

## ОСОБЕННОСТИ ПОДЛЕДНОГО РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНЫХ ОЗЕРАХ

© 2024 г. А. Н. Шаров<sup>a,\*</sup>, Н. А. Березина<sup>b</sup>, А. А. Максимов<sup>b</sup>, О. Б. Максимова<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

<sup>b</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океано-  
графии, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: sharov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 16.06.2023 г.

Принята к публикации 20.06.2023 г.

Рассмотрена структура фитопланктона в подледный период в северных олиготрофных озерах (оз. Кривое и оз. Круглое) и оценен его уровень развития при сходе льда. В зимний период (2019–2021 гг.) в фитопланктоне отмечены цианобактерии, диатомовые и криптофитовые водоросли. Весеннее увеличение фитопланктона в оз. Кривое было за счет развития динофитовых *Peridinium aciculiferum*, в оз. Круглое — диатомовых *Aulacoseira subarctica*. Биомасса варьировала от 0.003 до 0.083 мг/л зимой и до 0.65 мг/л весной. Весенний пик (апрель–май) фитопланктона связан с развитием динофитовых водорослей и превышает летние значения. Средняя концентрация Хл *a* в планктоне достигала 0.3–0.4 мкг/л. В криофлоре присутствовали вмерзшие в лед водоросли в неактивном состоянии (0.003–0.04 мг/л). Массовое развитие фитопланктона подо льдом вносит важный вклад в продуктивность северных озер.

**Ключевые слова:** ледовая альгофлора, фитопланктон, криофлора, доминанты, биомасса, хлорофилл

**DOI:** DOI: 10.31857/S0320965224010085 **EDN:** zafcpw

### ВВЕДЕНИЕ

В последние два десятилетия во многих исследованиях все больше внимания уделялось изменению климата, особенно потеплению, как основной движущей силе повышения доступности питательных веществ для продуцентов и увеличения продуктивности водоемов (Paerl, Huisman, 2009; Hamilton et al., 2016). Олиготрофные и мезотрофные озера, которые преобладают в северных регионах России, в том числе субарктическом, наиболее уязвимы к действию этого фактора. Потепление климата в этом регионе привело к уменьшению периода зимнего ледостава на озерах и увеличению продолжительности “биологического лета”, т.е. наиболее продуктивного периода для развития фитопланктона и биоты (Sharov et al., 2014; Maximov, 2021). Вместе с этим увеличился и приток в озера питательных веществ в составе гумусовых соединений из водосбора (Kalinkina et al., 2020). Понижение освещенности и увеличение количества питательных веществ, связанных с растворенной органикой,

например, азота, фосфора и железа, — типичные черты озер при гумификации (Senar et al., 2021).

Потепление климата и гумификация в северных регионах могут способствовать структурной перестройке сообществ фитопланктона и преобладанию специфических групп, в том числе, видов с миксотрофным типом питания и цианобактерий. Так, в последние годы в фитопланктоне озер Кольского полуострова и северной Карелии отмечено увеличение доли цианобактерий (Sharov, Denisov, 2021; Никулина, 2016).

Сезонная сукцессия фитопланктона северных озер подробно изучена (Duthie, Hart, 1987; Forsström et al., 2005; Никулина, 2016). Как правило, для нее характерны два пика его развития — в начале температурной стратификации и во время осеннего перемешивания. При этом считается, что зимой, в условиях низких температур и дефицита света, продуктивность фитопланктона близка к нулю (Österler, 2017). Это устоявшееся мнение стало причиной того, что среди огромного числа работ, посвященных сезонной динамике развития фитопланктона в замерзающих озерах, лишь немногие включали зимние наблюдения (Petrova,

**Сокращения** п/; Хл *a* — хлорофилл *a*.

1987; Suarez et al., 2019). Вместе с тем, зимний фитопланктон может быть богат видами. Так, в пробах подледной воды и льда из малых водоемов Карелии определено 97 видов и разновидностей диатомовых водорослей (Генкал, Комулайнен, 2020). Одна из особенностей функционирования фитопланктона северных озер — быстрое нарастание биомассы в период таяния льда (Suarez et al., 2019), поэтому изучение показателей фитопланктона подо льдом и при сходе льда приобретает особую актуальность.

Цель работы — определение структуры и уровня развития фитопланктона подо льдом и в период весенней вспышки при вскрытии северных олиготрофных озер.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2019–2021 гг. на двух модельных озерах Кривое и Круглое, расположенных субарктическом регионе за пределами густонаселенных и промышленных районов. Они служат хорошими моделями для изучения сукцессии ненарушенных сообществ планктона. Изучение экосистемы этих озер начато в 1968–1969 гг. в рамках Международной Биологической

Программы (Winberg et al., 1973). Впоследствии с 2002 г. на озерах организован мониторинг, который проводят ежегодно по настоящее время. До 2019 г. эти озера исследовали в основном в летне-осенний период, спустя несколько недель после схода льда и завершали за несколько недель до его установления.

**Изученные озера.** Малые озера: глубокое Кривое ( $66.3435^\circ$  с.ш.,  $33.6375^\circ$  в.д.) и мелкое Круглое ( $66.3429^\circ$  с.ш.,  $33.6119^\circ$  в.д.) расположены в северной Карелии (Россия) вблизи побережья Кандалакшского залива Белого моря в 30 км к югу от Полярного круга (рис. 1). Глубокое оз. Кривое находится на высоте  $\sim 7$  м над уровнем моря. В юго-западной части оно через эфемерный ручей соединяется с мелководным оз. Круглое (рис. 1). Оба озера олиготрофные, но мелководное оз. Круглое имеет признаки дистрофии и характеризуется гумифицированной водой (Терентьев, Березина, 2022).

**Отбор и анализ проб.** Основное внимание исследований было сосредоточено на периоде с октября по июнь. Для анализа фитопланктона и фитопигментов пробы воды отбирали двухлитровым батометром Руттнера на трех станциях (рис. 1) интегрально (из каждого метра по вертикали)

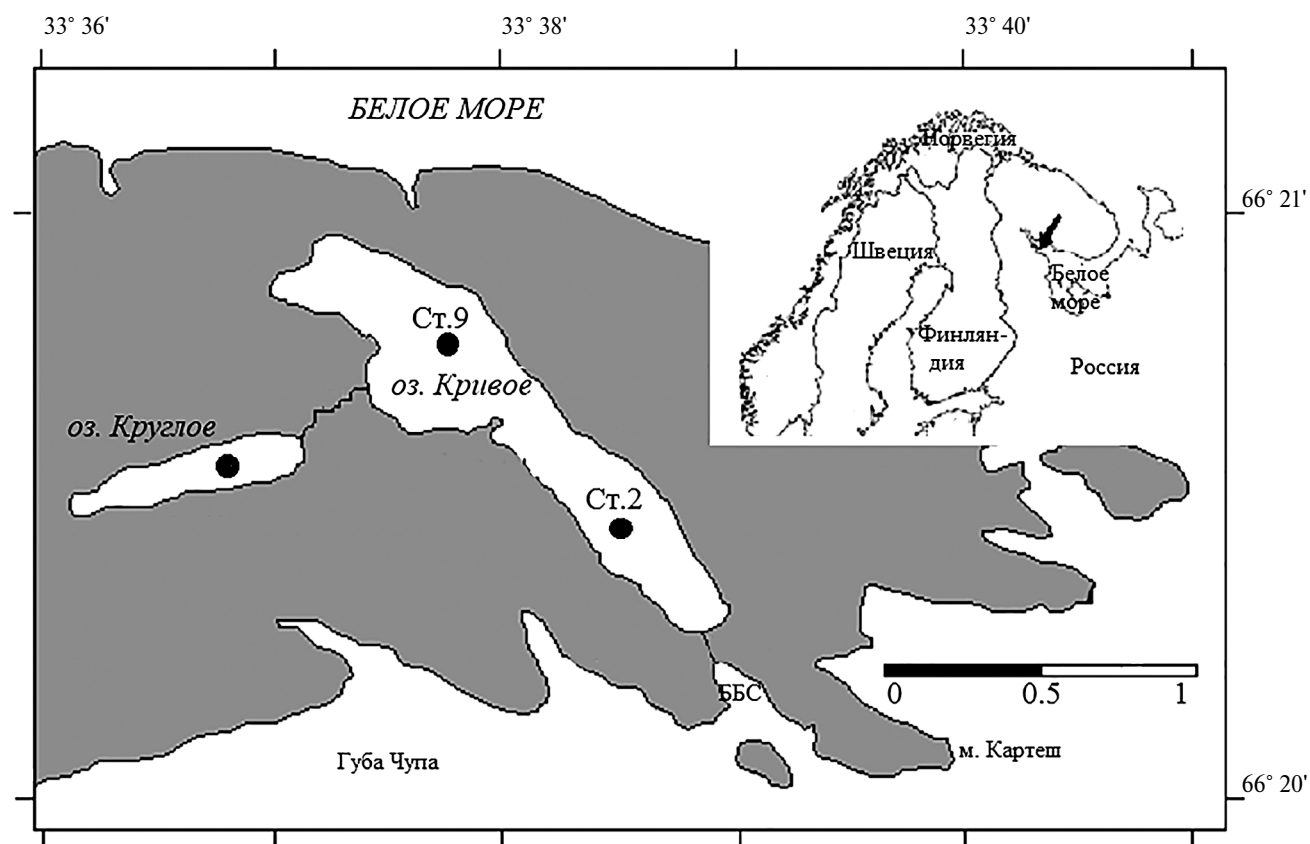


Рис. 1. Карта-схема расположения озер и станций отбора проб.

из слоя 0–5 м в оз. Кривое и 0–3 м — в оз. Круглое. Интегральную пробу воды помещали в ведро, перемешивали; затем из этого объема отбирали 0.5 л для анализа состава фитопланктона и 1–3 л для определения состава фитопигментов. Пробу фитопланктона консервировали несколькими каплями раствора Люголя с добавлением формалина, ледяной уксусной и хромовой кислот, затем отстаивали в течение 10 сут и концентрировали сифоном до объема 10 мл.

Для содержания Хл *a* и других фитопигментов пробы фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 1 мкм. Фитопигменты измеряли спектрофотометрически по стандартной методике (UNESCO, 1966).

Для изучения криофлоры выпиливали блоки льда размером 20×20 см и отделяли нижний (кристаллический) и верхний (белый) слои с таким расчетом, чтобы объем пробы достигал ~2 л. Нижний слой был толщиной 30–40 см, а верхний — 50–60 см. После таяния льда при температуре 10°C пробы фиксировали и обрабатывали, как и планктонные.

Определение видов и подсчет клеток проводили в камере Нажотта объемом 0.02 мл под увеличением 4×20 и ×600 оптического микроскопа Биоптик В-200 (Биомед, Санкт-Петербург, Россия). Биомассу рассчитывали по объему клеток, принимая, что 10<sup>9</sup> мкм<sup>3</sup> соответствует 1 мг влажной биомассы фитопланктона (Hillebrand et al., 1999). Доминантами считали виды, которые достигали 5% общей численности и 10% общей биомассы (Okhapkin et al., 2022).

Температуру воды и освещенность измеряли каждые 2 ч с помощью регистраторов температуры/освещенности НОВО Pendant (Onset Computer Corporation, США), установленных на глубине 0.5 м от поверхности воды или нижней границы льда. При переводе единиц освещенности принимали, что 1 люкс соответствует 1.464·10<sup>-3</sup> ватт/м<sup>2</sup>.

Рассчитывали среднее значение и стандартное отклонение. Для выявления взаимосвязей между переменными применяли ранговую корреляцию Спирмена. Значимые различия между двумя группами переменных принимали при *p* < 0.05. Использовали статистическую программу STATISTICA 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 приведены основные физико-химические характеристики озер. Безледный период на оз. Кривое длится с середины мая—начала июня до ноября, в остальное время оно покрыто льдом толщиной до 0.8 м. Лед на оз. Круглое образуется в конце октября, на 10–20 сут раньше, чем на оз. Кривое. Температура воды в зимний период опускалась до 0.8°C в оз. Круглое и до 0.3°C в оз. Кривое. Осеннее охлаждение происходит медленнее в оз. Кривое, чем в оз. Круглое. В последнем минимальные температуры воды отмечали уже в ноябре. Весенний прогрев воды оз. Круглое начинается в начале апреля, на ~ 10–20 суток раньше, чем в оз. Кривое. Гомотермия (4–5°C) бывает весной после схода льда (начало июня) и в сентябре–октябре.

**Таблица 1.** Основные физико-химические параметры исследованных озер

| Показатель                        | оз. Кривое | оз. Круглое |
|-----------------------------------|------------|-------------|
| Площадь, км <sup>2</sup>          | 0.5        | 0.1         |
| Средняя (максимальная) глубина, м | 12 (32)    | 2 (4)       |
| Прозрачность воды, м              | 4–8        | 0.9–1.8     |
| Цветность воды, Pt-Co             | 25–30      | 150–160     |
| Минерализация, мг/л               | 72–88      | 27–50       |
| Ca <sup>2+</sup>                  | 5.8–7.4    | 2.4–3.9     |
| HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>     | 28.6–31.2  | 11.6–25.5   |
| O <sub>2</sub> поверхность        | 8.6–12.1   | 7.8–11.2    |
| O <sub>2</sub> дно, мг/л          | 0–12.0     | 0–14.2      |
| pH                                | 6.6–7.7    | 5.9–6.7     |
| Гуминовые кислоты, мг/л*          | 0.028      | 0.15–0.21   |
| C <sub>общ</sub> , мг/л*          | 6.4        | 22.6        |
| N <sub>общ</sub> , мкг/л*         | 1860–4110  | 1620–4430   |
| P <sub>общ</sub> , мкг/л*         | 14–74      | 18–162      |
| Fe, мкг/л*                        | 4–280      | 76–500      |

\* По: (De Hoyos, 1998).

Освещенность на глубине 1 м в зимний период в обоих озерах была близка к нулю. Низкие значения, когда свет лимитирует развитие фитопланктона (<1.6 ватт/м²), зарегистрированы с середины октября до начала апреля. Максимальное количество света подо льдом в оз. Кривое достигало 8 ватт/м², в оз. Круглое — 4 ватт/м². Зимой в придонных слоях воды присутствовала гипоксия.

В подледном фитопланктоне обоих озер в зимний период доминировали цианобактерии (10–25%), диатомовые (10–15%) и криптофитовые (10–40%) водоросли (табл. 2). Биомасса варьировала от 0.003 до 0.083 мг/л зимой и возрастала весной до 0.65 мг/л.

Весной биомасса фитопланктона в оз. Кривое увеличивалась за счет развития динофитовых *Peridinium aciculiferum* Lemmerm. (рис. 2, рис. 3), в оз. Круглое — диатомовых *Aulacoseira subarctica* (O.Müll.) E.Y.Haw., рост которых начинался непосредственно перед сходом льда. В оз. Кривое подо льдом (30 марта 2020 г.) в массе отмечены цианобактерии *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli и *Phormidium irriguum* (Kütz. ex Gomont) Anagn. & Komárek. Колонии этих цианобактерий формировали крупные (до 7 мм) комочки светлого-коричневого цвета.

Зимой (декабрь–февраль) средняя концентрация хлорофилла (Хл) *a* в фитопланктоне оз. Кривое была 0.43 мкг/л (табл. 2). Доля вспомогательных пигментов сравнительно невысока, достигая 30% для Хл *b* и 68% — Хл *c* относительно Хл *a*. Соотношение каротиноидов и Хл *a* было 1.45. Содержание Хл *a* в подледной воде было наибольшим

в начале апреля (2.74 мкг/л). После схода льда Хл *a* многократно возрос — с 0.29 до 4.10 мкг/л.

В оз. Круглое в зимне-весенний период концентрация Хл *a* в среднем составляла 0.3 мкг/л. Содержание вспомогательных пигментов относительно Хл *a* было высоким: 100% для Хл *b* и 287% для Хл *c*, при этом соотношение каротиноидов и Хл *a* достигало 4.06.

Состав водорослей льда сходен с их составом в подледной воде. Биомасса криофлоры оз. Кривое на порядок выше в нижнем слое льда (0.04 мг/л), по сравнению с верхним (0.003 мг/л). В оз. Круглое биомасса криофлоры была 0.01 мг/л в нижнем слое льда, и в 10 раз меньше в верхнем слое. Цианобактерии *Phormidium* sp. и зеленые водоросли *Botryococcus braunii* доминировали в обоих озерах, в оз. Круглое к ним присоединились диатомовые *Asterionella formosa* и жгутиковые *Katablepharis ovalis*.

Содержание Хл *a* в нижнем слое льда было в два раза выше, чем верхнем слое 0.05–0.67 мкг/л и 0.01–0.26 мкг/л соответственно. Соотношение содержания каротиноидов и Хл *a* в криофлоре достигало в белом льду 4.0 мкг/л, в кристаллическом — 2.8 мкг/л. Концентрация Хл *a* в нижних слоях льда (~0.3 мкг/л) почти совпадала с его содержанием в озерной воде в декабре в период формирования ледового покрова.

Корреляции общей биомассы фитопланктона и его основных групп с содержанием фитопигментов, уровнем освещенности и температурой воды приведены в табл. 3. Биомасса фитопланктона в оз. Круглое и все фитопигменты положительно связаны с температурой и освещенностью.

**Таблица 2.** Доминирующие виды, средняя биомасса (В, мг/л) и содержание хлорофилла *a* (Хл *a*, мкг/л) фитопланктона озер в различные сезоны исследования 2019–2021 гг.

| оз. Кривое                                                                                                                                         |               |                     | оз. Круглое                                                                                                                                                  |                 |                     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|---------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|---------------------|
| Доминанты                                                                                                                                          | В, мг/л       | Хл <i>a</i> , мкг/л | Доминанты                                                                                                                                                    | В, мг/л         | Хл <i>a</i> , мкг/л |
| Зима (декабрь–февраль)                                                                                                                             |               |                     |                                                                                                                                                              |                 |                     |
| <i>Phormidium</i> , <i>Cryptomonas</i>                                                                                                             | 0.078 ± 0.018 | 0.43 ± 0.05         | <i>Komma caudata</i> , <i>Cryptomonas</i>                                                                                                                    | 0.0015 ± 0.0003 | 0.29 ± 0.03         |
| Весна (март–май)                                                                                                                                   |               |                     |                                                                                                                                                              |                 |                     |
| <i>Peridinium aciculiferum</i> ,<br><i>Gymnodinium</i> , <i>Phormidium</i><br>sp., <i>Komma caudata</i> (Geitler)<br>Hill, <i>Cryptomonas</i> spp. | 0.23 ± 0.074  | 1.18 ± 0.25         | <i>Komma caudata</i> , <i>Katablepharis</i><br><i>ovalis</i> Skuja, <i>Botryococcus</i><br><i>braunii</i> Kützinger, <i>Aulacoseira</i><br><i>subarctica</i> | 0.027 ± 0.026   | 0.55 ± 0.06         |
| Лето (июнь–август)                                                                                                                                 |               |                     |                                                                                                                                                              |                 |                     |
| <i>Asterionella formosa</i> Hassall,<br><i>Peridinium</i> sp., <i>Phormidium</i><br>sp., <i>Cryptomonas</i> spp.,<br><i>Dolichospermum</i> sp.     | 0.156 ± 0.026 | 1.57 ± 0.15         | <i>Dinobryon divergens</i> (O.E.Imhof),<br><i>Botryococcus braunii</i> ,<br><i>Cryptomonas</i> spp., <i>Aulacoseira</i><br><i>subarctica</i>                 | 0.118 ± 0.039   | 2.30 ± 0.36         |
| Осень (сентябрь–ноябрь)                                                                                                                            |               |                     |                                                                                                                                                              |                 |                     |
| <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Phormidium</i><br>sp., <i>Cryptomonas</i> spp.,<br><i>Aulacoseira subarctica</i> ,<br><i>Botryococcus braunii</i>    | 0.099 ± 0.038 | 1.77 ± 0.26         | <i>Cryptomonas</i> spp., <i>Aulacoseira</i><br><i>subarctica</i> , <i>Botryococcus braunii</i> ,<br><i>Dolichospermum</i> sp.                                | 0.051 ± 0.007   | 2.13 ± 0.45         |

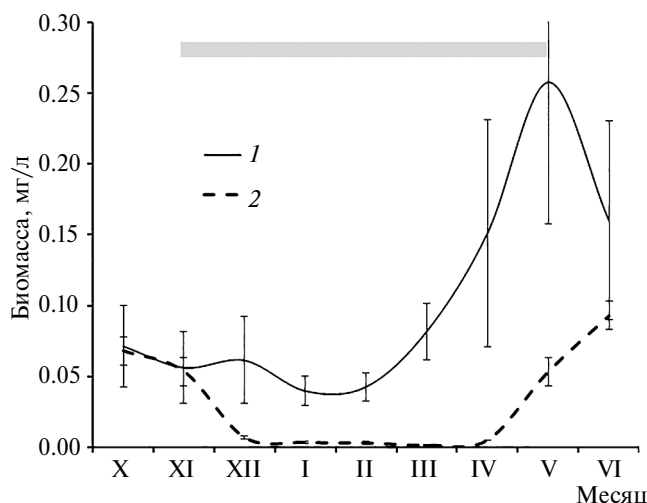


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона с октября по июнь в оз. Кривое (1) и оз. Круглое (2). Серым цветом обозначен период ледостава. Приведены средние данные 2019–2021 гг.

Биомасса отдельных групп в этом озере не коррелировала с какими-либо показателями. В оз. Кривое биомассы криптофитовых водорослей обратно пропорционально связаны с освещенностью и биомассой цианобактерий и диатомовых ( $R = -0.59$ ). При этом биомассы цианобактерий обратно пропорциональны температуре, освещенности и содержанию Хл *a* и каротиноидов. Биомассы золотистых положительно связаны с температурой и Хл *b* (табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование выявило, что весенний фитопланктон сформирован в основном несколькими видами жгутиковых форм криптофитовых, золотистых и динофитовых водорослей. По своей величине эти биомассы превышают летние величины (табл. 2). Сходный состав и весенний (после таяния льда) максимум фитопланктона отмечали и в прежние годы (Никулина, 2016), однако из-за недоучета фитопланктона в апреле–начале мая (подо льдом) сделан ошибочный вывод, что весенний максимум развития водорослей планктона (0.14–0.29 мг/л (Никулина, 2016)), как правило, ниже летнего. Полученные новые данные по подледному весеннему периоду в оз. Кривое выявили в несколько раз более высокие величины (0.65 мг/л) биомасс фитопланктона, что позволяет считать весенний подледный период важнейшим в формировании общей продуктивности озера, именно в это время наблюдается максимальное развитие водорослей (рис. 2).

Цианобактерии *Phormidium* sp. и зеленые водоросли *Botryococcus braunii* на этапе зимней сукцес-

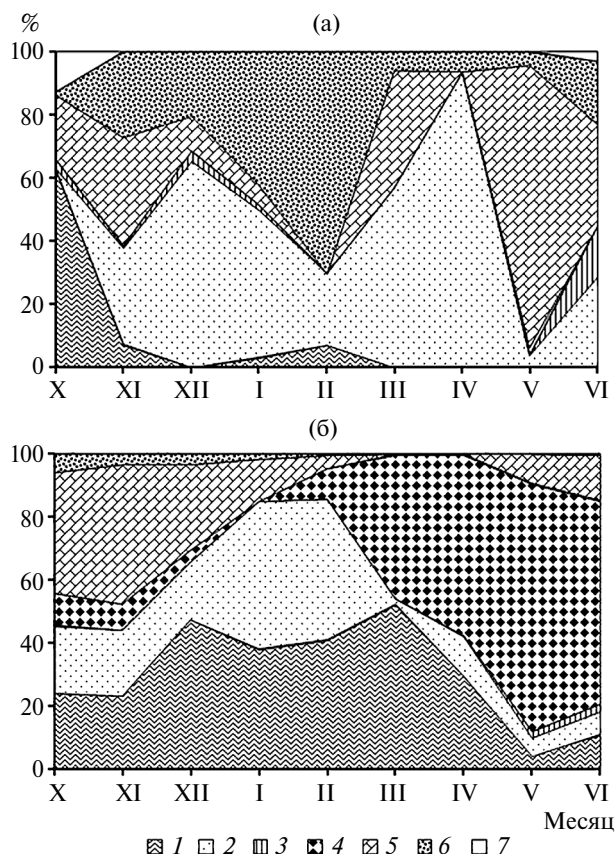


Рис. 3. Структура биомассы фитопланктона оз. Кривое (а) и оз. Круглое (б). 1 – Cyanobacteria, 2 – Cryptophyta, 3 – Chrysophyta, 4 – Dynophyta, 5 – Bacillariophyta, 6 – Chlorophyta, 7 – Charophyta.

сии определяют структуру планктона в обоих озерах. Ранней весной на смену зимним доминантам приходили динофитовые *Peridinium aciculiferum* в оз. Кривое и диатомовые *Aulacoseira subarctica* в оз. Круглое. Диатомовые водоросли *A. baicalensis* (дать автора вида), *A. islandica* (дать автора вида), *Stephanodiscus meyeri* (дать автора вида) и *Synedra* sp. могут вносить важный вклад в биомассу весеннего фитопланктона во многих олиготрофных водоемах, например, в оз. Байкал, Ладожское, Онежское и других (Petrova, 1987; Popovskaya et al., 2015; Sharov, Denisov, 2021). Однако, в оз. Кривое диатомовые были слабо развиты ( $\leq 10\%$  по биомассе). Бедность разнообразия диатомовых и их низкие биомассы — характерная черта изученных озер, они обратно пропорционально связаны с количеством динофитовых.

В конце весны–начале лета (июнь) в обилии развивались золотистые водоросли (*Dinobryon* и *Uroglena*). Гидрологические условия изученных озер (низкое содержание минеральных солей, pH и олиготрофный статус) благоприятны для роста и размножения золотистых водорослей (De Hoyos

et al., 1998). Биомасса золотистых положительно коррелировала с температурой воды ( $R = 0.56$ ), что подтверждает их важную роль в биомассе фитопланктона по мере роста температуры весной.

Сходная сукцессия и доминирование такого же комплекса видов — характерная черта других субарктических озер (Eloranta et al., 1995). Например, в озерах финской Лапландии основу фитопланктона часто представляли золотистые *Uroglena* sp., *Chrysococcus* spp., *Dinobryon* spp. и диатомовые *Cyclotella* spp. (Forsström et al., 2005).

Считается, что активность подледного фитопланктона в континентальных водоемах невысока из-за низкой освещенности (Österler, 2017). Освещенность лимитирует фитопланктон при температуре воды  $5^\circ\text{C}$  и  $<0.9\text{--}0.2$  моль фотонов/( $\text{м}^2 \cdot \text{сут}$ ) (Reynolds, 2006) или  $7.0\text{--}1.6$  Вт/ $\text{м}^2$  соответственно. Доминирование цианобактерий в темное вре-

мя (зимой) связано с их способностью адаптироваться к низкой освещенности. Это происходит благодаря наличию особых пигментов — фикобилипротеинов (Oliver, Ganf, 2000). Кристофитовые и динофитовые водоросли, которые также доминировали в подледном фитопланктоне, получают преимущество перед автотрофами при низкой освещенности в силу способности к миксотрофии.

Освещенность в подледный период была низкой в изученных озерах, что связано с наличием снега на льду. При отсутствии снега свет проникает до глубины  $>30$  м, и стимулирует развитие фитопланктона оз. Байкал (Popovskaya et al., 2015) и водорослевых матов на дне озер Антарктиды (Sharov et al., 2015).

В изученных озерах и в большинстве водоемов Карелии подледный фитопланктон в видовом отношении был богаче сообществ льда (Генкал,

**Таблица 3.** Ранговая корреляция Спирмена

| Показа-<br>тель   | Биомасса основных групп фитопланктона |              |             |           |                 |             |            | Общая<br>биомасса |
|-------------------|---------------------------------------|--------------|-------------|-----------|-----------------|-------------|------------|-------------------|
|                   | Cyanophyta                            | Cryptophyta  | Chrysophyta | Dynophyta | Bacillariophyta | Chlorophyta | Charophyta |                   |
| оз. Круглое       |                                       |              |             |           |                 |             |            |                   |
| Хл <i>a</i>       | 0.51                                  | −0.34        | 0.13        | −0.42     | 0.37            | 0.11        | −0.40      | <b>0.85</b>       |
| Хл <i>b</i>       | 0.29                                  | <b>−0.54</b> | −0.04       | −0.29     | <b>0.63</b>     | −0.17       | −0.13      | <b>0.74</b>       |
| Хл <i>c</i>       | 0.11                                  | −0.41        | −0.05       | −0.02     | <b>0.61</b>     | −0.11       | −0.28      | <b>0.65</b>       |
| кароти-<br>ны     | 0.36                                  | −0.36        | −0.06       | −0.30     | <b>0.53</b>     | −0.08       | −0.42      | <b>0.81</b>       |
| к/а               | −0.46                                 | 0.26         | −0.41       | 0.45      | −0.15           | −0.25       | 0.39       | <b>−0.80</b>      |
| <i>T</i> , °C     | 0.41                                  | −0.37        | 0.38        | −0.47     | 0.35            | −0.05       | −0.08      | <b>0.72</b>       |
| Свет              | 0.24                                  | −0.33        | 0.16        | −0.30     | 0.32            | −0.11       | −0.26      | <b>0.61</b>       |
| оз. Кривое, ст. 1 |                                       |              |             |           |                 |             |            |                   |
| Хл <i>a</i>       | <b>−0.51</b>                          | −0.14        | 0.49        | 0.10      | 0.45            | −0.06       | 0.17       | 0.13              |
| Хл <i>b</i>       | −0.45                                 | −0.08        | <b>0.52</b> | 0.04      | 0.42            | 0.12        | 0.40       | −0.23             |
| Хл <i>c</i>       | −0.28                                 | 0.15         | 0.45        | −0.09     | 0.17            | 0.10        | 0.22       | −0.10             |
| кароти-<br>ны     | <b>−0.60</b>                          | −0.19        | <b>0.50</b> | 0.24      | 0.33            | −0.10       | 0.23       | 0.10              |
| к/а               | 0.24                                  | 0.16         | −0.42       | 0.07      | <b>−0.52</b>    | −0.04       | 0.01       | −0.20             |
| <i>T</i> , °C     | −0.40                                 | −0.41        | <b>0.56</b> | 0.13      | 0.43            | −0.22       | 0.19       | 0.03              |
| Свет              | −0.37                                 | <b>−0.50</b> | 0.33        | 0.26      | 0.18            | −0.31       | 0.03       | 0.12              |
| оз. Кривое, ст. 2 |                                       |              |             |           |                 |             |            |                   |
| Хл <i>a</i>       | <b>−0.93</b>                          | 0.45         | 0.23        | 0.23      | 0.35            | 0.28        | −0.02      | 0.01              |
| Хл <i>b</i>       | −0.59                                 | 0.05         | 0.17        | 0.22      | 0.13            | 0.20        | −0.01      | 0.05              |
| Хл <i>c</i>       | −0.36                                 | 0.10         | 0.15        | −0.15     | 0.27            | 0.41        | 0.12       | −0.05             |
| кароти-<br>ны     | <b>−0.75</b>                          | 0.31         | 0.19        | 0.33      | −0.01           | 0.05        | −0.15      | 0.17              |
| к/а               | <b>0.91</b>                           | −0.49        | −0.21       | −0.33     | −0.36           | −0.23       | 0.19       | −0.15             |
| <i>T</i> , °C     | <b>−0.78</b>                          | 0.30         | 0.50        | 0.40      | 0.07            | −0.02       | −0.15      | 0.18              |
| Свет              | <b>−0.83</b>                          | 0.32         | 0.53        | 0.52      | −0.03           | −0.11       | −0.26      | 0.27              |

Примечание. к/а — пигментный индекс (отношение концентрации каротиноидов к концентрации Хл *a*). Жирным шрифтом отмечены корреляции, значимые при  $p < 0.05$ .

Комулайнен, 2020). Пресноводный лед существует значительно более короткое время, чем морской, а система пор и каналов возникает только весной при его таянии (Salonen et al., 2009), поэтому зимой в плотном льду присутствуют только вмерзшие в него водоросли в неактивном состоянии. Они сохраняют жизнеспособность и возвращаются к активной жизни при таянии льда (Afonina et al., 2017). В отдельных случаях водоросли во льду сохраняют высокую активность (Bondarenko et al., 2012) и их обилие в нижнем слое льда может быть даже выше, чем в подледной воде (Баженова, Коржова, 2014). Обилие ледовых водорослей определяется совокупностью факторов, основные из которых — условия освещенности, зависящие от толщины льда и снежного покрова (Riedel et al., 2008), концентрация биогенных элементов (Smith et al., 1997), морфология нижней поверхности льда (Mundy et al., 2007).

Увеличение доли вспомогательных пигментов в фитопланктоне и концентрации каротиноидов (значения пигментного индекса  $k/a > 1$ ) свидетельствует о структурно-функциональных перестройках в фитопланктоне и снижении его функциональной активности при неблагоприятном воздействии факторов окружающей среды, как естественных, так и техногенных (Минеева, 2004). Фитопланктон в указанный период исследования имел низкую фотосинтетическую активность. Наиболее высокое отношение концентрации каротиноидов к концентрации Хл  $a$  (1.7–19.4) отмечено во льду, особенно в его верхних слоях, что свидетельствует об отсутствии фотосинтетической активности водорослей.

Освещенность, температура и уровень содержания фитопигментов определяют продуктивность системы, но в изученный период они не лимитируют динамику тех или иных групп водорослей в этих озерах, кроме цианобактерий. Цианобактерии обратно пропорционально связаны с температурой и освещенностью. По-видимому, они более адаптированы к условиям истощения пищевых ресурсов (поскольку способны фиксировать азот) и в осенний, и в зимний период (пример — оз. Кривое) и получают преимущество в это время.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о несущественном различии в составе зимних доминирующих видов и динамике биомассы фитопланктона между светлым глубоководным и гумифицированным мелководным озером. В гумифицированном оз. Круглое подледное развитие фитопланктона было слабее, чем в оз. Кривое. В обоих озерах динамика фитопланктона характеризуется ранневесенним пиком, который может превышать летний пик и вносить вклад в форми-

рование общей продуктивности северных озер. Этот период должен учитываться при изучении сукцессии планктона озер. В оз. Кривое с неокрашенной гумусом водой количественное развитие фитопланктона в конце подледного периода было сравнимо или выше, чем в период открытой воды.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 19-04-01000 и при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственных заданий № 122031100274-7 и 124032100076-2.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П., Коржова Л.В. 2014. Кривофитон озера Калач (Омская область) // Сиб. экол. журн. Т. 21. № 1. С. 61.
- Генкал С.И., Комулайнен С.Ф. 2020. Диатомовые водоросли льда и подледной воды некоторых озер Карелии // Ботан. журн. Т. 105. № 2. С. 159. <https://doi.org/10.31857/S0006813621050033>
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Никулина В.Н. 2016. Многолетние изменения фитопланктона в водоеме, не подверженном антропогенному воздействию (озеро Кривое, Северная Карелия) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 320. № 3. С. 336.
- Afonina E.Yu., Tashlikova N.A., Tsybekmitova G.Ts., Obyazov V.A. 2017. Algae and invertebrates in freshwater ice (Zabaikalsky krai) // Kriosfera Zemli. V. 21(5). P. 60. [https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5\(60-68\)](https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5(60-68))
- Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P. et al. 2012. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal // J. Microbiol. V. 50. P. 8. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-1251-1>
- De Hoyos C., Aldasoro J.J., Toro M., Comín F.A. 1998. Specific composition and ecology of chrysophyte flagellates in Lake Sanabria (NW Spain) // Phytoplankton and Trophic Gradients. Developments in Hydrobiology. V. 129. Dordrecht: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9\\_25](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9_25)
- Duthie H., Hart C.J. 1987. The phytoplankton of the subarctic Canadian Great Lakes // Archiv für Hydrobiologie. Beiheft Ergebnisseder Limnologie. V. 25. № 1. P. 9.
- Eloranta P., Sandgren C.D., Smol J.P., Kristiansen J. 1995. Biogeography of chrysophytes in Finnish lakes. Chrysophyte algae. Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 214.
- Forsström L., Sorvari S., Korhola A. et al. 2005. Seasonality of phytoplankton in subarctic Lake Saanaajärvi in NW Finnish Lapland // Polar Biol. V. 28. P. 846. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0008-2>

- Hamilton, D.P., Salmaso, N., Paerl, H.W. 2016. Mitigating harmful cyanobacterial blooms: strategies for control of nitrogen and phosphorus loads // *Aquat. Ecol.* V. 50. P. 351–366.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-016-9594-z>
- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycology.* V. 35. P. 403.  
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Ryzhakov A.V. 2020. Brownification and its consequences for the ecosystems of Lake Onego and Vygozerskoe reservoir under influence of climatic and anthropogenic factors // *Limnology and Freshwater Biol.* № 4. P. 667.  
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-667>
- Maximov A.A. 2021. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // *Ecology and Evolution.* № 11. P. 15905.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Mundy C.J., Barber D.G., Michel C. et al. 2007. Linking ice structure and microscale variability of algal biomass in Arctic first-year sea ice using an in situ photographic technique // *Polar Biol.* V. 30. P. 1099.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-007-0267-1>
- Okhapkin, A., Sharagina, E., Kulizin, P., Startseva, N., Vodeneeva, E., 2022. Phytoplankton community structure in highly-mineralized small gypsum karst lake (Russia). *Microorganisms* № 10, P. 386.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10020386>
- Oliver R., Ganf G. 2000. *Freshwater Blooms // The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space.* The Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 149.
- Österler B. 2017. Winter Phytoplankton Composition Occurring in a Temporarily Ice-Covered Lake: a Case Study // *P. J. Environ. Stud.* V. 26. № 6. P. 2677.  
<https://doi.org/10.15244/pjoes/74015>
- Paerl H.W., Huisman J. 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environmental Microbiology Reports.* № 1. P. 27.  
<https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>
- Petrova N. 1987. The phytoplankton of Ladoga and Onega lakes and its recent successional changes // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* V. 25. P. 11.
- Popovskaya G.I., Usol'tseva M.V., Domysheva V.M. et al. 2015. The spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal during 2007–2011 // *Geography and Natural Resources.* V. 36. № 3. P. 253.
- Reynolds C.S. 2006. *The ecology of phytoplankton.* Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Riedel A., Michel C., Gosselin M., LeBlanc B. 2008. Winter-spring dynamics in sea-ice carbon cycling in the coastal Arctic Ocean // *J. Mar. Syst.* V. 74. P. 918.  
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.01.003>
- Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M., Gulati R.D. 2009. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes // *Aquat. Ecol.* V. 43. P. 609.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z>
- Senar O.E., Creed I.F., Trick C.G. 2021. Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes // *Aquat. Sci.* V. 83. № 21.  
<https://doi.org/10.1007/s00027-021-00780-0>
- Sharov A., Denisov D. 2021. *Algae of Lakes in the European North of Russia // Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia).* New York: Nova Science Publ. P. 153.
- Sharov A.N., Berezina N.A., Nazarova L.E. et al. 2014. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // *Oceanologia.* V. 56. № 2. P. 291.
- Sharov A.N., Berezina N.A., Tolstikov A.V. 2015. Life under ice in the perennial ice-covered Lake Glubokoe in Summer (East Antarctica) // *Lakes and Reservoirs: Research and Management.* V. 20. P. 120.
- Smith R.E.H., Gosselin M., Taguchi S. 1997. The influence of major inorganic nutrients on the growth and physiology of high arctic ice algae // *J. Mar. Systems.* V. 11(2). P. 63.  
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00028-0](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00028-0)
- Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N. et al. 2019. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in the large Lake Onego (Russia) // *Inland Waters.* V. 9. № 2. P. 193.  
<https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1559582>
- Terentjev P.M., Berezina N.A. 2022. Ecological and Morphological Characteristics and Feeding of Perch (*Perca fluviatilis*) in the Autumn–Winter Period in Dystrophic and Oligotrophic Lakes of Northern Karelia (Russia) // *Inland Water Biol.* V. 15(6). P. 915–928.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082922060177>
- UNESCO. 1966. Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR — UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments (pP. 9–18). Paris: UNESCO.
- Winberg G.G., Alimov A.F., Boullion V.V. et al. 1973. Biological productivity of two subarctic lakes // *Freshwater Biol.* V. 3(2). P. 177.



## Features of the under Ice Development of Phytoplankton in Northern Lakes

A. N. Sharov<sup>1\*</sup>, N. A. Berezina<sup>2</sup>, A. A. Maximov<sup>2</sup>, O. B. Maximova<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>3</sup>*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saint Petersburg branch, Saint Petersburg, Russia*

\*e-mail: sharov@ibiw.ru

The structure of phytoplankton during the under ice period in northern oligotrophic lakes (Lake Krivoe and Lake Krugloe) is considered and its level of development during ice melt is assessed. In winter (2019–2021), cyanobacteria, diatoms and cryptophyte algae were noted in phytoplankton. The phytoplankton spring increase in Lake Krivoe was due to the development of the dinophyte *Peridinium aciculiferum*, and in Lake Krugloe - the diatom *Aulacoseira subarctica*. Biomass varied from 0.003 to 0.083 mg/L in winter and up to 0.65 mg/L in spring. The spring peak (April–May) of phytoplankton is associated with the development of dinophyte algae and exceeds summer values. The average Chl a concentration in plankton reached 0.3–0.4 µg/L. The cryoflora contained algae frozen into the ice in an inactive state (0.003–0.04 mg/L). The development of phytoplankton under the ice makes an important contribution to the productivity of northern lakes.

**Keywords:** ice algal flora, phytoplankton, cryoflora, dominants, biomass, chlorophyll