



УДК 574.58(285.2)“324”

Гидробиологическая характеристика малых озер северной Карелии в период ледостава

А.А. Максимов^{1*}, Н.А. Березина¹, Л.Ф. Литвинчук¹, А.Н. Шаров², О.Б. Максимова³,
В.В. Смирнов¹ и Н.В. Усов¹

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: Alexey.Maksimov@zin.ru* (alexeymaksimov@mail.ru)

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, п. Борок 109, 152742 Некоузский район, Ярославская обл., Россия; e-mail: sharov_ap@mail.ru

³ Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, наб. Макарова 26, 199053 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: olgataximova@mail.ru

Представлена 4 апреля 2023; после доработки 26 июня 2023; принята 11 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

Жизнь озер в зимний период до сих пор исследована недостаточно. Цель данной статьи – сравнительный анализ количественного развития планктонных и донных сообществ и абиотических условий их существования в подледный период в двух малых (<1 км²) северных озерах, сильно различающихся по морфометрии и степени гумификации воды. Выявлено существенное различие в сезонной динамике планктонных сообществ в исследованных озерах. В более глубоководном озере с неокрашенной гумусом водой количественное развитие фитопланктона в конце подледного периода было почти столь же значительно, как в период открытой воды. Необходимо отметить быстроту изменений подледного фитопланктона ранней весной: в апреле 2020 г. содержание в воде хлорофилла *a* за неделю изменилось более чем в шесть раз. В мелководном сильно гумифицированном озере массового развития фитопланктона подо льдом не наблюдалось. Для зоопланктона исследованных озер была характерна противоположная тенденция. В глубоководном озере зимний зоопланктон заметно уступал летнему по уровню количественного развития, в мелководном на протяжении всего периода исследований отмечалась высокая биомасса (~1 г/м³) зоопланктона. Макрозообентос озер в зимнее время, в целом, сохранял столь же высокий уровень количественного развития, как и в период открытой воды. Сезонные различия имели локальный характер и были вызваны перераспределением донных животных вследствие изменения кислородного и, возможно, температурного режима придонных вод. В частности, из-за гипоксийно-аноксийных условий в конце ледового периода донные животные мигрировали из профундальной зоны глубоководного озера. После схода льда и насыщения придонных вод кислородом сообщество профундали быстро восстанавливалось. Таким образом, количественное развитие биологических сообществ в зимний период может сильно различаться даже в близкорасположенных озерах, в частности, зависит от степени гумификации водоема. Учитывая высокую динамичность фитопланктона ранней весной, оценка роли подледного периода в жизни озер, по-видимому, требует многолетних исследований, включающих проведение детальных наблюдений в конце ледового периода.

Ключевые слова: зоопланктон, макрозообентос, подледный период, субарктические озера, фитопланктон, хлорофилл *a*

* Автор-корреспондент / Corresponding author

Hydrobiological characteristic of small lakes in northern Karelia during the ice-covered period

A.A. Maximov^{1*}, N.A. Berezina¹, L.F. Litvinchuk¹, A.N. Sharov², O.B. Maximova³, V.V. Smirnov¹ and N.V. Usov¹

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Alexey.Maximov@zin.ru* (alexeymaximov@mail.ru)

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 109, 152742 Necouz Region, Yaroslavl Oblast, Russia; e-mail: sharov_an@mail.ru

³ Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Makarova Emb. 26, 199053 Saint Petersburg, Russia; e-mail: olgamaximova@mail.ru

Submitted April 4, 2023; revised June 26, 2023; accepted July 11, 2023.

ABSTRACT

The life of lakes in winter is still insufficiently studied. The purpose of this article is a comparative analysis of the quantitative development of planktonic and benthic communities and the abiotic conditions of their existence during the ice-covered period in two small (<1 km²) northern lakes that differ greatly in morphometry and the degree of water humification. A significant difference was revealed in the seasonal dynamics of plankton communities in the studied lakes. In a deeper lake with water uncolored by humus, the quantitative development of phytoplankton at the end of the ice-covered period was almost as significant as during the open-water period. It is necessary to note the rapidity of changes in under-ice phytoplankton in early spring: in April 2020, the content of chlorophyll *a* in water changed more than six times during a week. There was no mass development of phytoplankton under the ice in a shallow highly humified lake. The zooplankton of the studied lakes was characterized by the opposite trend. In the deep-water lake, the winter zooplankton was noticeably inferior to the summer one in terms of the level of quantitative development; in the shallow lake, a high biomass (~1 g/m³) of zooplankton was noted throughout the entire study period. The macrozoobenthos of lakes in winter, on the whole, retained the same high level of quantitative development as in the open-water period. Seasonal differences were local and were caused by the redistribution of bottom animals due to changes in the oxygen and, possibly, temperature regime of bottom waters. In particular, due to hypoxic-anoxic conditions at the end of the ice-covered period, benthic animals migrated from the profundal zone of the deep-water lake. After the ice melted and the near-bottom waters were saturated with oxygen, the profundal community quickly recovered. Thus, the quantitative development of biological communities in winter can vary greatly even in closely located lakes, in particular, it depends on the degree of humification of the water body. Given the high dynamism of phytoplankton in early spring, the assessment of the role of the under-ice period in the life of lakes, apparently, requires long-term research, including detailed observations at the end of ice-covered period.

Key words: zooplankton, macrozoobenthos, ice-covered period, subarctic lakes, phytoplankton, chlorophyll *a*

ВВЕДЕНИЕ

Зима в зонах умеренного и арктического климата является наиболее критическим периодом для многих природных процессов (Straille and Stenseth 2007). На этот сезон приходится большая часть межгодовых изменений температуры воздуха. Изменения температуры в зимний период имеют большее экологическое значение, чем летом, поскольку зимние холода непосредственно влияют на выживание многих

видов. Кроме того, даже относительно небольшие изменения зимней температуры могут привести к изменению фазы атмосферных осадков и поверхностных вод. Значение зимних условий для жизни наземных растений и животных давно уже получило заслуженное признание и стало предметом многих классических исследований. Между тем в лимнологии долгое время эта тема не получала должного внимания, что в 1960-е гг. послужило поводом для шуточного определения лимнолога как специалиста, изу-

чающего озера в летнее время года (Vallentyne 1969). В последующие десятилетия наблюдался заметный рост интереса исследователей к зимнему периоду, что связано во многом с проблемой потепления климата (Salonen et al. 2009; Jansen et al. 2021). Недостаточность наших знаний о процессах, происходящих в озерах в зимнее время, ограничивает надежность прогнозов влияния потепления и сокращения ледового периода на функционирование озерных экосистем.

Тем не менее жизнь озер в зимний период до сих пор изучена недостаточно. Только 2–4% статей в рецензируемых лимнологических журналах в период с 1964 по 2015 гг. были посвящены исследованиям в подледный период (Hampton et al. 2015). Ситуация удивительна, учитывая, что значительная часть озер сосредоточена в районах с холодным климатом: примерно половина озер мира (около 50 млн) замерзает (Hampton et al. 2017). Причем имеются основания полагать, что, несмотря на наблюдаемое потепление климата и сокращение длительности ледового периода, число таких озер в мире будет увеличиваться, поскольку таяние вечной мерзлоты ведет к образованию новых термокарстовых водоемов в арктической зоне (Катцов и Семенов [Kattsov and Semyonov] 2014).

Относительно активно зимние исследования в последние десятилетия вели на крупнейших озерах мира, таких как североамериканские Великие озера, Байкал, Онежское озеро (McKay et al. 2011; Bondarenko et al. 2012; Katz et al. 2015; Меншуткин и Филатов [Menshutkin and Filatov] 2016; Suarez et al. 2019; Wüest et al. 2019). Малые озера в этом отношении изучены существенно хуже несмотря на то, что они занимают весьма значительную площадь. Даже в России, где расположен ряд крупнейших водоемов планеты, площадь, занимаемая малыми (<10 км²) озерами, заметно превышает совокупную площадь восьми наиболее крупных (>1000 км²) озер (Гронская [Gronskaya] 2008). При этом очень ограничены сведения по озерам полярных районов. Между тем изменения климата и их экологические последствия наиболее ярко проявляются именно в высоких широтах (Symon et al. 2005; Rautio et al. 2008).

Цель данной статьи — сравнительный анализ количественного развития планктонных и донных сообществ и абиотических условий их существования в подледный период в двух малых (площадь зеркала менее 1 км²) северных озерах, сильно различающихся по морфометрии и степени гумификации воды (Табл. 1).

Таблица 1. Некоторые гидролого-гидрохимические характеристики исследуемых озер (Винберг [Winberg] 1975; Litvinchuk et al. 2023).

Table 1. Some hydrological and chemical characteristics of the studied lakes (Winberg 1975; Litvinchuk et al. 2023).

| Показатель / Parameter | оз. Кривое / Lake Krivoe | оз. Круглое / Lake Krugloe |
|--|--------------------------|----------------------------|
| Площадь, км ² / Surface area, km ² | 0.5 | 0.1 |
| Средняя глубина, м / Mean depth, m | 11.8 | 2.2 |
| Максимальная глубина, м / Maximal depth, m | 32 | 4 |
| Время водообмена, лет / Turnover time, yrs. | 10.3 | 1.1 |
| Прозрачность воды, м / Secchi depth, m | 5 | 1.2 |
| Цветность воды, Pt-Co / Water color, Pt-Co | 25–30 | 150–160 |
| Минерализация, мг/л / Mineralization, mg/l | 72–105 | 27–50 |
| pH | 6.6–7.7 | 5.9–6.7 |
| Гуминовые кислоты, мг/л / Humic acids, mg/l | 0.028 | 0.15–0.21 |
| C _{орг} общий, мг/л / Total C _{орг} , mg/l | 6.4 | 22.6 |
| Железо общее, мкг/л / Total iron, µg/l | 40–280 | 76–500 |

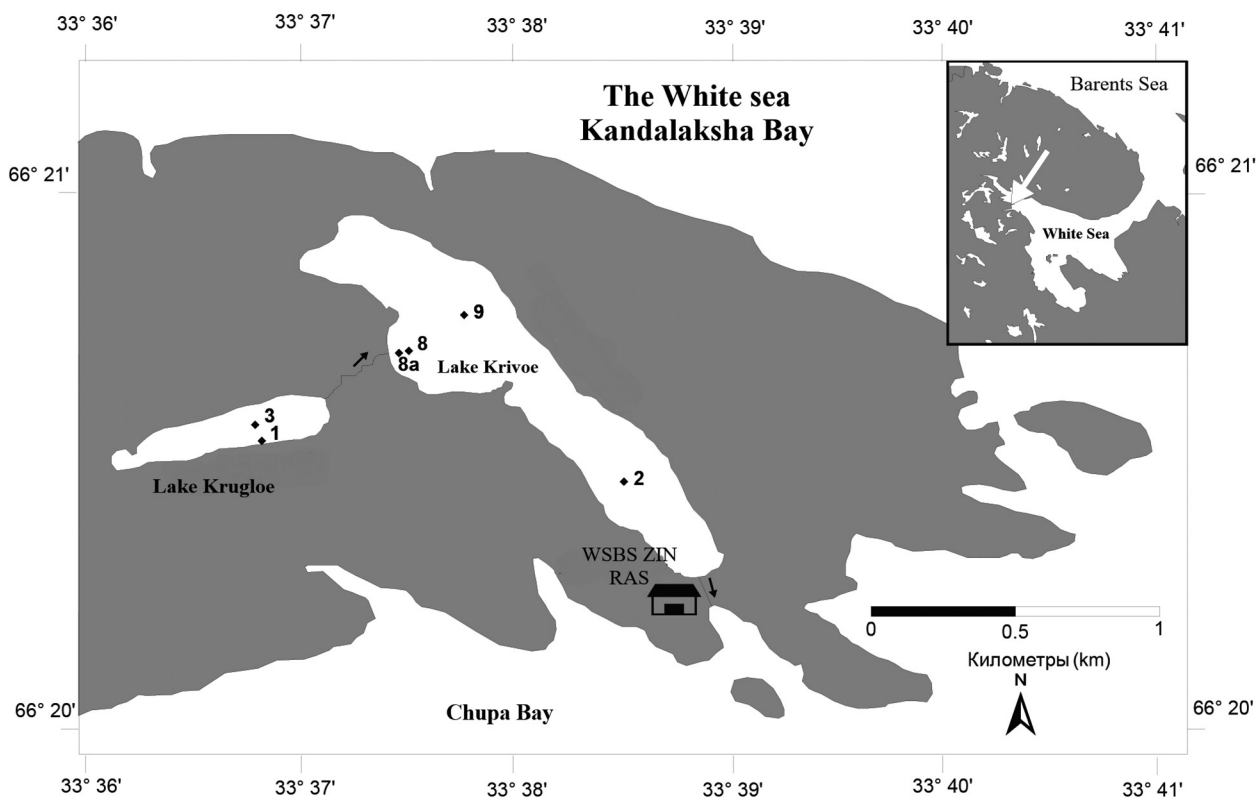


Рис. 1. Карта-схема исследованных озер с указанием станций отбора проб.

Fig. 1. Schematic map of the studied lakes with indication of sampling stations.

Исследованные озера Кривое и Круглое расположены в Северной Карелии, в 30 км южнее полярного круга в непосредственной близости от Беломорской биологической станции Зоологического института Российской академии наук (ББС ЗИН РАН) (Рис. 1). Удобное географическое положение рядом с ББС ЗИН РАН способствовало интенсивному изучению озер. Первые гидробиологические исследования, проведенные в конце 1960-х гг., были обобщены в коллективной монографии (Винберг [Winberg] 1975). С 2002 г. на оз. Кривое ежегодно ведутся наблюдения за состоянием планктонных и донных сообществ (Шаров и др. [Sharov et al.] 2019; Maximov et al. 2021; Litvinchuk et al. 2023). Однако эти наблюдения были ограничены преимущественно периодом открытой воды (конец мая – начало ноября), хотя в отдельные годы осуществляли также подледный отбор проб в конце марта – начале апреля.

В 2019–2021 гг. во время ледостава нами были проведены детальные гидробиологические исследования, включающие в себя определение содержания в воде озер биогенных веществ (фосфатов, нитратов, нитритов, силикатов), хлорофилла *a*, изучение состава и количественного развития фитопланктона, зоопланктона и макрозообентоса. Качественный состав планктонных и донных сообществ обоих озер был подробно изучен в 1960-х гг. (Винберг [Winberg] 1975). Обновленные сведения по структуре современных сообществ содержатся в серии статей (Przhiboro 1999; Khlebovich 2010; Przhiboro and Sæther 2011; Никулина [Nikulina] 2016; Berezina et al. 2018; Шаров и др. [Sharov et al.] 2019; Berezina et al. 2021; Litvinchuk et al. 2023). В данной статье мы сосредоточились на количественном развитии планктона и бентоса в подледный период. Для сравнительных целей использовали также данные, собранные в период открытой воды (июнь–октябрь 2020 г.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гидрологические наблюдения и сборы планктона проводили на станциях 2 и 9 (глубина, соответственно, 30 и 8.5 м) в оз. Кривое и на станции 3 (глубина 3.5 м) в оз. Круглое (Рис. 1). Макрозообентос, кроме этих станций, дополнительно отбирали в прибрежной зоне озер: станции 8 и 8а (глубины, соответственно, 3 и 1 м) в оз. Кривое и станция 1 (глубина 1 м) в оз. Круглое (Рис. 1).

Полевые исследования проводили непосредственно перед замерзанием озер (конец октября), после формирования достаточно прочного для проведения работ льда (декабрь), в середине (февраль) и в конце ледового периода (апрель), сразу после вскрытия озер в мае и затем ежемесячно в период открытой воды. Кроме того, в апреле 2020 г. осуществляли еженедельный отбор проб воды для определения концентрации хлорофилла *a*, изучения состава и количественного развития фитопланктона.

Температуру воды измеряли с помощью CTD зонда (MIDAS CTD+, Valeport Ltd., Великобритания). В промежутках между полевыми наблюдениями проводили запись температуры воды и освещенности с интервалом 2 часа с помощью регистраторов НОВО Pendant (Onset Computer Corporation, США), установленных на горизонтах 0 м (~0.5 м от нижней поверхности льда), 5, 10, 20 м. Кроме того, на станциях 2 (оз. Кривое) и 3 (оз. Круглое) с интервалом 12 часов проводили запись придонной концентрации растворенного кислорода у дна и температуры воды с помощью регистраторов U26-001 (Onset Computer Corporation, США), установленных на расстоянии 0.5 м от дна.

Пробы воды для определения концентрации фосфатов, нитритов, нитратов и силикатов отбирали батометром Руттнера из поверхностного (нижняя кромка льда) и придонного (0.5–1 м выше дна) горизонтов воды и замораживали. Химический анализ проб проводили в лаборатории по стандартной методике (Руководство... [Manual...] 1977, 1992).

Выбор горизонтов для изучения фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* основывался на результатах предыдущих исследований и данных предварительных измерений флуориметром. В зимний период пробы брали

с поверхностного горизонта (у нижней кромки льда). В летнее время, когда зона максимального развития фитопланктона охватывает более глубокие слои воды, пробы отбирали интегрально из слоя эпилимниона (0–5 м) в оз. Кривое и от поверхности до дна (0–3 м) в оз. Круглое.

Фитопланктон фиксировали раствором Люголя в модификации Кузьмина. Пробы оставляли для отстаивания на 10 дней, а затем концентрировали с помощью сифона до объема 10 мл. Видовую идентификацию и подсчет клеток проводили в камере Нажотта объемом 0.02 мл с использованием оптического микроскопа Биоптик В-200 (Биомед, Санкт-Петербург, Россия) при увеличении 420× и 600×.

Для определения концентрации хлорофилла отфильтровывали 2–3 литра воды через мембранный фильтр (Владипор, Россия) с диаметром пор около 1 мкм. Фильтры с осадком замораживали и до проведения анализа хранили в емкости с силикагелем при температуре –20°C. Концентрацию хлорофилла *a* определяли в ацетоновом экстракте на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония) методом, рекомендованным ЮНЕСКО (Determination... 1966). В отдельные съемки проводили также измерения флуориметром Cyclops-7, установленным на многосенсорную платформу (Turner Designs, США), для оценки вертикального распределения концентрации хлорофилла *a*. С этой целью прибор опускали на тросе от поверхности воды до дна водоема.

Зоопланктон отбирали путем тотального облова сетью Джели (размер ячеек 0.082 мм) горизонтов 0–5 (от поверхности до дна на более мелких станциях), 5–15 и 15–30 м. Пробы фиксировали 4% формалином. Определение и подсчет зоопланктона проводили в камере Богорова.

Макрозообентос собирали дночерпателем Ван-Вина (площадь захвата 1/40 м²). В литоральной зоне на каждой станции брали три дночерпательные пробы, в сублиторали и профундали — пять проб. Пробы промывали через капроновое сито с размером ячеек 0.25 мм, остатки фиксировали 4% формалином. В лаборатории животных распределяли по таксономическим группам, просчитывали и взвешивали с точностью до 0.1 мг на электронных весах Pioneer PX124 (ОНАУС Corporation, США).

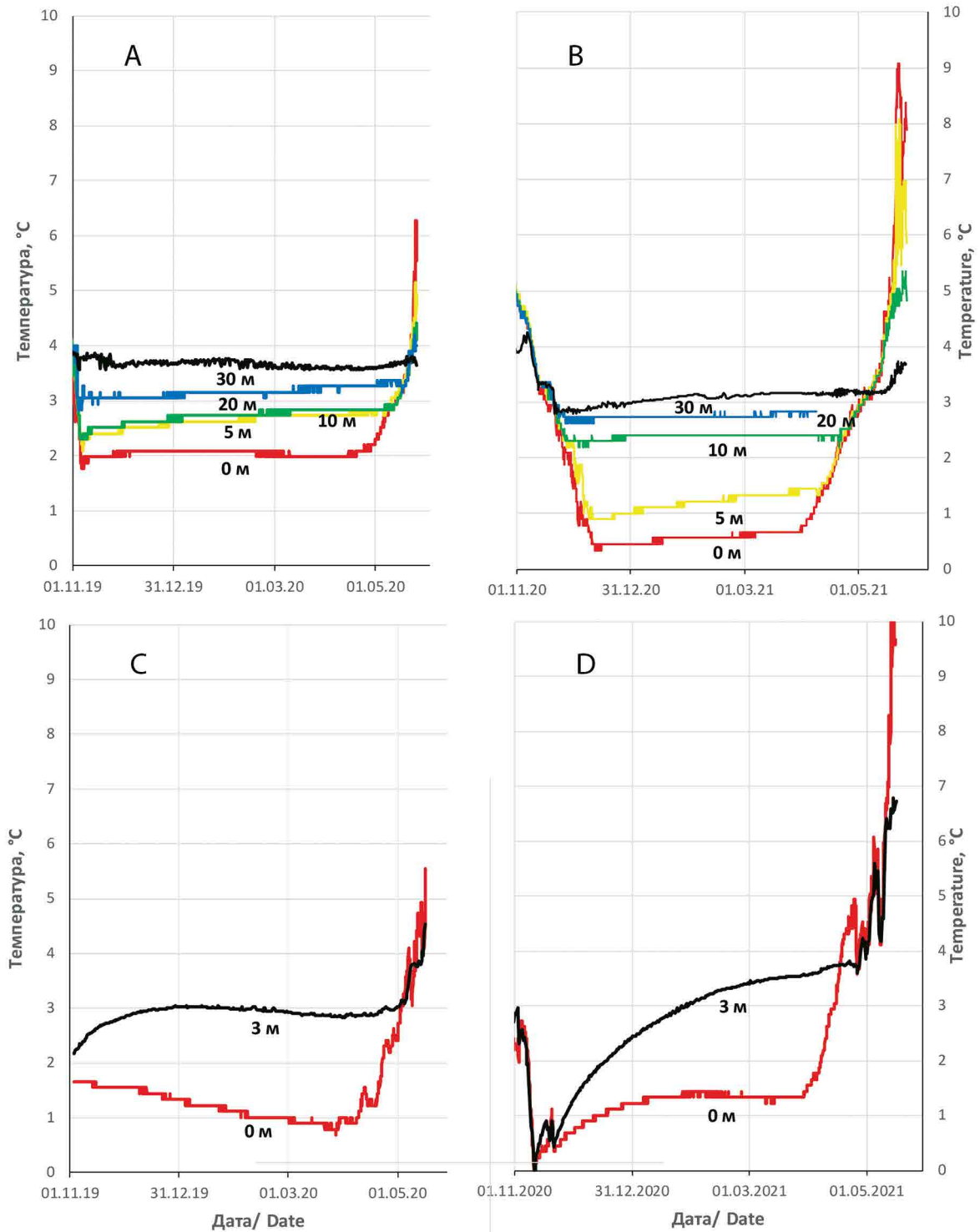


Рис. 2. Изменение температуры воды в исследованных озерах на разных глубинах в ноябре–мае. А и В – оз. Кривое, станция 2, соответственно 2019–2020 и 2020–2021 гг., С и D – оз. Круглое, станция 3, соответственно 2019–2020 и 2020–2021 гг.

Fig. 2. Changes in water temperature in the studied lakes at different depths in November–May. A and B – Lake Krivoe, station 2, 2019–2020 and 2020–2021, respectively; C and D – Lake Krugloe, station 3, 2019–2020 and 2020–2021, respectively.

Достоверность различий биомассы планктонных и донных сообществ в период открытой воды и во время ледостава оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Расчеты проводили в пакете STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура

В конце октября температура воды на всех горизонтах в оз. Кривое в оба года исследований составляла около 4–5°C (Рис. 2). В течение ноября происходило быстрое охлаждение водной толщи, особенно выраженное в поверхностных слоях воды. После формирования ледового покрова температура стабилизировалась и почти не менялась в течение зимы, лишь незначительно увеличиваясь к концу ледового периода. Сроки замерзания (и, соответственно, степень охлаждения водной толщи) в годы исследования различались. В 2019 г., когда озеро замерзло 6 ноября, температура поверхностной воды составляла около 2°C, а у дна с осени практически не изменилась (около 4°C). В 2020 г. вследствие более позднего образования льда температура снижалась до конца первой декады декабря, на поверхности вода охладилась до 0.5°C, а придонная температура составляла около 3°C (Рис. 2). Прогрев верхних слоев воды начинался еще до освобождения озера ото льда в апреле. После вскрытия в середине мая происходило быстрое перемешивание всей водной толщи и устанавливалась гомотермия при температуре 4°C (Рис. 2).

Замерзание и вскрытие мелководного оз. Круглое наблюдалось на 1–2 недели раньше оз. Кривое. Несмотря на небольшую глубину, в период ледостава формировалась обратная температурная стратификация: на поверхности температура составляла около 1°C, у дна – около 3°C (Рис. 2). Весенний прогрев в оз. Круглое был более выражен, чем в оз. Кривое, резкий подъем температуры придонных вод наблюдался с начала апреля с увеличением длины светового дня и инсоляции (Рис. 2, 3).

Кислород

Придонные воды центральных участков озер на протяжении большей части периода наблюдений характеризовались достаточно высоким

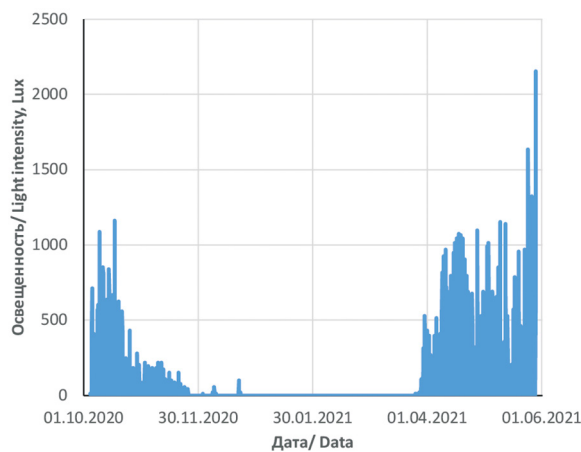


Рис. 3. Изменение освещенности (люкс) подо льдом (~0.5 м от нижней поверхности льда) на оз. Круглое в ноябре 2020 – мае 2021 гг.

Fig. 3. Changes in light intensity (lux) under the ice (~0.5 m below ice) in Lake Krugloe in November 2020–May 2021.

содержанием растворенного кислорода. Однако концентрация кислорода постепенно снижалась на протяжении ледового периода, и к его концу в обоих озерах формировался существенный дефицит кислорода (Рис. 4). В оз. Круглое гипоксические условия (<2 мл O₂/л) отмечали в конце апреля – начале мая. 22–23 апреля 2021 г. на глубине 3 м зарегистрировано полное отсутствие кислорода. На глубоководной станции оз. Кривое анаоксия отмечена в оба года исследований. Наиболее неблагоприятная ситуация была в 2020 г., когда в придонном слое воды (30 м) на протяжении почти месяца (с 29 апреля по 25 мая 2020 г.) наблюдалось полное отсутствие кислорода. После таяния льда в мае придонные воды озер быстро насыщались кислородом (Рис. 4).

Биогенные элементы

Воды исследованных озер характеризовались низким содержанием биогенных элементов за исключением кремния (Табл. 2). Особенно низким было содержание фосфатов, концентрация которых не превышала 4 мкг/л. Содержание минеральных форм азота (нитриты и нитраты) было примерно на 1–2 порядка выше. Озеро Круглое по сравнению с оз. Кривое отличалось более высокой концентрацией нитратов, концентрация силикатов была, напротив, в несколько раз ниже (Табл. 2).

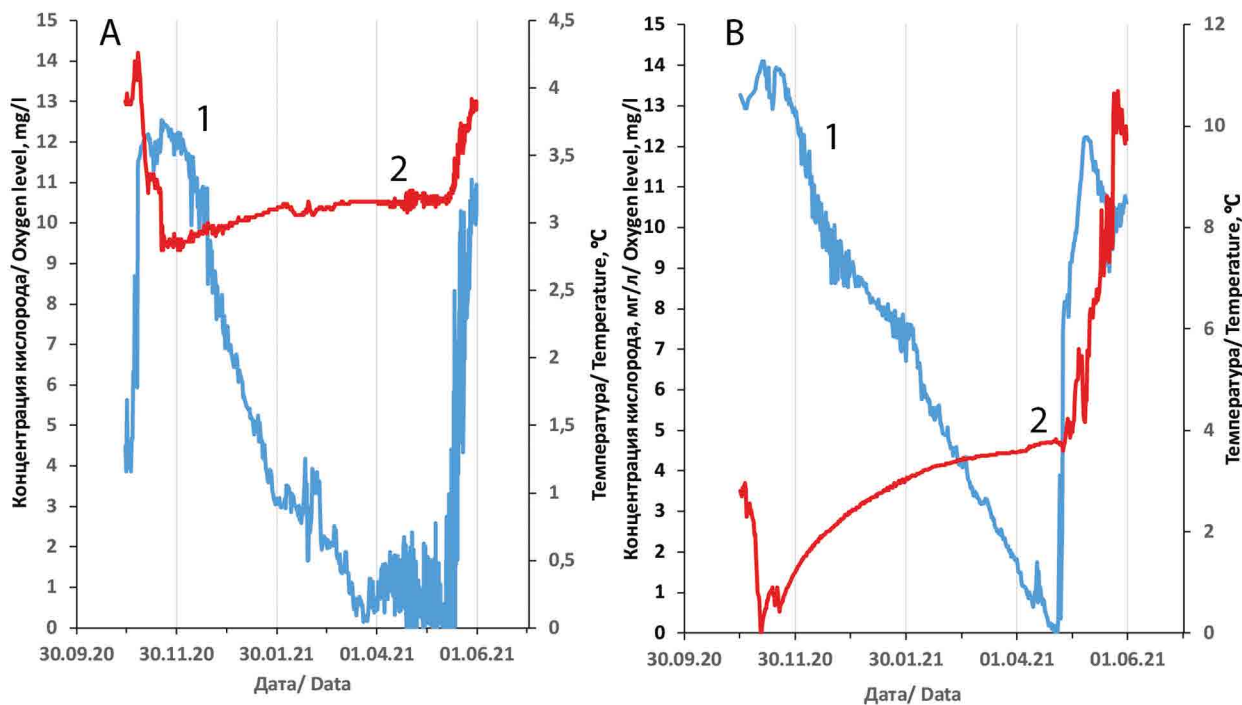


Рис. 4. Изменение придонной концентрации растворенного кислорода (1) и температуры воды (2) в исследованных озерах в октябре 2020 – мае 2021 гг. А – оз. Кривое (станция 2, глубина 30 м), В – оз. Круглое (станция 3, глубина 3 м).

Fig. 4. Changes in the near-bottom concentration of dissolved oxygen (1) and water temperature (2) in the studied lakes in October 2020 – May 2021. А – Lake Krivoe (station 2, depth 30 m), В – Lake Krugloe (station 3, depth 3 m).

Фитопланктон

В оз. Кривое в начале ледового периода концентрация хлорофилла *a* не превышала 1 мкг/л (Табл. 3). Вертикальное распределение хлорофилла в водной толще было равномерным. К концу зимы с началом улучшения световых условий для фотосинтеза формировался подледный максимум хлорофилла (Рис. 5). Концентрация пигмента в зоне максимума достигала 2 мкг/л и более. Наибольшая величина 2.5 мкг/л была отмечена 3 апреля 2020 г. на станции 9, что почти совпадало с максимальной концентрацией хлорофилла, отмеченной в оз. Кривое в период открытой воды (Рис. 5, Табл. 3). Необходимо отметить высокую динамичность подледных процессов ранней весной. Например, на станции 2 в апреле 2020 г. содержание в воде хлорофилла за неделю снизилось более чем в шесть раз (Табл. 3).

Зимой в фитопланктоне доминировали цианобактерии, диатомовые и криптофитовые водоросли. Количественные показатели варьи-

ровали в диапазоне от 3–83 мкг/л в декабре – феврале до 260 мкг/л в апреле. Весенний подъем биомассы связан с развитием динофитовых водорослей *Peridinium aciculiferum* Lemmermann, 1900. На станции 9 в конце марта 2020 г. было отмечено массовое развитие цианобактерий *Coelosphaerium kutzingianum* Nägeli, 1849 и *Phormidium irriguum* (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988. Колонии цианобактерий концентрировались на поверхности воды.

В оз. Круглое, в отличие от оз. Кривое, заметного развития фитопланктона подо льдом не наблюдалось. Вплоть до схода льда в мае содержание хлорофилла *a* в воде было менее 0.5 мкг/л. Максимальные показатели концентрации хлорофилла (около 3 мкг/л) отмечали в осенне-летний период (Табл. 3). Биомасса зимнего фитопланктона не превышала 3 мкг/л и резко увеличилась более чем на порядок (до 53 мкг/л) после вскрытия озера. Доминировали диатомовые водоросли (*Eunotia* sp.) и мелкие (1–5 мкм) жгутиконосцы.

Таблица 2. Концентрация минеральных соединений азота (нитриты и нитраты), фосфора и кремния в озерах Кривое (станции 2 и 9) и Круглое (станция 3) в подледный период (декабрь–апрель). Приведены средняя, минимальная и максимальная концентрации.

Table 2. The concentration of mineral nitrogen (nitrites and nitrates), phosphorus and silicon in lakes Krivoe (stations 2 and 9) and Krugloe (station 3) during the ice-covered period (December–April). Average, minimum and maximum concentrations are presented.

| Показатель Parameter | Горизонт Sample depth | 2019–2020 гг. | | | 2020–2021 гг. | | |
|---|--------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | | Станция 2 Station 2 | Станция 9 Station 9 | Станция 3 Station 3 | Станция 2 Station 2 | Станция 9 Station 9 | Станция 3 Station 3 |
| Нитриты, мкг N/л Nitrites, µg/l | 0 м | 0.0 (0.0–0.1) | 0.3 (0.1–0.4) | 0.3 (0.0–0.6) | 0.9 (0.6–1.3) | 1.2 (0.6–1.6) | 1.2 (0.0–2.9) |
| | дно bottom | 0.0 (0.0–0.0) | 0.2 (0.0–0.3) | | 0.9 (0.6–1.3) | 1.3 (0.6–1.8) | |
| Нитраты, мкг N/л Nitrates, µg/l | 0 м | 83.1 (74.1–90.2) | 77.4 (70.1–84.2) | 144.9 (114.7–174.0) | 31.8 (7.4–67.6) | 45.8 (7.4–96.9) | 113.2 (44.9–184.0) |
| | дно bottom | 104.5 (91.9–112.8) | 92.6 (63.3–121.9) | | 33.7 (5.2–51.1) | 48.9 (28.6–84.3) | |
| Фосфаты, мкг P/л Phosphates, µg/l | 0 м | 0.6 (0.0–1.6) | 1.8 (0.5–3.9) | 1.8 (1.1–2.4) | 1.5 (0.5–2.3) | 1.6 (0.5–2.3) | 1.6 (1.3–1.8) |
| | дно bottom | 0.6 (0.5–0.8) | 1.7 (1.1–2.4) | | 1.7 (0.0–4.1) | 1.7 (0.5–3.1) | |
| Силикаты, мкг Si/л Silicates, µg/l | 0 м | 752 (403–1072) | 348 (348–519) | 45 (36–53) | 733 (479–914) | 752 (479–1023) | 117 (57–163) |
| | дно bottom | 803 (663–1105) | 877 (554–976) | | 1090 (991–1143) | 1009 (873–1243) | |

Таблица 3. Концентрация хлорофилла *a* (мкг/л) в озерах Кривое (станция 2) и Круглое (станция 3) в 2019–2020 гг. Жирным шрифтом выделен подледный период.

Table 3. Concentration of chlorophyll *a* (µg/l) in lakes Krivoe and Krugloe. Ice periods are marked in bold.

| Оз. Кривое/ Lake Krivoe | | Оз. Круглое/ Lake Krugloe | |
|-------------------------|---------------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|
| Дата Date | Хлорофилл, мкг/л Chlorophyll, µg/l | Дата Date | Хлорофилл, мкг/л Chlorophyll, µg/l |
| 28.12.2019 | 0.24 | 27.12.2019 | 0.3 |
| 16.02.2020 | 0.60 | 16.02.2020 | 0.22 |
| 03.04.2020 | 1.92 | 03.04.2020 | 0.21 |
| 11.04.2020 | 0.30 | 11.04.2020 | 0.14 |
| 25.04.2020 | 0.77 | 25.04.2020 | 0.44 |
| 23.05.2020 | 0.89* | 16.05.2020 | 0.56* |
| 14.06.2020 | 1.72 | 08.06.2020 | 1.43 |
| 03.07.2020 | 1.5 | 03.07.2020 | 2.74 |
| 01.08.2020 | 1.36 | 01.08.2020 | 3.05 |
| 27.09.2020 | 2.51 | 27.09.2020 | 2.87 |
| 30.10.2020 | 1.3 | 30.10.2020 | 1.31 |
| 29.12.2020 | 0.40 | 25.12.2020 | 0.38 |
| 24.02.2021 | 0.68 | 25.02.2021 | 0.29 |
| 04.04.2021 | 1.53 | 04.04.2021 | 0.25 |

* Отбор проб проведен по открытой воде на следующий день после вскрытия озер.

* Samples were taken the next day after the lake ice-off.

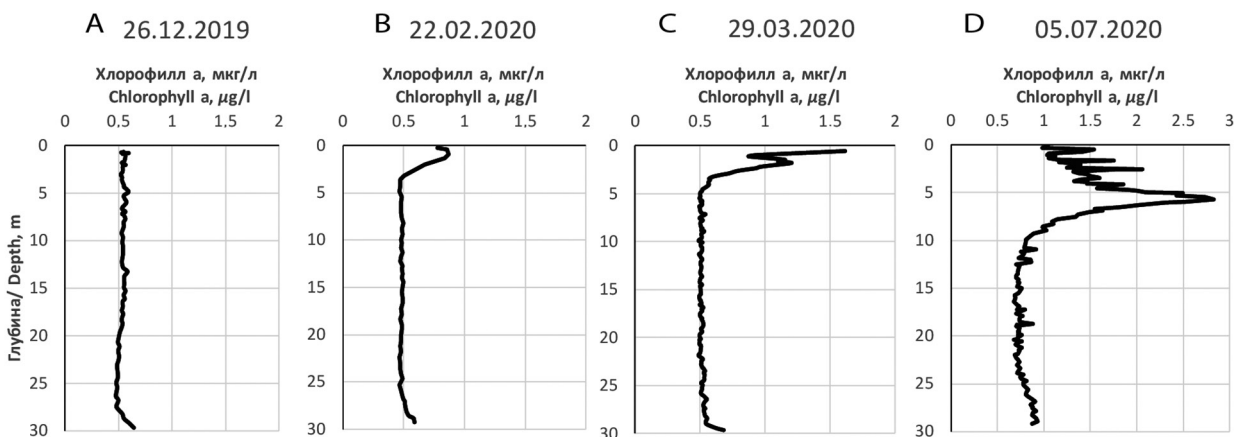


Рис. 5. Вертикальное распределение хлорофилла *a* в оз. Кривое (станция 2) в подледный период 2019–2020 гг. (А–С) и в июле 2020 г. (D).

Fig. 5. Vertical distribution of chlorophyll *a* in Lake Krivoje (station 2) during the ice-covered period 2019–2020 (A–C) and in July 2020 (D).



Рис. 6. Биомасса зоопланктона (г/м^3) в оз. Кривое (станция 2, 0–30 м) подо льдом (декабрь 2019 – май 2020 г. и декабрь 2020 – апрель 2021 г.) и в период открытой воды (июнь–октябрь 2020 г.). Горизонтальными линиями показана средняя биомасса в соответствующие периоды.

Fig. 6. Biomass of zooplankton (g/m^3) in Lake Krivoje (station 2, 0–30 m) under ice (December 2019 – May 2020 and December 2020–April 2021) and during the open-water period (June–October 2020). The horizontal lines show the average biomass in the corresponding periods.

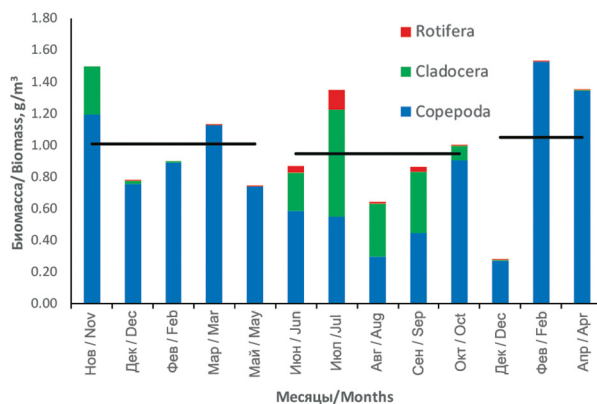


Рис. 7. Биомасса зоопланктона (г/м^3) в оз. Круглое (станция 3, 0–3 м) подо льдом (ноябрь 2019 – май 2020 г. и декабрь 2020 – апрель 2021 г.) и в период открытой воды (июнь–октябрь 2020 г.). Горизонтальными линиями показана средняя биомасса в соответствующие периоды.

Fig. 7. Biomass of zooplankton (g/m^3) in Lake Krugloje (station 3, 0–3 m) under ice (November 2019 – May 2020 and December 2020–April 2021) and during the open-water period (June–October 2020). The horizontal lines show the average biomass in the corresponding periods.

Зоопланктон

В оз. Кривое в период открытой воды биомасса зоопланктона была выше, чем во время ледостава. Различия между периодами были высоко достоверны ($P = 0.0005$), однако и в зимний период уровень количественного развития зоопланктона оставался довольно высоким

(Рис. 6). В оз. Круглое весьма высокая биомасса (около 1 г/м^3) зоопланктона сохранялась на протяжении всего периода наблюдений (Рис. 7). Статистически значимые сезонные различия отсутствовали ($P = 0.715$). В обоих озерах доминировали копеподы (~90% биомассы всего зоопланктона). Около 10% биомассы приходилось

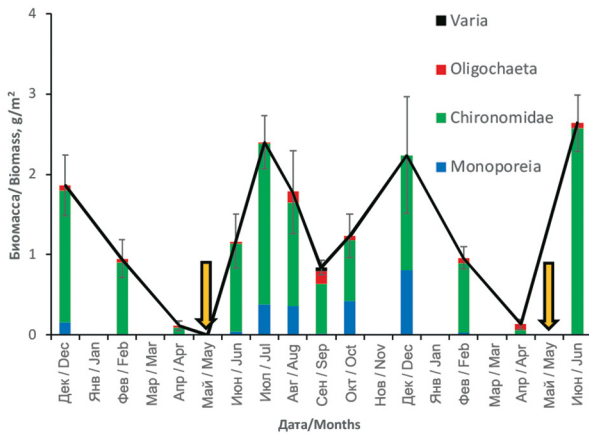


Рис. 8. Изменение биомассы макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2 \pm$ стандартная ошибка) в профундали (станция 2) оз. Кривое с декабря 2019 г. по июнь 2021 г. Стрелками показано время вскрытия озера.

Fig. 8. Change in the biomass of macrozoobenthos ($\text{g}/\text{m}^2 \pm$ standard error) in the profundal (station 2) of Lake Krivoe from December 2019 to June 2021. The arrows show the time of lake ice-off.

на долю ветвистоусых ракообразных. Основу биомассы составляли веслоногие ракообразные *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), *Cyclops scutifer* Sars G.O., 1863 и *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). Ветвистоусые ракообразные были представлены в основном *Daphnia longiremis* G.O. Sars, 1861. Из коловраток в значительных количествах встречалась *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850.

Макрозообентос

Развитие макрозообентоса заметно различалось на разных станциях. В оз. Кривое в профундали (станция 2) биомасса зообентоса снижалась в течение ледового периода (Рис. 8). В оба года исследований в апреле биомасса составляла всего около $0.1 \text{ г}/\text{м}^2$. В мае 2020 г. макрозообентос на этой станции вовсе не был обнаружен. После вскрытия озера донное сообщество быстро восстанавливалось (Рис. 8). В сублиторали (Рис. 9А) и на двух литоральных станциях (Рис. 9В, С) достаточно высокий уровень количественного развития бентоса сохранялся на протяжении всего периода исследований, но имелись заметные межгодовые различия. Биомасса макрозообентоса была наиболее высокой зимой 2019–2020 гг. Летом 2020 г. она заметно

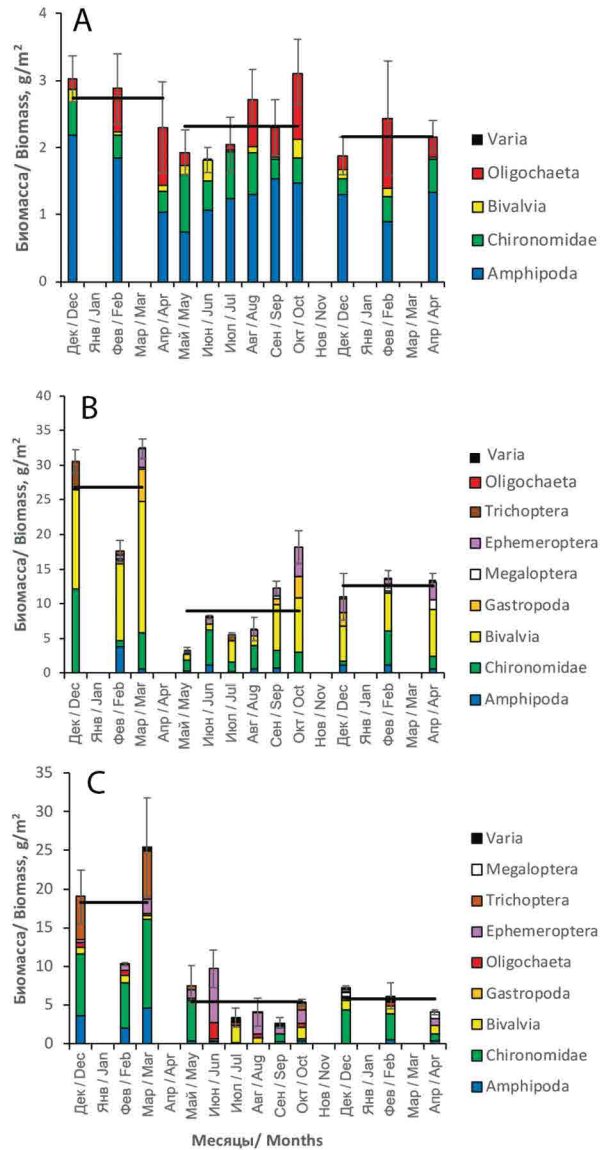


Рис. 9. Изменение биомассы макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2 \pm$ стандартная ошибка) в сублиторали и литорали оз. Кривое подо льдом (декабрь–апрель 2019–2020 и 2020–2021 гг.) и в период открытой воды (июнь–октябрь 2020 г.). Горизонтальными линиями показана средняя биомасса в соответствующие периоды. А – станция 9, глубина 8 м; В – станция 8, глубина 3 м; С – станция 8а, глубина 1 м. Группа Varia включает Hirudinea, Hydracarina, Coleoptera и Diptera (кроме хирономид).

Fig. 9. Changes in the biomass of macrozoobenthos ($\text{g}/\text{m}^2 \pm$ standard error) in the sublittoral and littoral of Lake Krivoe under ice (December–April 2019–2020 and 2020–2021) and during the open-water period (June–October 2020). The horizontal lines show the average biomass in the corresponding periods. А – station 9, depth 8 m; В – station 8, depth 3 m; С – station 8a, depth 1 m. The Varia group includes Hirudinea, Hydracarina, Coleoptera, and Diptera (except chironomids).

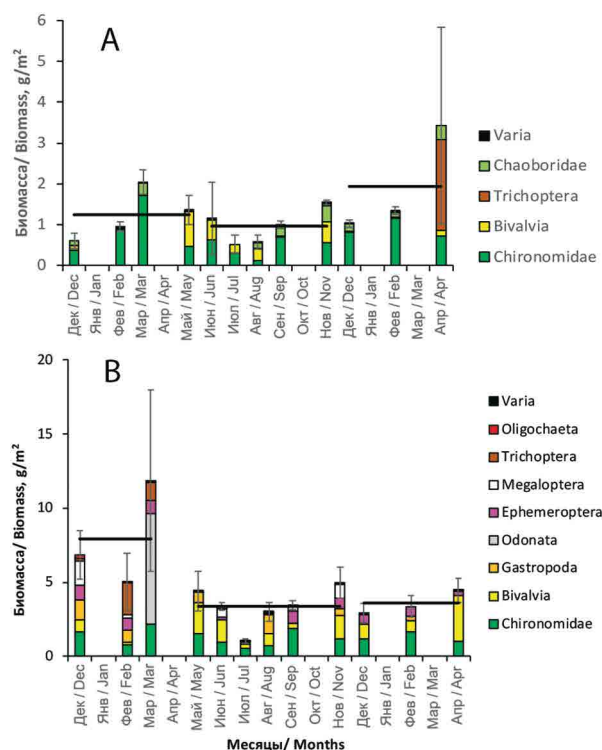


Рис. 10. Изменение биомассы макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2 \pm$ стандартная ошибка) в оз. Круглое подо льдом (декабрь–апрель 2019–2020 и 2020–2021 гг.) и в период открытой воды (июнь–октябрь 2020 г.). Горизонтальными линиями показана средняя биомасса в соответствующие периоды. А – станция 3, глубина 3.5 м; В – станция 1, глубина 1 м. Группа Varia включает Hydracarina, Plecoptera и Ceratopogonidae.

Fig. 10. Changes in the biomass of macrozoobenthos ($\text{g}/\text{м}^2 \pm$ standard error) in Lake Krugloe under ice (December–April 2019–2020 and 2020–2021) and during the open-water period (June–October 2020). The horizontal lines show the average biomass in the corresponding periods. A – station 3, depth 3.5 m; B – station 1, depth 1 m. The Varia group includes Hydracarina, Plecoptera, and Ceratopogonidae.

снизилась и оставалась примерно на том же уровне в течение следующего ледового периода. Эта тенденция была наиболее четко выражена в литоральной зоне (станции 8 и 8а), где различия были высоко достоверны ($P < 0.0001$). В sublittoralной зоне (станция 9) межгодовые различия выражены заметно слабее и не были статистически значимыми ($P > 0.2$) (Рис. 9).

Для оз. Круглое были характерны менее значительные колебания биомассы макрозообентоса, чем в оз. Кривое. Биомасса на станции 3 составляла около $1 \text{ г}/\text{м}^2$, на станции 1 обычно не превышала $4 \text{ г}/\text{м}^2$. Отдельные случаи более

высоких величин биомассы на обеих станциях были связаны с единичными находками в пробах крупных экземпляров личинок ручейника (апрель 2021 г. на станции 3) и стрекозы (март 2020 г. на станции 1) (Рис. 10). На мелководной прибрежной станции 1 зимой 2019–2020 гг. так же, как в литоральной зоне оз. Кривое, отмечалась более высокая биомасса ($P < 0.05$), по сравнению с летом 2020 г. и зимой 2020–2021 гг. (Рис. 10В). На станции 3 (Рис. 10А), расположенной в центре озера, статистически значимых сезонных и межгодовых изменений количественного развития донных животных не наблюдалось ($P > 0.1$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о существенном различии в сезонной динамике планктонных сообществ в исследованных озерах. В олиготрофном оз. Кривое со светлой, не окрашенной гумусом водой количественное развитие фитопланктона в конце подледного периода было почти столь же значительно, как и в период открытой воды. На станциях 2 и 9 концентрация хлорофилла *a* непосредственно подо льдом в начале апреля 2020 и 2021 гг. достигала двух и более $\text{мкг}/\text{л}$, что примерно соответствовало максимальным показателям, ранее отмечавшимся в период открытой воды (Maximov 2021), однако весенний максимум хлорофилла был ограничен узким слоем, прилегающим к нижней поверхности льда. В то время как летом зона повышенного содержания хлорофилла *a* была существенно шире, охватывая весь слой эпилимниона ($\sim 0\text{--}5 \text{ м}$) (Рис. 5). В гумифицированном оз. Круглое подледное развитие фитопланктона отсутствовало.

Такое же различие в динамике фитопланктона было недавно обнаружено в двух озерах Гренландии, различающихся по степени гумификации (Hazuková et al. 2021). Авторы объясняют это менее благоприятными оптическими условиями для фотосинтеза в гумифицированном озере. Известно, что высокое содержание окрашенных растворенных органических веществ мешает проникновению света в водную толщу, лимитируя первичную продукцию в гумифицированных водоемах (Symon et al. 2005;

Karlsson et al. 2009; Einem and Graneli 2010; Senar et al. 2021).

Для зоопланктона исследованных озер была характерна противоположная тенденция. Хотя в зимний период в оз. Кривое была отмечена относительно высокая биомасса зоопланктона, в целом зимний планктон заметно уступал летнему по уровню количественного развития (Рис. 6). В оз. Круглое высокая биомасса (~1 г/м²) зоопланктона отмечалась на протяжении всего периода исследования (Рис. 7). Учитывая бедность фитопланктона и высокие количественные показатели зоопланктона в оз. Круглое в подледный период, по всей видимости должны существовать альтернативные источники питания для зоопланктона в зимнее время, например, такие, как детрит или метаноокисляющие бактерии. Увеличение роли аллохтонных органических веществ в питании зоопланктона в зимний период отмечалось в других озерах, в частности в субарктическом озере Саанаярви в Финляндии (Rautio et al. 2011; Hampton et al. 2017; Jansen et al. 2021).

В макрозообентосе заметные сезонные различия наблюдали только в профундали оз. Кривое (станция 2), где ухудшение кислородного режима в конце ледового периода (Рис. 4) вело к резкому обеднению бентоса вплоть до его полного исчезновения (Рис. 8). Постепенность процесса снижения концентрации кислорода (Рис. 4), а также отсутствие мертвых особей в пробах указывают, что, вероятно, имела место не гибель донных животных, а их перемещение в более мелководные участки дна, где сохранялся благоприятный кислородный режим. Первыми, еще в начале зимы, из состава бентоса исчезали наиболее подвижные и более требовательные к кислороду реликтовые амфиподы *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) (Рис. 8). Аэрация придонных вод после таяния льда в конце мая привела к быстрому повторному заселению профундали, по-видимому, вследствие миграции. К середине июня донное сообщество профундали практически восстанавливалось (биомасса > 1 г/м²).

Хотя случаи гипоксии в северных озерах отмечали еще первые исследователи арктических водоёмов (в частности, можно вспомнить классические исследования В.Н. Грезе [Greze] (1957) на оз. Таймыр), сильный дефицит кислорода

в озерах обычно связан с эвтрофированием, поэтому считается, что он не характерен для олиготрофных озер (Китаев [Kitaev] 2007; Корнева [Korneva] 2014). Полученные нами с помощью регистраторов концентрации кислорода результаты, однако, дают основания предполагать, что подледные придонные аноксийно-гипоксийные явления достаточно обычны для северных озер независимо от их трофического статуса, поскольку их воды в течение долгой зимы изолированы от атмосферы. Сложившееся мнение о редкости гипоксии в олиготрофных водоемах Севера, очевидно, объясняется недостатком информации, связанным с тем, что истощение запасов кислорода приурочено к концу ледостава, когда слабый ледовый покров делает невозможным проведение непосредственных наблюдений на водоеме.

В сублиторали (станция 9) и на литоральных и станциях (станции 8 и 8а) оз. Кривое, где кислородный режим был благоприятен, высокий уровень количественного развития макрозообентоса сохранялся на протяжении всего периода исследований (Рис. 9А, В, С). Наиболее высокая биомасса была отмечена в первую зиму исследований. Последующее снижение ее летом 2020 г. и в 2021 г., наиболее вероятно объясняется межгодовыми циклическими колебаниями развития макрозообентоса, особенно характерными, как показали многолетние исследования, для мелководных участков оз. Кривое (Maksimov et al. 2021). Более высокое обилие макрозообентоса в литоральной зоне зимой 2019–2020 гг. возможно также отчасти связано с меньшим охлаждением водной массы в 2019 г. из-за раннего формирования ледового покрова (Рис. 2).

В оз. Круглое биомасса макрозообентоса в оба года исследований менялась незначительно (Рис. 10). Гипоксийные явления в этом мелководном озере имели кратковременный характер (Рис. 4). Какого-либо влияния их на развитие бентоса нами отмечено не было.

Таким образом, макрозообентос исследованных озер в зимнее время в целом сохранял столь же высокий уровень количественного развития, как и в период открытой воды. Наблюдаемые различия или имели локальный характер и были вызваны перераспределением донных животных по дну озера вследствие сезонных изменений кислородного и, возможно,

температурного режима придонных вод, или были связаны с межгодовой динамикой донных сообществ. По крайней мере, в отношении оз. Кривое, для которого имеются многолетние наблюдения, можно утверждать, что большая часть изменений количественных показателей макрозообентоса обусловлена не сезонной, а межгодовой изменчивостью.

Исследования последних десятилетий показали, что количественное развитие озерных сообществ в зимнее время существенно выше, чем считалось ранее. Среднее содержание хлорофилла *a* зимой в исследованных озерах составляет 43% от летней величины, для показателей обилия фито- и зоопланктона эта доля составляет соответственно 16 и 25% (Hampton et al. 2017). Активная вегетация водорослей в конце ледостава была отмечена и во многих озерах северо-запада России и сопредельных регионов (Sharov and Denisov 2021), в некоторых из них подледный пик фитопланктона был максимальным за год (Лаврентьева [Lavrentyeva] 1981; Сабылина и Басов [Sabylina and Basov] 2003; Salmi and Salonen 2016).

По нашим данным уровень развития зимнего планктона может сильно различаться даже в близко расположенных водоемах, в частности зависит от степени гумификации водоема. Также, учитывая высокую динамичность весенних процессов, количественная оценка фитопланктона в конце ледостава, по-видимому, требует более частых наблюдений, чем в период открытой воды. Так, в апреле 2020 г., через неделю после весеннего пика фитопланктона, концентрация хлорофилла *a* снизилась в шесть раз, тогда как минимальная и максимальная концентрации, наблюдавшиеся в течение лета и осени 2020 г., различались всего в два раза (Табл. 3). Учитывая, что сборы в подледный период проводятся редко, можно полагать, что уровень развития фитопланктона в это время, вероятно, часто недооценивается.

Причина такой вариабельности, по-видимому, заключается в чувствительности подледного планктонного сообщества к кратковременным погодным явлениям. Известно, что состояние льда и развитие снежного покрова являются факторами, контролирующими проникновение света под лед и, соответственно, – развитие водорослей (Salmi and Salonen 2016).

Так, всего 10 см выпавшего снега может уменьшить освещенность до уровня, когда фотосинтез подо льдом становится невозможен, а 30 см снега достаточно, чтобы свести количество солнечной радиации практически к нулю (Hampton et al. 2017; Kirillin 2012). Снегопад, сгон снега сильными ветрами или его таяние в результате оттепели – все это может быстро и радикально изменить среду обитания водорослей.

Зимний климат северо-западного региона России в последние десятилетия стал заметно мягче (Катцов и Семенов [Kattsov and Semenov] 2014). Потепление климата привело к существенному сокращению ледового периода, позднему замерзанию и раннему вскрытию озер во всем северном полушарии (Sharma et al. 2021). Увеличение температуры, наряду с увеличением количества атмосферных осадков, способствовали усилению выноса в водоемы растворенных органических веществ, что привело к гумификации поверхностных вод Северной Европы (Solomon et al. 2015; Creed et al. 2018). Учитывая наши данные об отсутствии подледного пика фитопланктона в гумифицированном озере, можно полагать, что происходящие изменения климата ведут к снижению значимости ледового периода в жизни озер. В настоящее время трудно сказать, как это скажется на развитии организмов других трофических уровней и на общей продуктивности озер. В ледостав 2019–2020 гг. развитие водорослей было кратковременным и ограничено узким слоем прилегающей ко льду воды (Рис. 5), поэтому его вклад в интегральную первичную продукцию планктона в столбе воды не мог быть значителен. Стимулирующего влияния подледного пика фитопланктона на биомассу зоопланктона и зообентоса нами в данном исследовании отмечено не было. Также не было выявлено заметного влияния подледного развития водорослей на продукцию амфипод, доминирующих в сублиторальных сообществах оз. Кривое, в апреле и мае 2019–2021 гг., хотя, возможно, рост донных животных в это время был лимитирован очень низкой ($<3^{\circ}\text{C}$) температурой воды (Максимов и др. [Maximov et al.] 2023). Однако, учитывая высокую динамичность подледных процессов ранней весной и их зависимость от изменчивых погодных условий, трудно сказать, насколько мы можем экстра-

полировать полученные результаты на более длительные промежутки времени. Преобладание того или иного типа погоды в разные годы, по-видимому, должно приводить к выраженным межгодовым различиям развития фитопланктона подо льдом. Точная количественная оценка роли весеннего цветения требует многолетних исследований с более частыми наблюдениями в конце ледового периода.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят П.М. Терентьева и Д.М. Мартынову за помощь в работе. Работа выполнена на ББС ЗИН РАН при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (темы №№ 122031100274-7, 122031100283-9 и 121051100099-5) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000). Мы также благодарны А.Л. Рижинашвили и О.Н. Суслопаровой за прочтение первого варианта рукописи статьи и высказанные критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Berezina N.A., Litvinchuk L.F. and Maximov A.A. 2021.** Relations between the food spectrum of fishes and the composition of zooplankton and benthos in a subarctic lake. *Inland Water Biology*, **14**(4): 438–448. <https://doi.org/10.1134/S1995082921040052>
- Berezina N.A., Strelnikova A.P. and Maximov A.A. 2018.** The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biology*, **41**(9): 1789–1799. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2319-0>
- Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P., Artemyeva O.V., Logacheva N.F., Tikhonova I.V., Lipko I.A., Kostornova T.Y., Parfenova V.V., Khodzher T.V., Ahn T.S. and Zo Y.G. 2012.** Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal. *Journal of Microbiology*, **50**(1): 8–16. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-1251-1>
- Creed I.F., Bergström A.-K., Trick C.G., Grimm N.B., Hessen D.O., Karlsson J., Kidd K.A., Kritzberg E., McKnight D.M., Freeman E.C., Senar O.E., Andersson A., Ask J., Berggren M., Cherif M., Giesler R., Hotchkiss E.R., Kortelainen P., Paltta M.M., Vrede T. and Weyhenmeyer G.A. 2018.** Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes. *Global Change Biology*, **24**(8): 3692–3714. <https://doi.org/10.1111/gcb.14129>
- Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR–UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments. 1966.** In: Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Imprimerie Rolland-Paris, Paris: 9–18.
- Einem J.V. and Granéli W. 2010.** Effects of fetch and dissolved organic carbon on epilimnion depth and light climate in small forest lakes in southern Sweden. *Limnology and Oceanography*, **55**(2): 920–930. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.2.0920>
- Greze V.N. 1957.** Basic features of a hydrobiology of Taimyr Lake. *Trudy Vsesoyuznogo Gidrobiologicheskogo Obshchestva*, **8**: 183–218. [In Russian].
- Gronskaya T.P. 2008.** Water resources of lakes. Distribution over the territory. In: I.A. Shiklomanov (Ed.). Water resources of Russia and their use. State Hydrological Institute, Saint Petersburg: 166–167. [In Russian].
- Hampton S.E. et al. 2017.** Ecology under lake ice. *Ecology Letters*, **20**(1): 98–111. <https://doi.org/10.1111/ele.12699>
- Hampton S.E., Moore M.V., Ozersky T., Stanley E.H., Polashenski C.M. and Galloway A.W.E. 2015.** Heating up a cold subject: prospects for under-ice plankton research in lakes. *Journal of Plankton Research*, **37**(2): 277–284. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv002>
- Hazuková V., Burpee B.T., McFarlane-Wilson I. and Saros J.E. 2021.** Under ice and early summer phytoplankton dynamics in two Arctic lakes with differing DOC. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **126**(4): e2020JG005972. <https://doi.org/10.1029/2020JG005972>
- Jansen J., Macintyre S., Barrett D., Chin Y.P., Cortés A., Forrest A., Hryciuk A., Martin R., McMeans B., Rautio M. and Schwefel R. 2021.** Winter limnology: How do hydrodynamics and biogeochemistry shape ecosystems under ice? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **126**: e2020JG006237. <https://doi.org/10.1029/2020JG006237>
- Karlsson J., Byström P., Ask J., Ask P., Persson L. and Jansson M. 2009.** Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems. *Nature*, **460**(7254): 506–509. <https://doi.org/10.1038/nature08179>
- Kattsov V.M. and Semyonov S.M. (Eds). 2014.** Second Roshydromet assessment report on climate change and its consequences in the Russian Federation. Roshydromet, Moscow, 1008 p. [In Russian].
- Katz S.L., Izmet'eva L.R., Hampton S.E., Ozersky T., Shchapov K., Moore M.V., Shimaraeva S.V. and Silov E.A. 2015.** The “Melosira years” of Lake Baikal: Winter environmental conditions at ice onset predict under-ice algal blooms in spring. *Limnology and Oceanography*, **60**(6): 1950–1964. <https://doi.org/10.1002/lno.10143>
- Khlebovich T.V. 2010.** Structural and trophic characteristics of protozoan plankton in a subarctic lake

- (Northern Karelia). *Inland Water Biology*, **3**: 260–265. <https://doi.org/10.1134/S1995082910030090>
- Kirillin G., Leppäranta M., Terzhevik A., Granin N., Krüger J., Engelhardt C., Efreanova T., Golosov S., Palshin N., Sherstyankin P., Zdorovenova G. and Zdorovenov R. 2012.** Physics of seasonally ice-covered lakes: A review. *Aquatic Sciences*, **74**: 659–682. <https://doi.org/10.1007/s00027-012-0279-y>
- Kitaev S.P. 2007.** Basic general limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk, 395 p. [In Russian].
- Korneva L.G. 2014.** Biological consequences of eutrophication. In: D.B. Gelashvili and G.B. Shurganova (Eds). Ecological monitoring. 8. Modern problems of monitoring of freshwater ecosystem. Nizhniy Novgorod University Press, Nizhniy Novgorod: 113–148. [In Russian].
- Lavrentyeva G.M. 1981.** Characteristic features of winter phytoplankton development in small lakes of North-West. *Sbornik Nauchnykh Trudov GosNiorKh*, **162**: 89–103. [In Russian].
- Litvinchuk L.F., Sharov A.N., Chernova E.N., Smirnov V.V. and Berezina N.A. 2023.** Mutual links between microcystins-producing cyanobacteria and plankton community in clear and brown northern lakes. *Food Webs*: e00279. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2023.e00279>
- Manual for chemical analysis of inland waters. 1977.** Hydrometeoizdat, Saint Petersburg, 541 p. [In Russian].
- Manual for chemical analysis of seawater. 1993.** Hydrometeoizdat, Saint Petersburg, 264 p. [In Russian].
- 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**(22): 15905–15915. <https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Maximov A.A., Berezina N.A. and Maximova O.B. 2021.** Interannual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **194**(3): 187–199. <https://doi.org/10.1127/fal/2020/1291>
- Maximov A.A., Maximova O.B. and Usov N.V. 2023.** Seasonal dynamics of growth and production *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) in a subarctic lake: the role of temperature and trophic conditions. *Inland Water Biology*, **16**(5): 912–921.
- McKay R.M.L., Beall B.F.N., Bullerjahn G.S. and LCDR Woityra W.C. 2011.** Winter limnology on the Great Lakes: The role of the U.S. Coast Guard. *Journal of Great Lakes Research*, **37**: 207–210. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2010.11.006>
- Menshutkin V.V. and Filatov N.N. 2016.** Model of under-ice ecological system of a large lake based on the application of cellular automata. *Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. **5**: 76–87. [In Russian]. <https://doi.org/10.17076/lim329>
- Nikulina V.N. 2016.** Long-term changes of phytoplankton in the lake, not affected by anthropogenic impact (Lake Krivoe, North Karelia). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **320**(3): 336–347. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.3.336>
- Przhiboro A. and Sæther O.A. 2011.** Littoral chironomid communities of two small lakes in northern Karelia (Russia) studied by emergence traps. In: X. Wang and X. Lui (Eds). Contemporary chironomid studies. Proceedings of the 17th international symposium on Chironomidae (6–9 July 2009, Nankai University, Tianjin, China). Nankai University Press, Nankai: 187–217.
- Przhiboro A.A. 1999.** The quantitative characteristics of Diptera (Insecta) of the shallow littoral zone of small lakes in the North Karelia. *Trudy Zoologicheskogo Instituta*, **281**: 129–134.
- Rautio M., Bayly I., Gibson J.A.E. and Nyman M. 2008.** Zooplankton and zoobenthos in high-latitude water bodies. In: W.F. Vincent and J. Laybourn-Parry (Eds). Polar Lakes and Rivers: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems. Oxford Academic, Oxford: 231–247. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199213887.003.0013>
- Rautio M., Mariash H. and Forsström L. 2011.** Seasonal shifts between autochthonous and allochthonous carbon contributes to zooplankton diets in a subarctic lake. *Limnology and Oceanography*, **56**: 1513–1524. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1513>
- Sabylina A.V. and Basov M.I. 2003.** Abiotic environmental factors, primary production and destruction of organic matter in lakes Karelia. In: N.N. Filatov, T.I. Regierand, V.Kh. Lifshits and Yu.V. Karpechko (Eds). Hydroecological issues of Karelia and the use of aquatic resources. Karelian Research Center of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 72–91. [In Russian].
- Salmi P. and Salonen K. 2015.** Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake. *Limnology and Oceanography*, **61**: 240–253. <https://doi.org/10.1002/lno.10214>
- Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M. and Gulati R.D. 2009.** Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology*, **43**(3): 609–616. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z>
- Senar O.E., Creed I.F. and Trick C.G. 2021.** Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes. *Aquatic Sciences*, **83**: 21. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00780-0>
- Sharma S., Richardson D.C., Woolway R.I., Imrit M.A., Bouffard D., Blagrove K., Daly J., Filazola A., Granin N., Korhonen J., Magnuson J., Marszelewski W., Matsuzaki S.-I.S., Perry W.,**

- Robertson D.M., Rudstam L.G., Weyhenmeyer G.A. and Yao H. 2021.** Loss of ice cover, shifting phenology, and more extreme events in Northern Hemisphere lakes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **126**: e2021JG00634. <https://doi.org/10.1029/2021JG006348>
- Sharov A. and Denisov D. 2021.** Algae of lakes in the European North of Russia. In: O.S. Pokrovsky, Y.V. Bepalaya, L.S. Shirokova and T.Ya. Vorobyeva (Eds). *Lake water: Properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in Northwest Russia)*. Nova Science Publishers, New York: 153–190.
- Sharov A.N., Nikulina V.N. and Maximov A.A. 2019.** Phytoplankton of a subarctic lake under climatic variability. *Regional Ecology*, **2**(56): 51–56. [In Russian]. <https://doi.org/10.30694/1026-5600-2019-2-51-56>
- Solomon C.T., Jones S.E., Weidel B.C., Buffam I., Fork M.L., Karlsson J., Larsen S., Lennon J.T., Read J.S., Sadro S. and Saros J.E. 2015.** Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: Current knowledge and future challenges. *Ecosystems*, **18**(3): 376–389. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9848-y>
- Straile D. and Stenseth N.C. 2007.** The North Atlantic Oscillation and ecology: links between historical time-series, and lessons regarding future climate warming. *Climate Research*, **34**(3): 259–262. <https://doi.org/10.3354/cr00702>
- Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Chekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R.E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P. and Ibelings B.W. 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*, **9**(2): 200–212. <https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1559582>
- Symon C., Arris L. and Heal B. (Eds). 2005.** ACIA. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, 1042 p.
- Vallentyne J.R. 1969.** Definition of a limnologist. *Limnology and Oceanography*, **14**(5): 815–815. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.5.0815>
- Winberg G.G. (Ed.). 1975.** Biological productivity of northern lakes. Part I. Lakes Krivoe and Krugloe. Nauka, Leningrad, 228 p. [In Russian].
- Wüest A., Pasche N., Ibelings B.W., Sharma S. and Filatov N. 2019.** Life under ice in Lake Onego (Russia) – an interdisciplinary winter limnology study. *Inland Waters*, **9**(2): 125–129. <https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1634450>