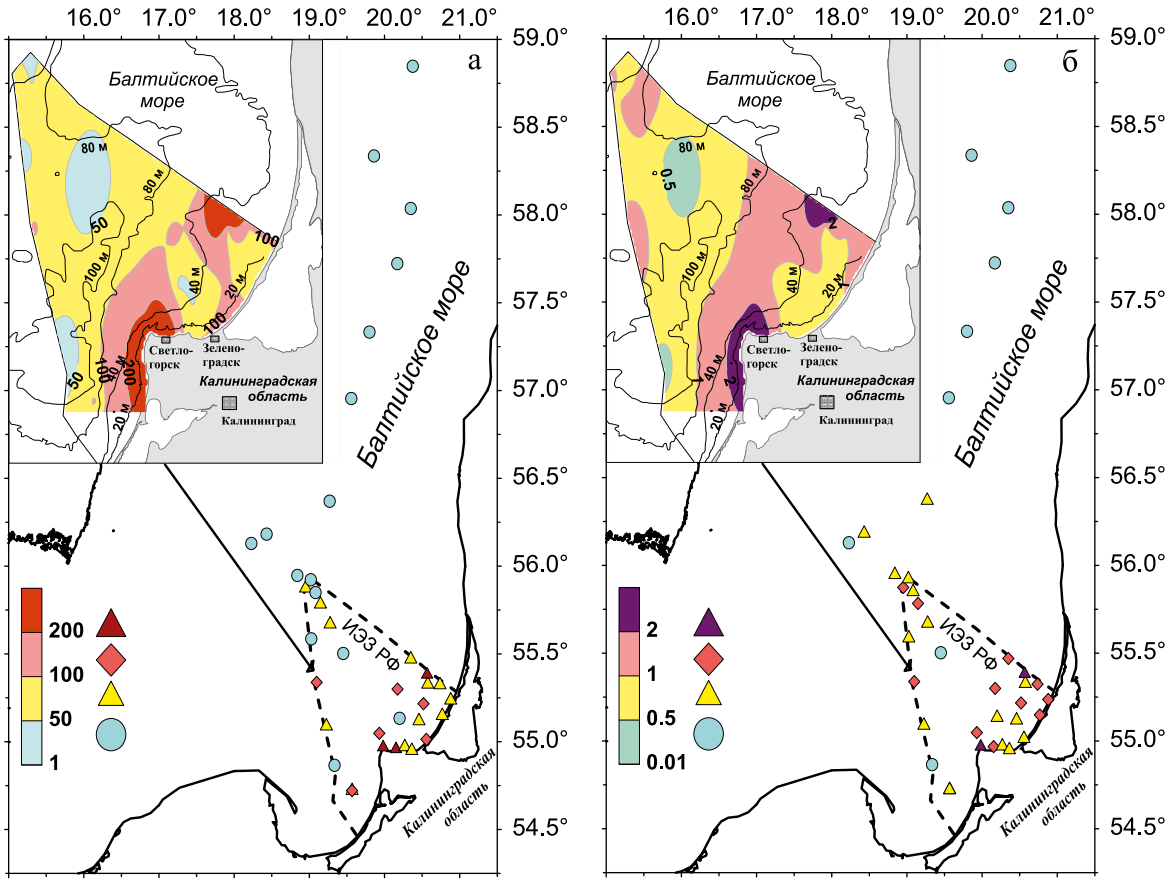

Рис. 6 – Пространственное распределение: **а**) численности (тыс. экз./м^3), **б**) биомассы (г/м^3) зоопланктона в июле 2021 г.

В первой половине XX века Балтийское море относилось к олиготрофным водоемам. В последующие десятилетия в условиях эвтрофирования вод и потепления климата произошло значительное увеличение обилия фитопланктона, создавшее благоприятные условия для развития зоопланктона. По фондовым данным БалтНИИРХ летом 1949–1959 гг. численность и биомасса рачкового планктона составляла 4.9–12.6 тыс. экз./м^3 и 0.13–0.25 г/м^3, а летом 1960–1999 гг. – 6.9–10.5 тыс. экз./м^3 и 0.13–0.21 г/м^3. В 1970-е гг. произошло повышение продуктивности планктона (Израэль и др., 2005). Летом 1998–2007 гг. в российских водах юго-восточной части Балтийского моря численность и биомасса рачкового зоопланктона (веслоногие и ветвистоусые

ракообразные) достигла 50.2 тыс. экз./м^3 и 1.37 г/м^3 (Aleksandrov et al., 2009). В июле 2021 г. отмечено значительное увеличение численности этих групп зоопланктона в среднем до 106.8 тыс. экз./м^3, во многом за счет теплолюбивых, но мелкоразмерных, видов, таких как *Bosmina (Eubosmina) coregoni*. Вместе с тем биомасса осталась на прежнем уровне (1.13 г/м^3).

Температура воды поверхностного слоя в Балтийском море увеличивается во все сезоны с 1985 г. Среднегодовая температура возрастала до 1 ºС/декада в 1990–2008 гг. (Climate.., 2013). Положительный тренд температуры воды в последние десятилетия создает благоприятные условия для интенсивного развития наиболее многочисленных теплолюбивых и эвритермных представителей ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Из них наиболее ценными пищевыми объектами рыб-планктофагов выступают ветвистоусые ракообразные *Evadne nordmanni* и веслоногие ракообразные *Temora longicornis, Centropages hamatus,* виды р. *Acartia*. В 2021 г. при температуре воздуха и воды, значительно превышающей климатическую норму, в юго-восточной части Балтийского моря (российская зона) наблюдалось повышенное обилие и доля в общей биомассе теплолюбивых видов ракообразных, по сравнению со среднемноголетними данными (Aleksandrov et al., 2009). В частности, биомасса и доля в зоопланктоне *Temora longicornis* увеличилась до 202 мг/м^3 и 16.8 % по сравнению с летним периодом 1998–2007 гг. (119 мг/м^3 и 8.6 %) и для *Centropages hamatus* также возросла вдвое (с 63 мг/м^3 и 4.5 % до 124 мг/м^3 и 10.3 %). В 2021 г. состояние зоопланктона соответствовало общей для 1970–2000-х гг. тенденции значительного увеличения обилия солоноватоводных теплолюбивых видов ракообразных на фоне потепления климата в Балтийском регионе (Aleksandrov et al., 2009).

Вместе с тем количественное увеличение зоопланктона не всегда положительно сказывается на обилии значимых кормовых объектов для рыб-планктофагов. Как показали исследования 2021 г., в прибрежной зоне произошло значительное снижение ценного кормового объекта *Evadne nordmanni*, вместо которого стал массово развиваться менее важный в питании рыб теплолюбивый вид *Bosmina (Eubosmina) coregoni*. В юго-восточной и центральной частях Балтийского моря в последние десятилетия наблюдается снижение количества наиболее крупных и ценных в пищевом отношении для рыб-планктофагов видов зоопланктона (Aleksandrov et al., 2009; Dippner et al., 2000; Möllmann et al., 2005). Такие изменения произошли из-за потепления климата и расширения бескислородных зон, что сказалось, прежде всего, на самом ценном для питания шпрота и балтийской сельди кормовом объекте – крупной копеподе *Pseudocalanus elongatus*. При аномальном прогреве воды в июле 2021 г. в пределах ИЭЗ РФ данный вид не встречался на обширной акватории (с глубинами 20–40 м), где в другие годы был среди доминантов. На протяжении последних десятилетий значение этого холодолюбивого вида с повышенным оптимумом солености ощутимо уменьшилось (с 45–54 % в 1960–1982 гг. до 17 % в 1998–2007 гг.), особенно в глубоководной части, где этот вид доминировал (Очерки…, 1984; Aleksandrov et al., 2009). Увеличение солености Балтийского моря в результате слабых, но участившихся, адвекций североморских вод, которое отмечалось в 2000-х гг., позволяло

предположить благоприятное влияние на состояние популяций этого вида. Однако по данным 2021 г. улучшения ситуации не происходит. В 2021 г. биомасса и доля в зоопланктоне *Pseudocalanus elongatus* в юго-восточной части Балтийского моря снизилась вдвое (в среднем до 89 мг/м^3 и 7.4 %), по сравнению с летним периодом 1998–2007 гг. (196 мг/м^3 и 14.2 %). В менее продуктивной глубоководной центральной части Балтийского моря (в ИЭЗ Швеции) его биомасса также низка (78 мг/м^3), хотя доля в зоопланктоне выше (23 %). Учитывая, что этот вид в середине 1970-х гг. формировал 20–30 % состава пищи для балтийской сельди и 30–35% для шпрота, последующие снижение его количества может негативно влиять на доступность пищи для рыб-планктофагов. Следовательно, прогрев воды как следствие климатических условий может значительно влиять на структуру, обилие и пространственное распределение зоопланктона, что оказывает воздействие на трофические условия в экосистеме Балтийского моря.

Заключение

Проведенные в июле 2021 г. исследования позволили получить данные о структуре, обилии и пространственном распределении планктона в юго-восточной и центральной частях Балтийского моря, когда климатические условия в Европейской части России весной и летом 2021 г. характеризовались аномальными температурами приземного воздуха, а температура верхнего слоя воды превышала средние климатические значения для июля на 4–6 °С. Это позволило рассмотреть изменения планктона, которые могут происходить при продолжении потепления климата. В юго--восточной части моря численность и биомасса зоопланктона (120 тыс. экз./м^3 и 1.2 г/м^3) и концентрация хлорофилла «а» (обилие фитопланктона) превышали наблюдавшиеся в предыдущие годы (2018–2019 гг.). Наибольшее количество зоопланктона было в прибрежном районе и мористее до глубины 40 м. Эти районы характеризовались повышенным уровнем развития фитопланктона, который соответствовал эвтрофному состоянию вод (хлорофилл «а» – 4–6 мг/м^3) и обеспечивал оптимальные кормовые условия для зоопланктона. В условиях исключительно открытого моря (глубины более 40 м) эвтрофирование вод снижалось до мезотрофного уровня (1–4 мг/м^3). Наименьшие величины концентрации хлорофилла «а», численности и биомассы зоопланктона наблюдались в глубоководной зоне (глубины 100–200 м), расположенной преимущественно в Готландской и Гданьской впадинах. Состав планктона Балтийского моря обеднен (35 видов зоопланктона в 2021 г.), он характеризуется небольшим числом массовых видов, имеющих разный температурный оптимум, в результате чего климатические условия в отдельные годы могут оказывать значительное влияние. Превышение климатической нормы по температуре летом 2021 г. оказало разнонаправленное влияние на планктон Балтийского моря. С одной стороны, интенсивное развитие водорослей, соответствующее эвтрофному уровню, благоприятному для зоопланктона, распространилось от прибрежной зоны на мористый район до глубин 40 м. В то же

время это способствовало развитию потенциально токсичных видов синезеленых водорослей, которые, формируя «цветение» воды, опасны для морской экосистемы. Также в Гданьском бассейне отмечено значительное превышение целевых значений по хлорофиллу и прозрачности воды, предусмотренных Планом действия по Балтийскому морю (до 2 раз от берега до изобат 30–40 м). Наряду с обеспеченностью пищей, прогрев воды оказывал важное влияние на увеличение обилия зоопланктона и расширение высокопродуктивных зон в мористой акватории, стимулируя развитие теплолюбивых видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных, что положительно влияет на общий кормовой запас для рыб-планктофагов. Вместе с тем, в юго-восточной и центральной частях Балтийского моря наблюдалось снижение обилия наиболее крупных и ценных в пищевом отношении видов зоопланктона (*Pseudocalanus elongatus* и другие). Тенденция таких изменений в структуре и обилии зоопланктона, которая четко проявилась в аномально теплом 2021 г., наблюдается в последние десятилетия и может оказывать значительное воздействие на трофические условия в морской экосистеме Балтийского моря.

Благодарности. Исследования зоопланктона выполнены в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00004-23-01, хлорофилла и влияния гидрологических условий – госзадания ИО РАН (тема № FMWE-2021-0012), анализ пространственного распределения – госзадания ИБВВ РАН (тема № 121051100109-1).

Список литературы

1. *Александров С. В., Гусев А. А., Семенова А. С.* Планктонные и бентосные сообщества юго-восточной части Балтийского моря в летний период 2018–2019 гг. // Океанологические исследования. № 51 (1). 2023. С. 91–113. https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(1).5.
2. *Александров С. В., Гусев А. А., Дмитриева О. А., Семенова А. С., Чукалова Н. Н.* Планктонные и бентосные сообщества Балтийского моря у северного побережья Самбийского полуострова летом и осенью 2017 года // Труды АтлантНИРО. 2019. Т. 3. № 2 (8). С. 38–58.
3. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 год. Москва: Росгидромет, 2022. 104 с.
4. *Дубравин В. Ф., Капустина М. В., Кречик В. А.* Эволюции гидрохимических структур вод Балтийского моря // Известия КГТУ. 2017. № 46. С. 24–33.
5. *Израэль Ю. А., Цыбань А. В., Орадовский С. Г., Пака В. Т., Щука С. А., Голенко Н. Н., Кудрявцев В. М., Баринова С. П., Мошаров С. А.* Исследование экосистемы Балтийского моря. СПб: Гидрометеоиздат, 2005. 324 с.
6. *Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. 657 с.
7. Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. Т. 2: Планктон. М., 1984. 375 с.
8. *Кудрявцева Е. А., Александров С. В., Дмитриева О. А.* Сезонная изменчивость первичной продукции и состава фитопланктона в береговой зоне российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря // Океанологические исследования. 2018. Т. 46. № 3. С. 99–115. https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(3).7.

9. *Полунина Ю. Ю., Кречик В. А., Пака В. Т.* Пространственная изменчивость зоопланктона и гидрологических показателей вод в Южной и Центральной части Балтийского моря в позднелетний сезон 2016 г. // Океанология. 2021. Т. 61. №. 6. С. 958–968. https://doi.org/10.31857/S0030157421060113.
10. *Полунина Ю. Ю., Родионова Н. В.* Характеристика зоопланктонного сообщества // Система Балтийского моря. М.: Научный мир, 2017. С. 258–291.
11. *Ульянова М. О., Сивков В. В., Баширова Л. Д.* (и др.) Океанологические исследования Балтийского моря в 51-м рейсе ПС «Академик Сергей Вавилов» (июнь–июль 2021 г.) // Океанология. 2022. Т. 62. № 4. С. 667–669. https://doi.org/10.31857/S003015742204013X.
12. *Хлебович В. В.* Критическая соленость биологических процессов. Наука: Ленингр. отд-ние, 1974. 235 с.
13. *Aleksandrov S. V., Zhigalova N. N., Zezera A. S.* Long-Term Dynamics of Zooplankton in the Southeastern Baltic Sea // Russian Journal of Marine Biology. 2009. Vol. 35. No. 4. P. 296–304. https://doi.org/10.1134/S106307400904004X.
14. *Andrulewicz E., Kruk-Dowgiallo L., Osowiecki A.* An expert judgment approach to designating ecosystem typology and assessing the health of the Gulf of Gdansk // Managing the Baltic Sea. Coastline Reports. 2004. Vol. 2. P. 53–61.
15. Climate change in the Baltic Sea Area: HELCOM thematic assessment in 2013. Baltic Sea Environment Proceedings. 2013. No. 137. 70 p.
16. *Dippner J. W., Kornilovs G., Sidrevics L.* Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea // Journal of Marine Systems. 2000. Vol. 25 (1). P. 23–31. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00006-3.
17. HELCOM: Eutrophication in the Baltic Sea – Approaches and methods for eutrophication target setting in the Baltic Sea region. Baltic Sea Environment Proceedings. 2013. No. 133. 134 p.
18. HELCOM: Thematic assessment of eutrophication 2011–2016. Baltic Sea Environment Proceedings. 2018. No. 156. 106 p.
19. *Klais R., Lehtiniemi M., Rubene G., Semenova A., Margonski P., Ikauniece A., Simm M., Pollumae A., Griniene E., Makinen K., Ojaveer H.* Spatial and temporal variability of zooplankton in a temperate semi-enclosed sea: implications for monitoring design and long-term studies // Journal of Plankton Research. 2016. Vol. 38. No. 3. P. 652–661. https://doi.org/10.1093/ plankt/fbw022.
20. *Kotov A. A., Karabanov D. P., Van Damme K.* Non-indigenous Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): From a few notorious cases to a potential global faunal mixing in aquatic ecosystems // Water. 2022. Vol. 14. No. 18. 2806. P. 1–33.
21. *Kudryavtseva E. A., Aleksandrov S. V.* Hydrological and hydrochemical underpinning of primary production and division of the Russian sector in the Gdansk Basin of the Baltic Sea // Oceanology. 2019. Vol. 59. No. 1. P. 49–65. https://doi.org/10.1134/S0001437019010077.
22. *Litvinchuk L. F., Telesh I. V.* Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader Cercopagis pengoi (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // Oceanology. 2006. Vol. 48 (S). P. 243–257.
23. *Mohrholz V.* Major Baltic inflow statistics – Revised // Frontiers in Marine Science. 2018. Vol. 5. P. 384. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00384.
24. *Möllmann C., Kornilovs G., Fetter M., Köster F. W.* Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea // ICES Journal of Marine Science. 2005. Vol. 62 (7). P. 1270–1280. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.021.
25. *Plinski M., Żmijewska M. I., Sapota M., Witek B., Mudrak S.* Predictional model of biocenotic changes in offshore Baltic plankton due to temperature increase // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2003. Vol. 32. No. 3. P. 29–41.

26. *Schulz J., Peck M. A., Barz K., Hirche H.-J.* Spatial and temporal habitat partitioning by zooplankton in the Bornholm Basin (central Baltic Sea) // Prog. Oceanogr. 2012. No. 107. P. 3–30.
27. *Snoeijs-Leijonmalm P., Schubert H., Radziejewska T.* Biological Oceanography of the Baltic Sea. Springer, 2017. 683 p. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2.
28. *Telesh I., Skarlato S., Kube S., Rohde H., Schubert H.* Zooplankton of the Baltic Sea: Introduction to the distant learning module. St. Petersburg: Rostock, 2015. 124 p.
29. *Viitasalo M., Bonsdorff E.* Global climate change and the Baltic Sea ecosystem: direct and indirect effects on species, communities and ecosystem functioning // Earth Syst. Dynam. 2022. Vol. 13. P. 711–747. https://doi.org/10.5194/esd-13-711-2022.
30. *Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszak E., Nausch G., Neumann T., Ojaveer H., Olenina I., Postel L., Witek Z.* Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2001. Vol. 53. No. 6. P. 849–864. https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828.

Статья поступила в редакцию 05.05.2023, одобрена к печати 26.06.2023.
Для цитирования: *Александров С. В., Семенова А. С.* Эвтрофирование вод и распределение зоопланктона Балтийского моря в условиях аномального прогрева вод летом 2021 г. // Океанологические исследования. 2023. № 51 (2). С. 70–92. https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(2).1.

WATER EUTROPHICATION AND ZOOPLANKTON DISTRIBUTION IN THE BALTIC SEA UNDER ABNORMAL WARMING CONDITIONS IN SUMMER OF 2021

S. V. Aleksandrov[1,2], A. S. Semenova[1,3]

[1]Atlantic branch of FSBSI "VNIRO" ("AtlantNIRO"),
5, Dm. Donskogo, Kaliningrad, 236029, Russia,
e-mail: hydrobio@mail.ru;
[2]Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia;
[3]Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
109, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia

Data on the structure, abundance and spatial distribution of plankton were obtained for the Russian water area in the south-eastern part, as well as in the central part of the Baltic Sea, during the period of abnormally warm climatic conditions in the summer of 2021. The highest abundance of zooplankton and concentrations of chlorophyll "a" (eutrophic level) were in the coastal area and seaward to a depth of 40 m. Under the conditions of the exclusively open sea, water eutrophication decreased to the mesotrophic level. The lowest values of chlorophyll "a", the abundance and biomass of zooplankton were observed in the deep-water zone (depths of 100–200 m), located mainly in the Gdansk Deep and Gotland Deep. The excess of the climatic norm in 2021 had a multidirectional effect on plankton. The intensive development of algae, favorable for the development of zooplankton, expand from the coastal zone to the seaward area to depths of 40 m. At the same time, there was a decrease in the abundance of the largest and most valuable zooplankton species (*Pseudocalanus elongatus* and others) for planktophagous fish. Such changes in plankton have been observed in recent decades and were clearly manifested in the anomalously warm 2021.

Keywords: zooplankton, chlorophyll, hydrological conditions, trophic status, climate, Baltic Sea

Acknowledgements: Research of zooplankton were carried out within the framework of the state assignment of the VNIRO (No. 076-00004-23-01), chlorophyll and impact of hydrological conditions – state assignment of the IO RAS (Theme No. FMWE-2021-0012), analysis of the spatial distribution – state assignment of the IBIW RAS (Theme No. 121051100109-1).

References

1. Aleksandrov, S. V., A. A. Gusev, O. A. Dmitriyeva, A. S. Semenova, and N. N. Chukalova, 2019: Planktonnyye i bentosnyye soobshchestva Baltiyskogo morya u severnogo poberezhia Sambiyskogo poluostrova (Planktonic and benthic communities of the Baltic Sea off the northern coast of the Sambian Peninsula). *Trudy AtlantNIRO*, **3** (2), 38–58.
2. Aleksandrov, S. V., A. A. Gusev, and A. S. Semenova, 2023: Planktonnye i bentosnye soobshchestva yugo-vostochnoj chasti Baltijskogo morya v letnij period 2018–2019 gg. (Planktonic and benthic communities of the southeastern part of the Baltic Sea in the

summer period 2018–2019). *Journal of Oceanological Research*, **51** (1), 91–113, https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(1).5.

3. Aleksandrov, S. V., N. N. Zhigalova, and A. S. Zezera, 2009: Long-Term Dynamics of Zooplankton in the Southeastern Baltic Sea. *Russian Journal of Marine Biology,* **35** (4), 296–304, https://doi.org/10.1134/S106307400904004X.
4. Andrulewicz, E., L. Kruk-Dowgiallo, and A. Osowiecki, 2004: An expert judgment approach to designating ecosystem typology and assessing the health of the Gulf of Gdansk. *Managing the Baltic Sea. Coastline Reports,* **2**, 53–61.
5. Climate change in the Baltic Sea Area: HELCOM thematic assessment in 2013, 2013. *Baltic Sea Environment Proceedings*, **137**, 70 p.
6. Dippner, J. W., G. Kornilovs, and L. Sidrevics, 2000: Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, **25** (1), 23–31, https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00006-3.
7. *Doklad ob osobennostyah klimata na territorii Rossijskoj Federacii za 2021 god (Report on climate features in the Russian Federation for 2021).* 2022, Moscow, Rosgidromet, 104 p.
8. Dubravin, V. F., M. V. Kapustina, and V. A. Krechik, 2017: Evolyucii gidrohimicheskih struktur vod Baltijskogo morya (Evolution of the hydrochemical structures of the Baltic Sea waters). *Izvestiya KGTU*, **46**, 24–33.
9. HELCOM, 2013: Eutrophication in the Baltic Sea – Approaches and methods for eutrophication target setting in the Baltic Sea region. *Baltic Sea Environment Proceedings,* **133**, 134 p.
10. HELCOM, 2018: HELCOM Thematic assessment of eutrophication 2011–2016. *Baltic Sea Environment Proceedings*, **156**, 105 p.
11. Izrael', Yu. A., A. V. Cyban', S. G. Oradovskij, V. T. Paka, S. A. Shchuka, N. N. Golenko, V. M. Kudryavcev, S. P. Barinova, and S. A. Mosharov, 2005: *Issledovanie ekosistemy Baltijskogo morya (Research of the Baltic Sea Ecosystem).* Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 324 p.
12. Khlebovich, V. V., 1974: *Kriticheskaya solenost' biologicheskih processov (Critical salinity of biological processes).* Nauka, Leningr. Otdelenie, 235 p.
13. Kiselev, I. A., 1969: *Plankton morej i kontinental'nyh vodoemov (Plankton of the seas and continental waters).* Leningrad, Nauka, 657 p.
14. Klais, R., M. Lehtiniemi, G. Rubene, A. Semenova, P. Margonski, A. Ikauniece, M. Simm, A. Pollumae, E. Griniene, K. Makinen, and H. Ojaveer, 2016: Spatial and temporal variability of zooplankton in a temperate semi-enclosed sea: implications for monitoring design and long-term studies. *Journal of Plankton Research*, **38** (3), 652–661, https://doi.org/10.1093/plankt/fbw022.
15. Kotov A. A., D. P. Karabanov, and K. Van Damme, 2022: Non-indigenous Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): From a few notorious cases to a potential global faunal mixing in aquatic ecosystems. *Water*, **14** (18), 2806, https://doi.org/10.3390/w14182806.
16. Kudryavtseva, E. A., S. V. Aleksandrov, and O. A. Dmitrieva, 2018: Sezonnaya izmenchivost' pervichnoj produkcii i sostava fitoplanktona v beregovoj zone rossijskogo sektora Gdan'skogo bassejna Baltijskogo morya (Seasonal variability of primary production and phytoplankton composition in the coastal zone of the Russian sector of the Gdansk Basin of the Baltic Sea). *Journal of Oceanological Research*, **46** (3), 99–115, https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(3).7.
17. Kudryavtseva, E. A. and S. V. Aleksandrov, 2019: Hydrological and hydrochemical underpinning of primary production and division of the Russian sector in the Gdansk Basin of the Baltic Sea. *Oceanology*, **59** (1), 49–65, https://doi.org/10.1134/S0001437019010077.
18. Litvinchuk, L. F. and I. V. Telesh, 2006: Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader Cercopagis pengoi (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea. *Oceanology*, **48** (S), 243–257.

19. Mohrholz, V., 2018: Major Baltic inflow statistics – Revised. *Frontiers in Marine Science*, **5**, 384, https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00384.
20. Möllmann, C., G. Kornilovs, M. Fetter, and F. W. Köster, 2005: Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **62** (7), 1270–1280, https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.021
21. Plankton, 1984: *Ocherki po biologicheskoy produktivnosti Baltiyskogo morya (Essays on the biological productivity of the Baltic Sea).* **2**, 375 p.
22. Plinski, M., M. I. Żmijewska, M. Sapota, B. Witek, and S. Mudrak, 2003: Predictional model of biocenotic changes in offshore Baltic plankton due to temperature increase. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, **32** (3), 29–41.
23. Polunina, J. J., V. A. Krechik, and V. T. Paka, 2021: Spatial Variability of Zooplankton and Hydrological Indicators of the Waters of the Southern and Central Baltic Sea in Late Summer of 2016. *Oceanology*, **61** (6), 954–963, https://doi.org/10.1134/S0001437021060114.
24. Polunina, Y. Y. and N. V. Rodionova, 2017: Kharakteristika zooplanktonnogo soobshchestva (Zooplanktonic community features). *Sistema Baltiyskogo morya,* 258–291.
25. Schulz, J., M. A. Peck, K. Barz, and H.-J. Hirche, 2012: Spatial and temporal habitat partitioning by zooplankton in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). *Progress in Oceanography*, **107**, 3–30, https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.07.002.
26. Snoeijs-Leijonmalm, P., H. Schubert, and T. Radziejewska, 2017: *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Springer, 683 p., https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2.
27. Telesh, I., S. Skarlato, S. Kube, H. Rohde, and H. Schubert, 2015: *Zooplankton of the Baltic Sea: Introduction to the distant learning module.* Saint Petersburg, Rostock, 124 p.
28. Ulyanova, M. O., V. V. Sivkov, and L. D. Bashirova, 2022: Okeanologicheskie issledovaniya Baltijskogo morya v 51-m rejse PS "Akademik Sergej Vavilov" (iyun'–iyul' 2021 g.) (Oceanological research of the Baltic Sea in the 51 cruise of the P/V Akademik Sergey Vavilov (June–July 2021). *Oceanology*, **62** (4), 667–669, https://doi.org/10.31857/S003015742204013X.
29. Viitasalo, M., and E. Bonsdorff, 2022: Global climate change and the Baltic Sea ecosystem: direct and indirect effects on species, communities and ecosystem functioning. *Earth Syst. Dynam*, **13**, 711–747, https://doi.org/10.5194/esd-13-711-2022.
30. Wasmund, N., A. Andrushaitis, E. Lysiak-Pastuszak, G. Nausch, T. Neumann, H. Ojaveer, Olenina, L. Postel, and Z. Witek, 2001: Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **53**, 849–864, https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828.

Submitted 05.05.2023, accepted 26.06.2023.
For citation: Aleksandrov, S. V. and A. S. Semenova, 2023: Water eutrophication and zooplankton distribution in the Baltic Sea under abnormal warming conditions in the summer of 2021. *Journal of Oceanological Research*, **51** (2), 70–92, https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(2).1.