

РОЛЬ ТЕРМОГИДРОФИЗИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ХЛОРОФИЛЛА “А” В ВОДНОЙ ТОЛЩЕ МАЛОГО МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА

© 2021 г. Р. Э. Здоровеннов^{а, *}, Т. В. Ефремова^{а, **},
Н. И. Пальшин^{а, ***}, Г. Э. Здоровеннова^{а, ****}

^аИнститут водных проблем Севера ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Россия

*E-mail: romga@gmail.com

**E-mail: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

***E-mail: npalshin@mail.ru

****E-mail: zdorovennova@gmail.com

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.

После доработки 10.03.2021 г.

Принята к публикации 21.03.2021 г.

По результатам многолетних натурных измерений (2009–2019 гг.) исследована изменчивость концентраций хлорофилла “а” в водной толще небольшого оз. Вендюрского (Карелия) в период открытой воды. По данным измерений потоков солнечной радиации оценена глубина фотической зоны, а по измерениям температуры рассчитана устойчивость водной толщи озера (частота Брента–Вяйсяля). В соответствии с данными измерений флюорозондом показано, что, когда водная толща озера находится в состоянии гомотермии, концентрации хлорофилла “а” равномерно распределены по водному столбу, с некоторым повышением криптофитовых и сине-зеленых водорослей в пределах фотической зоны. При усилении термической стратификации и гравитационной устойчивости в водной толще озера ($N \geq 0.025$ рад/с) возрастает “мозаичность” в распределениях всех видов водорослей, максимальные концентрации хлорофилла “а” приурочены к поверхностному перемешанному слою, ниже слоя скачка температуры они резко снижаются. В составе планктонного сообщества озера по концентрации хлорофилла “а” весной и летом преобладают зеленые (в мае 30–50%, в июне 35–55%) и диатомовые водоросли (в мае 30–50%, в июне 17–47%). Осенью резко уменьшается доля зеленых до 5–20% и увеличивается доля диатомовых водорослей до 40–80%. В отдельные годы осенью наблюдается массовое развитие сине-зеленых (до 30–55%) и криптофитовых (до 40%) водорослей. Функционирование форелевого хозяйства на оз. Вендюрском в течение 12 лет не привело к значимым изменениям общей концентрации хлорофилла “а”. В исследованный период осенью (за исключением двух лет наблюдений) доля концентрации хлорофилла “а” диатомовых водорослей в процентном соотношении постепенно увеличивалась от 40–50 до 80%, доли зеленых, криптофитовых и сине-зеленых видов уменьшались.

Ключевые слова: малое озеро, температура воды, верхний перемешанный слой, коэффициент экстинкции, фотическая зона, хлорофилл “а”

DOI: 10.31857/S0869607121030083

ВВЕДЕНИЕ

Наблюдаемые изменения климата проявляются на водоемах умеренного пояса, главным образом, в уменьшении периода ледостава, повышении температуры поверхностного слоя водной толщи и усилении летней термической стратификации [21, 25].

Поступление биогенных элементов антропогенного происхождения, наряду с действием климатических факторов, изменяет условия среды обитания гидробионтов и способствует эвтрофированию водоемов. Значимым источником биогенных элементов, поступающих в водоемы суши и прибрежные воды морей, служит аквакультура, и, в частности, рыбоводство, стремительно развивающееся во всем мире [19].

В России широко развито выращивание радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum), причем более 70% российского производства этого вида рыбы выращивается в садках в водоемах Карелии. Объем товарного производства карельской садковой форели быстро растет: если в 2005 г. он не превышал 5 тыс. т, то в 2017 г. уже достиг 23 тыс. т [16].

Деятельность форелеводческих хозяйств отрицательно сказывается на состоянии озерных экосистем: увеличивается поступление в озера биогенных элементов, в придонных слоях накапливаются остатки корма и жизнедеятельности рыбы, ухудшаются кислородные условия, исчезают традиционные виды рыб, происходят перестройки в составе планктонного и бентосного сообществ, отмечается летнее “цветение” воды, заиление грунтов [5, 10]. Постоянно действующие негативные факторы среды могут привести к перестройкам озерных экосистем, что обуславливает необходимость организации постоянного мониторинга состояния водных объектов, используемых для целей аквакультуры [9, 15, 16].

На небольшом оз. Вендюрском, расположенном в южной Карелии, в течение 12 лет функционирует форелевое хозяйство, до начала деятельности которого трофический статус водоема по совокупности показателей (содержание хлорофилла, биомасса фитопланктона, первичная продукция, биомасса зоопланктона, бентоса и ихтиомасса) был определен как α -мезотрофный [4]. Форель в оз. Вендюрском разводится в садках, где производится ее кормление специальными кормами несколько раз в сутки. Как показано в работе [10] на примере оз. Сямозеро, возле форелевых садков наблюдается повышенная плотность скоплений рыб, питающихся остатками корма форели; также отмечено, что основными источниками загрязнения водоема с товарным выращиванием радужной форели выступают биогенные элементы (азот и фосфор) и продукты метаболизма рыб, что может способствовать активному развитию планктонного сообщества возле садков. Озеро Вендюрское служит удобным объектом для оценки действия форелевого хозяйства на озерную экосистему, поскольку на этом озере проводятся многолетние ежегодные комплексные измерения гидрофизических (температура воды — 1994–2019 гг., потоки фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) — 2013–2019 гг.) и химико-биологических (содержание растворенного кислорода — 2000–2019 гг., концентрация хлорофилла “а” — 2009–2019 гг.) параметров.

Концентрация хлорофилла “а” — показатель, с помощью которого можно проанализировать закономерности пространственного распределения клеток водорослей и динамику развития сообщества фитопланктона. Многолетняя динамика концентраций хлорофилла “а” в водах озера может служить индикатором изменения условий среды обитания планктона [22, 27].

Закономерности распределения хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского в период весенней подледной конвекции проанализированы в статье [12]. Однако до настоящего времени не было выполнено обобщения имеющихся многолетних данных (2009–2019 гг.) по концентрациям хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского в период открытой воды.

Цель данной работы — исследовать многолетнюю изменчивость концентраций хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского в период открытой воды, установить структурный состав сообщества фитопланктона, изучить влияние гидрофизических факторов (освещенность, температура воды, устойчивость водной толщи) на пространственное распределение хлорофилла “а” по водной толще водоема, а также оценить влияние форелевого хозяйства на сообщество фитопланктона.

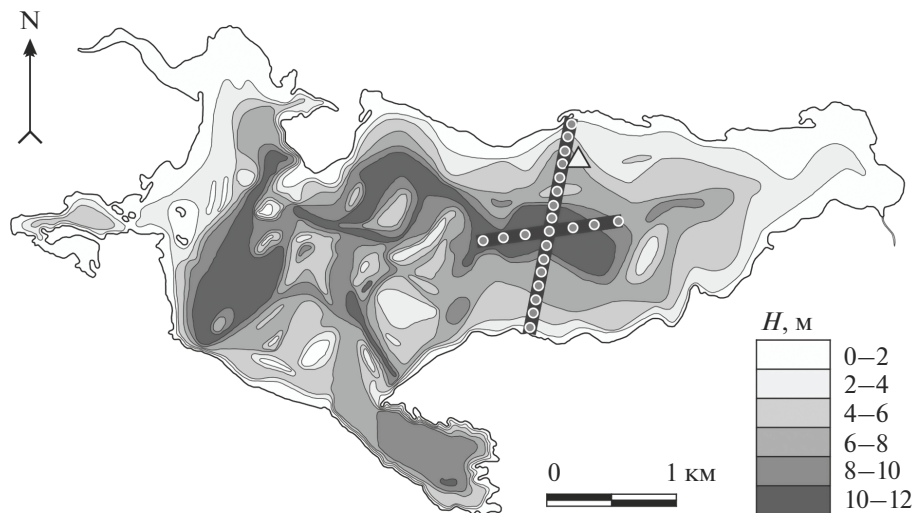


Рис. 1. Батиметрия оз. Вендюрского и положений станций измерений температуры воды и концентраций хлорофилла “а” (кружки), а также потоков солнечной радиации в водной толще озера (треугольник) в 2009–2019 гг.

Fig. 1. Bathymetry of Lake Vendyurskoe and the positions of the stations of measurements of water temperature and chlorophyll “a” concentrations (circles), as well as PAR fluxes within a water column (triangle) in 2009–2019.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДЫ

Измерения проводились на оз. Вендюрском, расположенном в южной части Карелии ($62^{\circ}10'–62^{\circ}20'$ с.ш., $33^{\circ}10'–33^{\circ}20'$ в.д.) (рис. 1). Лимнологические характеристики озера приведены в справочнике “Озера Карелии” [11]. Оз. Вендюрское может быть отнесено к классу полимиктических водоемов, поскольку в период открытой воды его водная толща неоднократно полностью перемешивается.

В весенний подледный период под действием конвективного перемешивания температура и содержание растворенных и взвешенных веществ по водному столбу выравниваются. Полное перемешивание до дна в глубоководных районах озера происходит только после окончания периода ледостава, что обычно наблюдается в первой декаде мая. В разные годы в зависимости от погодных условий весенняя гомотермия продолжается от нескольких дней до 3–4 недель [3]. На фоне радиационного прогрева поверхностных слоев водной толщи в озере формируется термическая стратификация, которая устанавливается от второй-третьей декад мая до середины-конца августа. При длительном существовании стратификации в придонных слоях центральной котловины озера развиваются анаэробные условия [2], являющиеся благоприятными для накопления минерального фосфора. В июне и июле на фоне прохождения циклонов периодически наблюдается полное перемешивание водной толщи озера; при этом может происходить поступление биогенных веществ в фотическую зону. Этап осеннего охлаждения начинается во второй половине августа, и до образования льда водная толща охлаждается в состоянии гомотермии. Установление ледового покрова в разные по погодным условиям годы наблюдается на озере с первой декады ноября до середины декабря.

В период открытой воды в 2009–2019 гг. на оз. Вендюрском проводились ежегодно по три сезонные съемки на станциях продольного и поперечного разрезов (см. рис. 1) — вес-

ной (май), летом (июнь) и осенью (сентябрь–октябрь). Измерялись температура воды и концентрация хлорофилла “а” по четырем группам фитопланктона (зеленые, диатомовые, криптофитовые и сине-зеленые водоросли). Измерения температуры проводились с помощью мультипараметрического зонда CTD-90М (точность по температуре $\pm 0.005^\circ\text{C}$), а концентрации хлорофилла “а” — с использованием погружного флуориметра BBE Moldaenke GmbH (диапазон измерений от 0 до 200 мкг Chl-a/л, разрешение 0.05 мкг Chl-a/л). Зондом BBE также измерялась температура воды (точность $\pm 0.01^\circ\text{C}$).

Значения частоты Брента–Вяйсяля были оценены по температурным данным, т.к. влияние изменения концентрации солей на плотность воды по водному столбу сказывается только в тонком придонном слое [20].

Одновременно проводились измерения потоков солнечной радиации в водной толще озера вблизи северного берега (см. рис. 1). Использовались ФАР-датчики “Alec Electronics” (Япония, диапазон измерений 0...5000 мкмоль/(м² с), точность $\pm 1\%$, разрешение 0.1 мкмоль/(м² с)), закрепленные на заякоренной леске на разных глубинах. Слой, охваченный наблюдениями, в разные годы изменялся в пределах от 0.2 до 3–7 м с дискретностью по вертикали между датчиками от 25 см до одного метра. Дискретность измерений радиации составляла одну минуту. За глубину фотической зоны принята глубина 1%-й облученности.

Коэффициент экстинкции солнечной радиации в толще воды (м⁻¹) оценивался по формуле:

$$k_w(z, z_1) = -\frac{1}{z_1 - z} \ln \left(\frac{E_d(z_1)}{E_d(z)} \right),$$

где z и z_1 — горизонты измерений, м, E_d — поток фотосинтетически активной солнечной радиации, мкмоль/(м² с).

В мае и июне 2013 г. в разных районах оз. Вендюрского проводились измерения прозрачности с помощью диска Секки.

Статистическая обработка данных осуществлялась в программе STATISTICA, были оценены медиана, 25 и 75% квартили и экстремальные значения рядов данных. По данным измерений на всех станциях рассчитывались средние значения концентрации хлорофилла “а” и коэффициенты вариации (отношение стандартного отклонения σ к среднему значению по выборке).

Погодные условия района исследований в 2008–2019 гг. в период с мая по октябрь были охарактеризованы по данным о температуре воздуха в приземном слое метеостанции “Петрозаводск” [13]. Для характеристики климатической изменчивости температуры воздуха в исследованные годы использовались данные среднемесячных температур воздуха за базовый период 1961–1990 гг., полученные на сайте Северо-Евразийского климатического центра [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Межгодовая изменчивость температуры воздуха по метеостанции Петрозаводск. Сравнение среднемесячных значений температуры воздуха по ГМС Петрозаводск в 2008–2019 гг. с климатической нормой 1961–1990 гг. показало, что период открытой воды в исследованные годы заметно отличался по температурному режиму (табл. 1). Наиболее теплым период открытой воды был в 2010, 2011, 2013 и 2018 гг., относительно холодным — в 2008 и 2017 гг., близким к норме — в 2019 г.

Освещенность водного столба оз. Вендюрского. Анализ данных полевых измерений потоков ФАР в водной толще оз. Вендюрского в период открытой воды в 2013–2019 гг. показал, что поток ФАР быстро уменьшался с увеличением глубины: глубже 3 м значения освещенности были близки к нулю во все изученные сезоны (рис. 2).

Таблица 1. Отклонение среднемесячной температуры воздуха в приземном слое ($^{\circ}\text{C}$) по данным ГМС “Петрозаводск” в мае–октябре и суммарное отклонение за эти месяцы (V–X) от климатической нормы 1961–1990 гг. в 2008–2019 гг. (жирный шрифт – отрицательное отклонение)

Table 1. Deviation relative to the baseline (1961–1990) of the monthly air temperature in May–October and the total deviation for these months (V–X) in 2008–2019 ($^{\circ}\text{C}$) according to the Petrozavodsk meteorological station data (bold type correspond to negative deviation)

Год	Месяцы						
	V	VI	VII	VIII	IX	X	V-X
2008	–1.2	–1.1	–0.1	–0.8	–0.7	3.2	–0.9
2009	2.2	–0.6	0.3	0.6	3.1	–1.4	4.2
2010	2.9	–0.3	6.2	3.0	1.4	0.3	13.5
2011	0.8	2.0	4.0	0.9	1.9	2.1	11.7
2012	1.6	0.1	1.3	0.3	1.9	0.5	5.7
2013	2.7	3.6	0.8	2.4	0.4	1.5	11.4
2014	1.7	–0.9	2.3	2.8	2.5	–1.3	7.1
2015	2.0	0.7	–1.8	1.5	3.0	0.2	5.6
2016	4.3	0.7	2.4	1.3	1.2	–0.5	9.4
2017	–3.4	–1.8	–0.6	1.9	1.0	–0.1	–3.0
2018	4.1	0.0	2.5	2.9	2.6	1.5	13.6
2019	0.7	3.0	–2.6	–0.6	0.8	–0.5	0.8

Максимальные значения коэффициента экстинкции отмечались в поверхностном метровом слое оз. Вендюрского, где достигали $1.3\text{--}2.1\text{ м}^{-1}$. В слое 1–3 м значения коэффициента экстинкции составляли $0.5\text{--}1.1\text{ м}^{-1}$. Измерения облученности, проведенные в начале 1980-х гг., показали, что осредненные по водному столбу оз. Вендюрского значения показателя ослабления света для летнего периода составляют 0.82 м^{-1} [18]. Полученные нами оценки достаточно близки к этой величине.

Прозрачность озер, как и ее изменения в годовом цикле, зависят от ряда факторов, таких как количество органического вещества, взвеси, загрязняющих веществ, клеток водорослей. Измерения глубины диска Секки в мае и июне 2013 г. в разных участках оз. Вендюрского показали, что прозрачность воды увеличилась от 2.5 до 3.7 м в течение нескольких недель, предположительно, на фоне ослабления фотосинтеза и уменьшения биомассы фитопланктона. Кроме того, по всей видимости, в этот период уменьшилось количество растворенного и взвешенного вещества, поступавшего в озеро с водосбора во время весеннего таяния.

Вклад хлорофилла в ослабление потоков солнечной радиации в водной толще установлен для ряда озер Западной Сибири [17] и Забайкалья [1]. Показано также, что, вклад взвешенного вещества может достигать 90% в ослаблении потоков солнечной радиации в водной толще, заметно превышая вклад желтого вещества (6–40%) и хлорофилла (2–35%) [17].

Температура воды, устойчивость водного столба и концентрация хлорофилла “а”. В 2009–2019 гг. в периоды проведения измерений весной и летом водная толща оз. Вендюрского находилась в состоянии слабой стратификации или гомотермии, осенью – в состоянии гомотермии. Усиление устойчивости водного столба отражалось в распределении клеток водорослей по вертикали. Измерения концентрации хлорофилла “а” в период открытой воды в 2009–2019 гг. показали пространственную неоднородность в распределении клеток фитопланктона как по водному столбу, так и по площади озера. На рис. 3 приведены статистические характеристики концентрации хлорофилла “а” и

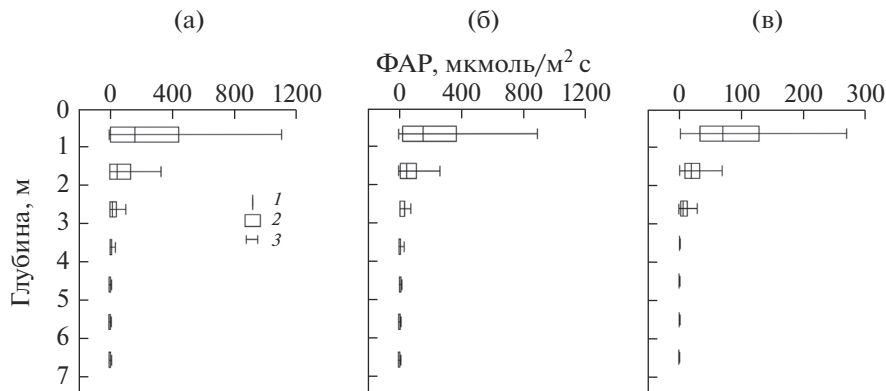


Рис. 2. Статистические характеристики распределения потока ФАР в водной толще оз. Вендюрского за светлое время суток на разных глубинах по данным измерений в 2013–2019 гг.: (а) – весна (май), (б) – лето (июнь), (в) – осень (октябрь); 1 – медиана, 2 – 25 и 75% квантили, 3 – экстремальные значения (выбросы).
Fig. 2. Statistical characteristics of the distribution of the PAR flux in the water column of Lake Vendyurskoe during day time at different depths according to measurements in 2013–2019: (a) – spring (May), (б) – summer (June), (в) – autumn (October); 1 – median, 2 – 25 and 75% quartiles, 3 – extreme values (outliers).

температуры воды в разные сезоны в водной толще оз. Вендюрского по данным измерений на станциях продольного и поперечного разрезов. В период открытой воды концентрация хлорофилла “а” в среднем по водному столбу составляла 2–4 мкг/л, максимальные значения не превышали 7 мкг/л.

По результатам исследований в безледоставный период в 1980-е гг. было установлено, что концентрация хлорофилла “а” в водной толще оз. Вендюрского изменялась в широких пределах: от 0.4 до 9.4 мг/м³, со средними значениями от 2.3 до 3.2 мг/м³ [6–8]. Эти данные достаточно хорошо согласуются с полученными нами значениями, что может свидетельствовать о том, что более чем десятилетнее функционирование форе-левого хозяйства на оз. Вендюрском не привело к значимым изменениям общей кон-центрации хлорофилла “а” в его водах.

Анализ данных по вертикальному распределению температуры воды, потоков сол-нечной радиации и хлорофилла “а” в водной толще оз. Вендюрского позволил устано-вить, что в периоды, когда стратификация усиливалась, максимальные концентрации хлорофилла “а” отмечались в поверхностном перемешанном слое (ППС), включая слой воды заметно ниже фотической зоны.

Например, в период проведения измерений 22 июня 2019 г. поток ФАР достигал 2000 мкмоль/(м² с) в верхнем метровом слое водной толщи, быстро убывая с увели-чением глубины до близких к нулю значений на глубинах более 3 м (рис. 4а). Толщина ППС составляла около 5–6 м. Концентрация хлорофилла “а” была практически рав-номерно распределена по ППС, достигая 3–4 мкг/л, и уменьшалась на порядок ниже этого слоя. Как тяжелые (диатомовые) и легкие (сине-зеленые) неспособные к само-стоятельному передвижению виды водорослей, так и подвижные (криптофитовые) [23] массово встречались по всей толщине ППС, в том числе заметно ниже фотиче-ской зоны, что служит косвенным свидетельством влияния на их распределение вет-ро-волнового перемешивания. Глубже ППС подвижные виды водорослей не встреча-лись; основу фитопланктона в придонных слоях составляли тяжелые диатомовые во-доросли.

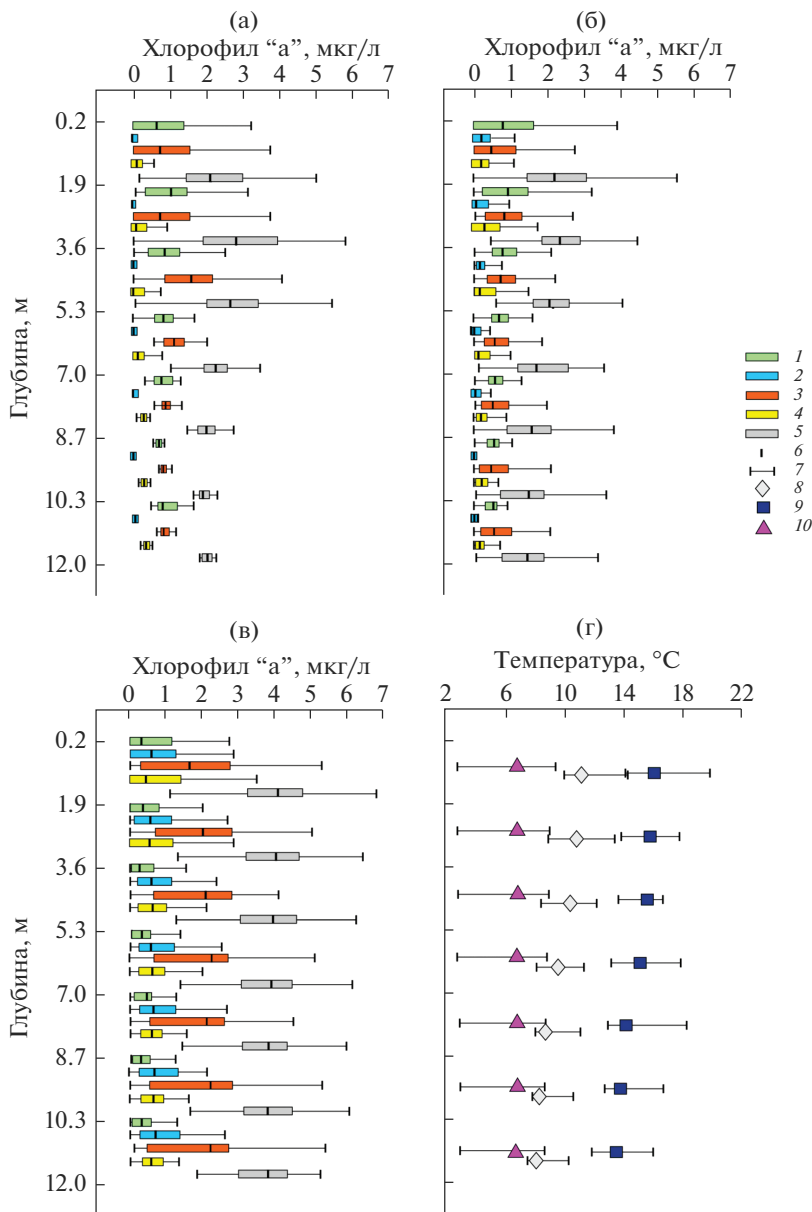


Рис. 3. Статистические характеристики концентрации хлорофилла “а” по данным ВВЕ ((а) – весна, (б) – лето, (в) – осень) и температуры воды по данным зонда CTD-90М (г) на разных горизонтах водной толщи озера Вендюрского в 2009–2019 гг. по данным измерений на 22 станциях продольного и поперечного разрезов. 25 и 75% квантили по группам планктона: 1 – зеленые водоросли, 2 – сине-зеленые водоросли, 3 – диатомовые водоросли, 4 – криптофитовые водоросли; 5 – общая концентрация хлорофилла “а”; 6 – медиана; 7 – экстремальные значения (выбросы); 8 – весна; 9 – лето; 10 – осень.

Fig. 3. Statistical characteristics of the concentration of chlorophyll “a” according to BBE data ((a) – spring, (б) – summer, (в) – autumn) and water temperature according to CTD-90M data (г) at different depths in Lake Vendyurskoe in 2009–2019 according to measurements at 22 stations of longitudinal and cross sections. 25 and 75% quartiles by plankton groups: 1 – green, 2 – cyanobacteria, 3 – diatoms, 4 – cryptophyta; 5 – total concentration of chlorophyll “a”; 6 – median; 7 – extreme values (emissions); 8 – spring; 9 – summer; 10 – autumn.

Сходный характер распределения хлорофилла “а” по водному столбу наблюдается в оз. Вендюрском в период весенней подледной конвекции: концентрация хлорофилла “а” практически однородно распределяется по конвективно-перемешанному слою, даже когда его толщина становится больше фотической зоны, с резким уменьшением ниже и выше этого слоя [12]. Влияние конвективных токов и адвективного переноса на распределение клеток водорослей показано и для других покрытых льдом озер [24, 26].

На этапе осеннего охлаждения, когда водная толща оз. Вендюрского полностью перемешана под действием ветра и конвекции, хлорофилл “а” распределен относительно однородно по водному столбу.

Например, в октябре 2019 г. (рис. 4б) при практически однородном распределении температуры воды по водному столбу концентрация общего хлорофилла “а” незначительно увеличивалась от 1.0–2.5 мкг/л (с выбросами до 3.1 мкг/л) в поверхностных слоях озера до 1.8–3.0 мкг/л (с выбросами до 5.5 мкг/л) в придонных. Освещенность водного столба была очень низкой – в поверхностном метровом слое озера потоки солнечной радиации достигали 40–70 мкмоль/(м² с), глубже 2 м – не превышали 10 мкмоль/(м² с). Концентрация хлорофилла “а” диатомовых водорослей увеличивалась с ростом глубины от 1.0–1.5 мкг/л в поверхностных слоях до 1.5–2.5 мкг/л ниже 5–6 м, с выбросами в придонных слоях некоторых станций до 3.0–3.5 мкг/л. Зеленые и криптофитовые водоросли также были практически однородно распределены по водному столбу, однако в поверхностных наиболее освещенных слоях озера концентрация зеленых местами была повышена до 1–2 мкг/л, криптофитовых – до 1 мкг/л. Сине-зеленые водоросли, при невысоких значениях концентраций хлорофилла “а” по водному столбу (0.5 мкг/л), в придонных слоях некоторых станций встречались в больших количествах – до 2–5 мкг/л.

Анализ данных весенних, летних и осенних измерений в разные годы позволил установить, что от весны к лету и осени происходят заметные изменения в составе планктонного сообщества оз. Вендюрского (рис. 5). Кроме того, выявлена межгодовая изменчивость состава фитопланктонного сообщества для каждого из сезонов, объяснить которую можно тем, что измерения проводились в разные годы при отличающихся погодных условиях, разной температуре воды (4.5–11.7°C весной, 14.3–19.1°C летом и 2.3–14.7°C осенью) и устойчивости водной толщи (значения частоты Брента–Вяйсяля изменялись в пределах 0.002–0.027 рад/с весной и ранним летом и 0.000–0.003 рад/с осенью) и, предположительно, на разных стадиях сезонного развития планктона.

Наблюдения в весенний сезон (май) проводились в течение четырех лет (рис. 5), заметно отличающихся по погодным условиям, а также по температуре воды в период проведения измерений. Самые низкие концентрации хлорофилла “а” (1.6 мкг/л) наблюдались в мае 2008 г., наиболее холодном среди рассмотренных лет (см. табл. 1), а также в 2013 г. (2 мкг/л), когда измерения проводились при самой низкой температуре воды (+4.5°C) всего через пять суток после освобождения озера ото льда.

При измерениях 8 мая 2013 г. водная толща была почти полностью перемешана ($N = 0.002$ рад/с). Концентрация суммарного хлорофилла “а” составляла около 2 мкг/л по водному столбу и была почти в три раза больше, чем в третьей декаде апреля 2013 г. (0.6 мкг/л) [12], что свидетельствует о существенном приросте клеток фитопланктона после очищения озера ото льда в этом году. Интересно, что в период с 20 апреля по 8 мая 2013 г. в течение всего трех недель заметно изменился состав планктонного сообщества: при неизменно высокой доле зеленых водорослей (51–53%), резко увеличилась доля диатомовых от 9.5 до 33%, и уменьшились доли сине-зеленых (от 20 до 4%) и криптофитовых (от 16 до 12%) видов.

В процентном соотношении по концентрации хлорофилла “а” в весенний период во все годы наблюдений преобладали диатомовые (53–57%) и зеленые (32–36%) виды

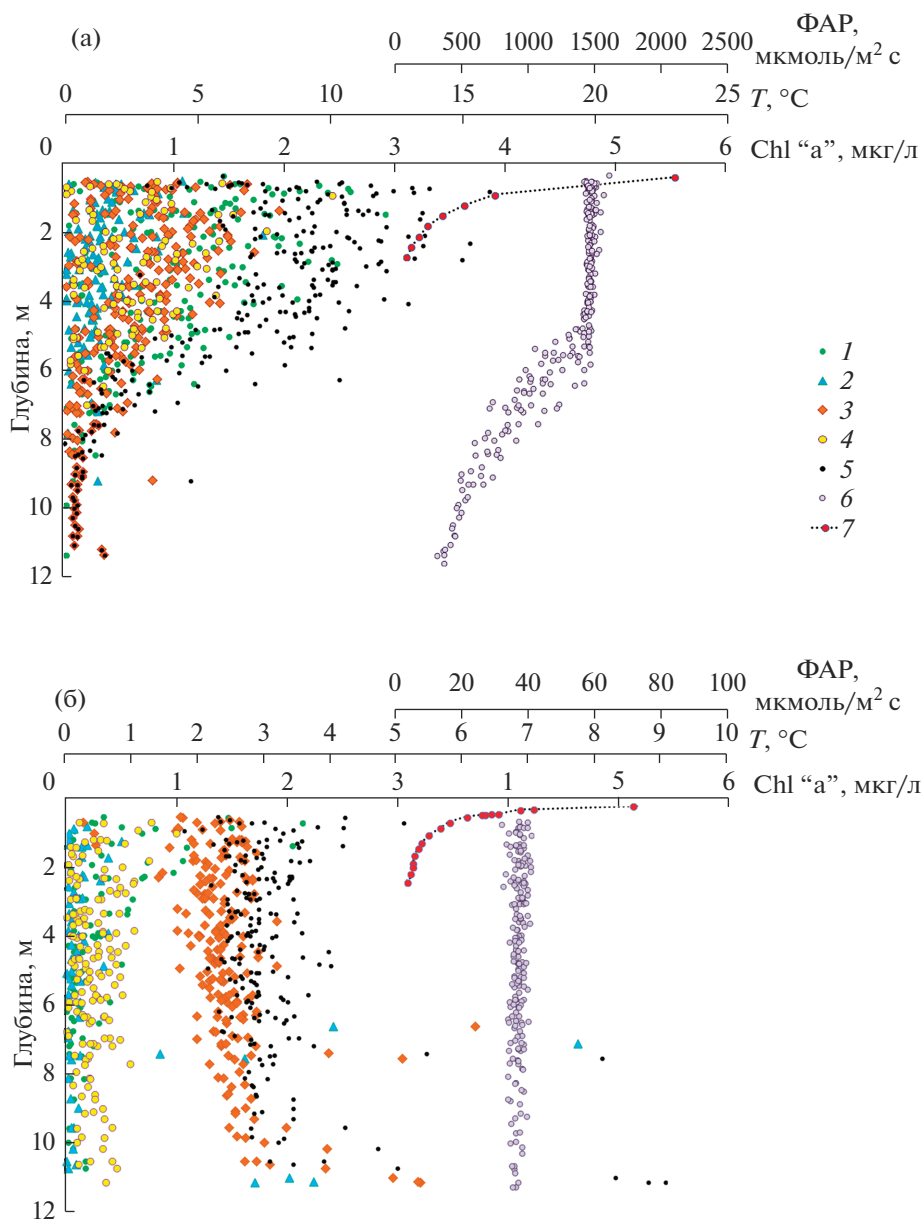


Рис. 4. Концентрация хлорофилла "а" (1 – зеленые водоросли, 2 – сине-зеленые водоросли, 3 – диатомовые водоросли, 4 – криптофитовые водоросли, 5 – общая концентрация); температура воды (6) и поток ФАР (7) в водной толще озера Вендюрского 22 июня 2019 г. (а) и 9 октября 2019 г. (б). Масштаб осей температуры и ФАР на диаграммах (а) и (б) отличается. Данные по температуре воды и концентрации хлорофилла "а" измерены зондом ВВЕ на станциях продольного и поперечного разрезов.

Fig. 4. Concentration of chlorophyll "a" (1 – green algae, 2 – cyanobacteria, 3 – diatoms, 4 – cryptophyta, 5 – total concentration), water temperature (6) and PAR flux (7) in the water column of Vendyurskoe Lake on June 22, 2019 (a) and October 9, 2019 (b). The scale of the axes of temperature and PAR on diagrams (a) and (b) is different. Data on water temperature and chlorophyll "a" concentration were measured by the BBE probe at the stations of the longitudinal and cross sections.

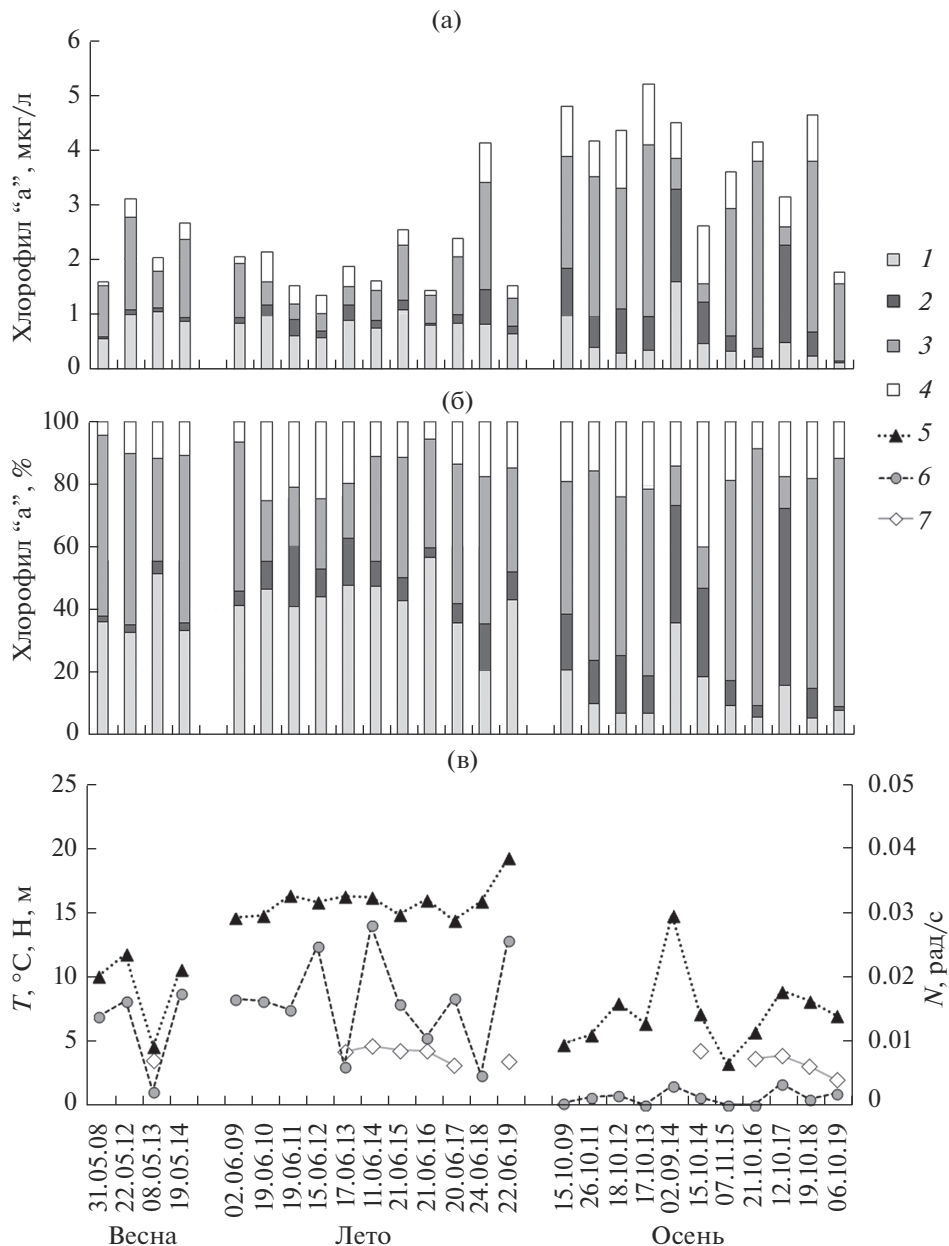


Рис. 5. Концентрация хлорофилла “а” (а) и его процентное соотношение (б) по группам водорослей (1 – зеленые, 2 – сине-зеленые, 3 – диатомовые, 4 – криптофитовые), а также температура воды, устойчивость водного столба и глубина фотической зоны (в) в оз. Вендюрском в разные сезоны периода открытой воды: 5 – средняя температура столба воды, 6 – частота Брента–Вайсяля, 7 – глубина фотической зоны.

Fig. 5. Concentration of chlorophyll “a” (a) and its percentage ratio (b) by groups of algae (1 – green, 2 – cyanobacteria, 3 – diatoms, 4 – cryptophyta), as well as water temperature, stability of the water column and a depth of euphotic zone (v) in Lake Vendyurskoe in different seasons of the open water period: 5 – average water column temperature, 6 – Brent–Väisälä frequency, 7 – depth of the photic zone.

водорослей, за исключением мая 2013 г., когда доля диатомовых не превышала 33%, а зеленых была более 51%. Доли сине-зеленых и криптофитовых водорослей весной составляли примерно 2–4 и 5–12% соответственно.

В 2012, 2013 и 2014 гг. были проведены последовательные съемки в мае и июне, позволившие установить, что в период между съемками (20–40 сут) концентрация хлорофилла “а” в озере уменьшилась на 56, 7 и 39% соответственно. При этом отмечалось уменьшение доли диатомовых водорослей до 17–33% и зеленых до 44–47%; доли сине-зеленых и криптофитовых видов увеличились до 8–15 и 11–25% соответственно.

В годы исследований концентрация хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского в летний период составляла 1.35–2.55 мкг/л, за исключением июня 2018 г., когда этот показатель превышал 4.1 мкг/л. Предположительно, такое резкое увеличение концентраций хлорофилла “а” в водах озера в июне 2018 г. было связано с доступностью биогенных элементов и массовым развитием диатомовых, сине-зеленых и криптофитовых видов водорослей. При соизмеримых с другими годами значениях концентрации хлорофилла “а” зеленых водорослей, в июне 2018 г. концентрация хлорофилла “а” диатомовых (более 1.9 мкг/л), криптофитовых (0.73 мкг/л) и сине-зеленых водорослей (0.62 мкг/л) была в 2–4 раза выше. В составе планктонного сообщества в июне 2018 г. доля зеленых водорослей была минимальной – 20%, по сравнению с 36–56% в другие годы. Найти связь массового развития водорослей в июне 2018 г. с температурой воды, устойчивостью водной толщи или погодными условиями района исследований не удалось. В частности, в июне 2013 г. со сходными по температуре воды и устойчивости водной толщи условиями (рис. 5а), концентрация хлорофилла “а” была более чем в два раза ниже, чем в июне 2018 г. Если рассматривать погодные условия двух последовательных месяцев мая и июня, то сходная ситуация наблюдалась в 2016 г. (жаркий май, близкий к норме июнь) (см. табл. 1), однако концентрация хлорофилла “а” в июне 2016 г. также была вдвое меньше, чем в июне 2018 г.

В целом для летнего периода характерно следующее соотношение видов водорослей: доля зеленых составляет 35–56% (без учета июня 2018 г.), диатомовых 17–47%, сине-зеленых 3–19%, криптофитовых 6–25%. За все рассмотренные годы минимальная доля диатомовых – 17–22% – наблюдалась в июне 2010–2013 гг., при этом увеличивалась доля криптофитовых до 20–25% и сине-зеленых до 9–19%. Повышенные концентрации хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского в летний период наблюдаются в годы с массовым развитием диатомовых водорослей.

При усилении термической стратификации и гравитационной устойчивости водной толщи озера ($N \geq 0.025$ рад/с), например, 15.06.2012, 11.06.2014 и 22.06.2019 г., наблюдались невысокие значения концентрации хлорофилла “а” – 1.35–1.65 мкг/л. При этом возрастала “мозаичность” в распределениях всех видов водорослей по водному столбу.

Максимальные концентрации хлорофилла “а” наблюдались в верхнем освещенном слое, существенно снижаясь под термоклином на глубинах больше 6 м. Оценки коэффициентов вариации хлорофилла “а” при усилении устойчивости водной толщи составляли от 0.4 до 0.6. Наоборот, при уменьшении термической стратификации 17.06.2013 г. и 24.06.2018 г. и частоты Брента–Вяйсяля до 0.005–0.006 рад/с коэффициенты вариации снижались до 0.29 и 0.17 соответственно.

Осенью концентрация хлорофилла “а” возрастала по сравнению с летом почти в два раза и составляла в среднем за весь многолетний период 3.9 мкг/л. Исключение составлял октябрь 2019 г., когда концентрация хлорофилла “а” не превышала 1.8 мкг/л и увеличилась по сравнению с июнем этого года всего на 16%. С чем было связано такое “подавленное” состояние планктонного сообщества в октябре 2019 г., неясно, так как, например, в октябре 2016 г., со сходными погодными условиями (см. табл. 1), а также значениями температуры воды, устойчивости водной толщи и процентного соотношения видов водорослей, концентрация хлорофилла “а” была в два

раза выше. Концентрация диатомовых увеличивалась осенью до 1.4–3.4 мкг/л во все годы, за исключением октября 2014 и 2017 гг., когда была заметно меньше (0.3–0.6 мкг/л). Концентрация зеленых осенью не превышала 0.5 мкг/л (за исключением октября 2009 и сентября 2014 г.). Концентрации сине-зеленых и криптофитовых водорослей увеличивались и достигали в отдельные годы 1.1 и 1.8 мкг/л соответственно.

В процентном отношении состав осеннего планктона характеризовался следующими чертами. Доля зеленых водорослей была заметно меньше, чем летом, и составляла 5–20% (исключение — начало сентября 2014 г.), доля криптофитовых увеличивалась и составляла 9–40% (в среднем за все годы измерений в осенний период 19%). Доля диатомовых водорослей составляла 40–80%, за исключением двух лет — 2014 и 2017 — когда не превышала 10–13%. В эти же два года доля сине-зеленых водорослей резко увеличивалась до 30–55%.

Если не учитывать 2014 и 2017 гг., то можно проследить прирост хлорофилла “а” диатомовых видов водорослей: в период с 2009 по 2013 г. они составляли 42–60%, в 2015 и 2016 гг. — 64–82%, в 2018 и 2019 гг. — 67–79% (см. рис. 5б). В эти же годы наблюдалось уменьшение концентрации хлорофилла “а” и долей процентного соотношения зеленых водорослей.

Какой-либо связи прозрачности водной толщи с концентрацией хлорофилла “а” в водах оз. Вендюрского как для летнего, так и для осеннего периодов обнаружено не было (см. рис. 5в). Можно отметить лишь уменьшение глубины фотической зоны в июне и октябре 2017–2019 гг. по сравнению с другими годами исследований. Не ясно, связано ли это с деятельностью форелевого хозяйства или с сезонным изменением прозрачности вод озера.

Очевидной связи с погодными условиями лета и осени (см. таблицу), концентрацией хлорофилла “а” и процентным соотношением видов водорослей (см. рис. 5а, 5б) в водах оз. Вендюрского выявлено не было. Например, отмечено, что в самый холодный по температуре воздуха за период открытой воды (с мая по октябрь) 2017 г. концентрация хлорофилла “а” летом была несколько выше, чем в наиболее теплые 2010, 2011 и 2013 гг., но заметно ниже, чем в теплый 2018 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Термодинамика водной толщи оз. Вендюрского, формирующаяся в результате взаимодействия с атмосферой, оказывает заметное влияние на распределение клеток водорослей по водному столбу. В периоды усиления термической стратификации максимальная концентрация хлорофилла “а” отмечается в поверхностном перемешанном слое, ниже — резко уменьшается. Ниже перемешанного слоя легкие и подвижные виды водорослей практически не встречаются, в отличие от тяжелых диатомовых, которые частично выпадают из перемешанного слоя. В периоды гомотермии концентрация хлорофилла “а” практически однородна по водному столбу с небольшим увеличением к придонным слоям. При этом как подвижные, так и неподвижные виды водорослей распределены по водному столбу практически однородно, однако для подвижных видов отмечено некоторое увеличение в пределах поверхностных наиболее освещенных слоев озера.

В составе планктонного сообщества выявлены сезонные изменения от весеннего состояния до летнего и осеннего. В весеннем и летнем составе сообществ преобладают зеленые и диатомовые водоросли, в осеннем — диатомовые. Весной минимальное развитие получают сине-зеленые и криптофитовые водоросли, осенью их роль возрастает.

Более чем десятилетнее функционирование форелевого хозяйства на оз. Вендюрском не привело к значимым изменениям общей концентрации хлорофилла “а” в период открытой воды. В годы исследований для летнего и осеннего сезонов была выявлена заметная межгодовая изменчивость как концентрации хлорофилла “а”, так и со-

отношения четырех видов фитопланктона (зеленых, диатомовых, сине-зеленых и криптофитовых водорослей). Можно отметить перестройку в осеннем состоянии фитопланктона: в процентном соотношении концентрация хлорофилла “а” диатомовых водорослей на протяжении десятилетнего периода постепенно возрастала, тогда как доли зеленых, криптофитовых и сине-зеленых видов уменьшались.

Для лучшего понимания закономерностей сезонного и межгодового изменения концентраций хлорофилла “а” и состава планктонного сообщества оз. Вендюрского требуются дальнейшие исследования, включающие химический анализ вод озера (с определением биогенных элементов).

Необходимо продолжать ежегодные комплексные исследования состава планктонного сообщества оз. Вендюрского и гидрофизических параметров, определяющих среду его обитания (температура воды, освещенность водного столба), для своевременного обнаружения влияния форелевого хозяйства на экосистему озера.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института водных проблем Севера – обособленного подразделения ФГБУН ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вологдин М.П. Гидрооптические особенности малых озер Забайкалья (на примере Иваново-Арахлейских). Новосибирск: Наука, 1981. 136 с.
2. Гавриленко Г.Г., Здоровеннова Г.Э., Волков С.Ю., Богданов С.Р., Здоровеннов С.Р. Устойчивость водной массы и ее влияние на кислородный режим полимиктического озера // Геополитика и экогеодинамика регионов. 2018. Т. 4(14). № 1. С. 57–71.
3. Здоровеннова Г.Э., Гавриленко Г.Г., Здоровеннов Р.Э., Маммарелла И., Ояла А., Хейсканен Ю., Тержевик А.Ю. Эволюция температуры водной толщи бореальных озер на фоне изменений регионального климата // Изв. РГО. 2017. Т. 149. Вып. 6. С. 59–74.
4. Ильмаст Н.В., Китаев С.П., Кучко В.Я., Павловский С. А. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 92 с.
5. Китаев С.П., Стерлигова О.П., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную экосистему реки Лижма (бассейн Онежского озера) // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 92–99.
6. Коваленко В.Н. Содержание хлорофилла в озерах Вендюрско-Вохтозерской группы // Исследование озерно-речных систем Карелии. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск, 1982. С. 36–40.
7. Коваленко В.Н. Содержание хлорофилла и продукционные процессы в различных по трофности озерах // Органическое вещество и биогенные элементы в водах Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 165–177.
8. Коваленко В.Н., Сергеева Г.А. Внутригодовая динамика содержания хлорофилла и первичной продукции в озерах Вендюрско-Вохтозерской группы // Тезисы докладов 2-й республиканской конференции молодых ученых Карелии по рыбохозяйственным исследованиям внутренних водоемов, Петрозаводск, 1980. С. 15–17.
9. Кучко Я.А., Савосин Е.С. Оценка состояния сообществ зоопланктона и макрозообентоса экосистемы Маслозера в зоне размещения форелевого хозяйства // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. № 5(172). С. 10–19.
10. Миланчук Н.П., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П., Распутин Е.Н., Филатов И.В. Рыбное население Сямозера в районе форелевого хозяйства // Труды КарНЦ РАН. № 11. Сер. Экологические исследования. 2019. С. 42–49.
11. Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
12. Пальшин Н.И., Здоровеннова Г.Э., Здоровеннов Р.Э., Ефремова Т.В., Гавриленко Г.Г., Тержевик А.Ю. Влияние весенней подледной освещенности и конвективного перемешивания на распределение хлорофилла “а” в малом мезотрофном озере // Водные ресурсы. 2019. Т. 46. № 3. С. 259–269.
13. Расписание погоды. URL: <http://rp5.ru> (дата обращения: 19.02.2021).
14. Северо-Евразийский климатический центр. URL: <http://seakc.meteoinfo.ru/actuals> (дата обращения: 19.02.2021).
15. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Савосин Е.С. Состояние пресноводной экосистемы при товарном выращивании радужной форели в озере Верхнее Пулонгское (Северная Карелия) // Вопросы рыболовства. 2015. 16(1). С. 126–132.

16. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Комулайнен С.Ф., Савосин Е.С., Барышев И.А. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с
17. Суторихин И.А., Букастый В.И., Акулова О.Б. Спектральный вклад компонентов озерной воды в показатель ослабления света в разнотипных водоемах юга Западной Сибири // Изв. АлтГУ. Серия Физика. 2015. № 1-1(85). С. 59–63.
18. Чехин Л.П. Световой режим водоемов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. 130 с.
19. FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. In brief. Sustainability in action. Rome.
<https://doi.org/10.4060/ca9231en>
20. Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Glinsky A., Palshin N., Petrov M. A field study of Thermo- and Hydrodynamics in three Small Karelian Lakes during winter 1994/1995 / Department of Water Resources Engineering. Institute of Technology. University of Lund, 1996. № 3197. 220 p.
21. O'Reilly C. M., Sharma S., Gray D. et al. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // *Geophys. Res. Lett.* 2015. V. 42. I. 24. P. 10773–10781.
<https://doi.org/10.1002/2015GL066235>
22. Reavie E.D., Barbiero R.P., Allinger L.E., Warren G.J. Phytoplankton trends in the Great Lakes, 2001–2011 // *J. Great Lake Res.* 2014. 40. P. 618–639.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.04.013>
23. Reynolds C. Ecology of phytoplankton. Cambridge Univ. Press, 2006. 535 p.
24. Salmi P., Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake // *Limnol. Oceanogr.* 2016. 61(1). P. 240–253.
<https://doi.org/10.1002/lno.10214>
25. Sharma S., Blagrove K., Magnuson J.J. et al. Widespread loss of lake ice around the Northern Hemisphere in a warming world // *Nat. Clim. Chang.* 2019. 9. P. 227–231
<https://doi.org/10.1038/s41558-018-0393-5>
26. Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Tchekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R. E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B.W. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in large Lake Onego (Russia) // *Inland Waters.* 2019. 9(2). P. 193–204,
<https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1559582>
27. Yang Y., Colom W., Pierson D., Pettersson K. Water column stability and summer phytoplankton dynamics in a temperate lake (Lake Erken, Sweden) // *Inland Waters.* 2016. 6. P. 499–508.
<https://doi.org/10.5268/IW-6.4.874>

The Role of Thermohydrophysical Processes in the Distribution of Chlorophyll “a” in a Water Column of a Small Mesotrophic Lake

R. E. Zdorovenov^{1, *}, T. V. Efremova^{1, **}, N. I. Palshin^{1, ***}, and G. E. Zdorovenova^{1, ****}

¹*Northern water problems Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia*

*E-mail: romga@gmail.com

**E-mail: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

***E-mail: npalshin@mail.ru

****E-mail: zdorovenova@gmail.com

Based on the results of long-term field measurements (2009–2019), the variability of the concentrations of chlorophyll “a” in the water column of a small lake Vendyurskoe (Karelia) during the open water period was investigated. The depth of the euphotic zone was estimated based on the solar radiation fluxes, and the stability of the lake’s water column (Brent-Väisälä frequency) was calculated based on water temperature. When water mass was in a state of homothermy, the concentration of chlorophyll “a” was evenly distributed over the water column, with some increase of cryptophytes and cyanobacteria within the euphotic zone. When thermal stratification developed and gravitational stability in the water column increased ($N \geq 0.025$ rad/s), the heterogeneity of chlorophyll “a” distribution within a water column appeared, the maximum concentrations of chlorophyll “a” were fixed within a surface mixed layer, and below the thermocline, the concentrations sharply decreased. Green algae (30–50% in May, 35–55% in June) and diatoms (30–50% in May, 17–47% in June) prevailed in the composition of the plankton community (in terms of chlorophyll “a” con-

centration) in spring and summer. In autumn, the proportion of green algae sharply decreased to 5–20% and the proportion of diatoms increased to 40–80%. In some years, in autumn, there was a massive development of cyanobacteria (up to 30–55%) and cryptophytes (up to 40%). The functioning of the trout farm on the lake Vendyurskoe for 12 years did not lead to significant changes in the total concentration of chlorophyll "a". During the study period in autumn (except for two years of observations), the proportion of diatoms chlorophyll "a" concentration gradually increased from 40–50 to 80%, the proportion of green algae, cryptophytes and cyanobacteria decreased.

Keywords: small lake, water temperature, upper mixed layer, extinction coefficient, photic zone, chlorophyll "a"

REFERENCES

1. *Vologdin M.P.* Hidroopticheskie osobennosti malyh ozer Zabajkal'ya (na primere Ivano-Arahlejskih). Novosibirsk: Nauka, 1981. 136 s.
2. *Gavrilenko G.G., Zdorovenнова G.E., Volkov S.Yu., Bogdanov S.R., Zdorovenнов S.R.* Ustojchivost' vodnoj massy i ee vliyanie na kislородnyj rezhim polimikticheskogo ozera // Geopolitika i ekogeodinamika regionov. 2018. T 4(14). № 1. S. 57–71.
3. *Zdorovenнова G.E., Gavrilenko G.G., Zdorovenнов R.E., Mammarella I., Oyala A., Heiskanen J., Terzhevik A.Yu.* Evolyuciya temperatury vodnoj tolshchi boreal'nyh ozer na fone izmenenij regional'nogo klimata // Izv. RGO. 2017. T. 149. V. 6. S. 59–74.
4. *Il'mast N.V., Kitaev S.P., Kuchko V.Ya., Pavlovskij S.A.* Hidroekologiya raznotipnyh ozer yuzhnoj Karelii. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2008. 92 s.
5. *Kitaev S.P., Sterligova O.P., Pavlovskij S.A., Komulajnen S.F., Kuchko Ya.A.* Ocenka vliyaniya forelevoj fermy na ozerno-rechnuyu ekosistemu reki Lizhma (bassejn Onezhskogo ozera) // Biologiya vnutrennih vod. 2003. № 2. S. 92–99.
6. *Kovalenko V.N.* Soderzhanie hlorofilla v ozerah Vendyursko Vohtozerskoj grupy // Issledovanie ozerno-rechnyh sistem Karelii. Operativno-informacionnye materialy. Petrozavodsk, 1982. S. 36–40.
7. *Kovalenko V.N.* Soderzhanie hlorofilla i produkcionnye processy v razlichnyh po trofnosti ozerah // Organicheskoe veshchestvo i biogennye elementy v vodah Karelii. Petrozavodsk, 1985. S. 165–177.
8. *Kovalenko V.N., Sergeeva G.A.* Vnutrigodovaya dinamika soderzhaniya hlorofilla i pervichnoj produkcii v ozerah Vendyursko-Vohtozerskoj grupy // Tezisy dokladov 2-j respublikanskoj konferencii molodyh uchenyh Karelii po rybohozyajstvennym issledovaniyam vnutrennih vodoemov. Petrozavodsk, 1980. S. 15–17.
9. *Kuchko Ya.A., Savosin E.S.* Ocenka sostoyaniya soobshchestv zooplanktona i makrozoobentosa ekosistemy Maslozera v zone razmeshcheniya forelevogo hozyajstva // Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo. 2020. № 5(172). S. 10–19.
10. *Milyanchuk N.P., Il'mast N.V., Sterligova O.P., Rasputina E.N., Filatov I.V.* Rybnoe naselenie Syamozera v rajone forelevogo hozyajstva // Trudy KarNC RAN. № 11. Ser. Ekologicheskie issledovaniya. 2019. C. 42–49.
11. *Ozera Karelii. Spravochnik.* Petrozavodsk: KarNC RAN, 2013. 464 s.
12. *Pal'shin N.I., Zdorovenнова G.E., Zdorovenнов R.E., Efremova T.V., Gavrilenko G.G., Terzhevik A.Yu.* Vliyanie vesennej podlednoj osveshchennosti i konvektivnogo peremeshivaniya na raspredelenie hlorofilla "a" v malom mezotrofnom ozere // Vodnye resursy. 2019. T. 46. № 3. S. 259–269.
13. *Raspisanie pogody.* URL: <http://rp5.ru> (data obrashcheniya: 19.02.2021).
14. *Severo-Evrazijskij klimaticheskij centr.* URL: <http://seakc.meteoinfo.ru/actuals> (data obrashcheniya: 19.02.2021).
15. *Sterligova O.P., Il'mast N.V., Kuchko Ya.A., Savosin E.S.* Sostoyanie presnovodnoj ekosistemy pri tovarnom vyrashchivanii raduzhnoj foreli v ozere Verhnee Pulonskoe (Severnaya Kareliya) // Vo-prosy rybolovstva. 2015. 16(1). S. 126–132.
16. *Sterligova O.P., Il'mast N.V., Kuchko Ya.A., Komulajnen S.F., Savosin E.S., Baryshev I.A.* Sostoyanie presnovodnyh vodoemov Karelii s tovarnym vyrashchivaniem raduzhnoj foreli v sadkah. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2018. 127 s.
17. *Sutorihin I.A., Bukatij V.I., Akulova O.B.* Spektral'nyj vklad komponentov ozernoj vody v pokazatel' oslableniya sveta v raznotipnyh vodoemah yuga Zapadnoj Sibiri // Izv. AltGU. Seriya Fizika. 2015. № 1-1(85). S. 59–63.
18. *Chekhin L.P.* Svetovoj rezhim vodoemov. Petrozavodsk: Karel'skij filial AN SSSR, 1987. 130 s.
19. *FAO.* 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. In brief. Sustainability in action. Rome. DOI 10.4060/ca9231en
20. *Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Glinsky A., Palshin N., Petrov M.* A field study of Thermo- and Hydrodynamics in three Small Karelian Lakes during winter 1994/1995. Department of Water Resources Engineering. Institute of Technology. University of Lund, 1996. № 3197. 220 p.

21. *O'Reilly C.M., Sharma S., Gray D. et al.* Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // *Geophys. Res. Lett.* 2015. V. 42. I. 24. P. 10773–10781. DOI 10.1002/2015GL066235
22. *Reavie E.D., Barbiero R.P., Allinger L.E., Warren G.J.* Phytoplankton trends in the Great Lakes, 2001–2011 // *J. Great Lake Res.* 2014. 40. P. 618–639. DOI 10.1016/j.jglr.2014.04.013
23. *Reynolds C.* Ecology of phytoplankton. Cambridge Univ. Press. 2006. 535 p.
24. *Salmi P., Salonen K.* Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake // *Limnol. Oceanogr.* 2016. 61(1). P. 240–253. DOI 10.1002/lno.10214
25. *Sharma S., Blagrove K., Magnuson J.J. et al.* Widespread loss of lake ice around the Northern Hemisphere in a warming world // *Nat. Clim. Chang.* 2019. 9. P. 227–231. DOI 10.1038/s41558-018-0393-5
26. *Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Tchekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R. E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B. W.* Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in large Lake Onego (Russia) // *Inland Waters.* 2019. 9(2). P. 193–204. DOI 10.1080/20442041.2018.1559582
27. *Yang Y., Colom W., Pierson D., Pettersson K.* Water column stability and summer phytoplankton dynamics in a temperate lake (Lake Erken, Sweden) // *Inland Waters.* 2016. 6. P. 499–508. DOI 10.5268/IW-6.4.874