

УДК 556.551: 546.21: 556.555.5 + 574.52

СУТОЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ МЕТАБОЛИЗМА ЭКОСИСТЕМЫ ПОКРЫТОГО ЛЬДОМ ОЗЕРА

**Н. И. Пальшин, Р. Э. Здорovenнов, Г. Э. Здорovenнова,
С. Р. Богданов, Г. Г. Гавриленко, Т. В. Ефремова, А. Ю. Терзевик**

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия*

Суточная изменчивость содержания растворенного кислорода использовалась как показатель метаболизма экосистемы небольшого покрытого льдом озера Вендюрское (юг Карелии). В конце зимнего сезона до начала весенней подледной конвекции вертикальный профиль кислорода отражал его потребление при деструкции органического вещества, наиболее интенсивное в придонных слоях озера. Толщина бескислородной зоны в центральной глубоководной котловине достигала 1,5 м в начале марта, концентрация растворенного кислорода в поверхностном слое озера при этом составляла 9–10,5 мг/л. При развитии подледной конвекции в марте-апреле 2020 г. на фоне роста подледной облученности (до 100 Вт/м² в дневные часы) в конвективном слое обнаружены колебания растворенного кислорода амплитудой до 0,5–0,9 мг/л с суточным периодом (с минимумом концентрации кислорода в ночные часы и максимумом в дневные). Согласно принятой рабочей гипотезе, уменьшение концентраций растворенного кислорода обусловлено деструкцией органического вещества и затратами на дыхание гидробионтов в течение суток, а увеличение – интенсификацией фотосинтеза водорослей в дневные часы. Максимальная концентрация хлорофилла «а» (до 2,5 мкг/л) отмечалась в подледном 0,5-м слое воды, в конвективном слое достигала 1 мкг/л, ниже этого слоя – снижалась до 0,1–0,3 мкг/л. В период с третьей декады марта до конца апреля толщина конвективного слоя увеличилась до 7,5 м, а концентрация кислорода в нем уменьшилась примерно на 0,5 мг/л за счет вовлечения обедненных кислородом нижележащих вод. За тот же период в целом по столбу воды прирост содержания кислорода составил около 10 %, предположительно, за счет фотосинтеза фитопланктона.

Ключевые слова: бореальное озеро; период ледостава; растворенный кислород; температура воды; хлорофилл «а»; дыхание гидробионтов; первичная продукция.

**N. I. Palshin, R. E. Zdorovennov, G. E. Zdorovennova, S. R. Bogdanov,
G. G. Gavrilenko, T. V. Efremova, A. Yu. Terzhevik. CIRCADIAN VARIABILITY OF DISSOLVED OXYGEN CONTENT AS AN INDICATOR OF THE METABOLISM OF AN ICE COVERED LAKE ECOSYSTEM**

Circadian variability of dissolved oxygen content is used as an indicator of the ecosystem metabolism in the small ice-covered Lake Vendyurskoe (southern Karelia). In the end

of the ice season, before the onset of the spring under-ice convection, the vertical oxygen profile reflected its consumption due to organic matter destruction, which was the most intensive near the bottom. The anoxic zone was 1.5 m thick in the central deep-water part of the lake, and the dissolved oxygen concentration was 9–10.5 mg/L in the surface layer. As under-ice convection in March and April 2020 developed against the background of an increase in under-ice irradiation (up to 100 W/m² in the daytime), dissolved oxygen oscillations with a circadian period and an amplitude of up to 0.5–0.9 mg/L (with a minimum at night and a maximum during the daytime) were found within the convective layer. According to the working hypothesis, the decrease in dissolved oxygen concentration was due to respiration of aquatic organisms and destruction of organic matter, while the increase was due to intensification of photosynthesis of algae during the daytime. The concentration of chlorophyll “a” was the highest (up to 2.5 µg/L) in the 0.5 m under-ice water layer, reaching 1 µg/L in the convective layer, and declining to 0.1–0.3 µg/L below this layer. In the time interval from the 20s of March to the end of April, the thickness of the convective layer increased to 7.5 m, and oxygen concentration decreased by ~0.5 mg/L due to the entrainment of oxygen-depleted underlying waters. During the same period, the increase in the oxygen content of the whole water column was about 10 %, presumably due to photosynthesis of algae.

Key words: boreal lake; ice-covered period; dissolved oxygen; water temperature; chlorophyll “a”; respiration of aquatic organisms; primary production.

Введение

Метаболизм озерных экосистем (биологическая фиксация углерода посредством фотосинтеза и окисление органического углерода посредством дыхания) определяет круговорот энергии, органических и неорганических веществ [Бульон, 1983; Staehr et al., 2012; Peeters et al., 2016].

В качестве показателя метаболизма озерных экосистем может с успехом использоваться временная изменчивость содержания растворенного кислорода (ПК) в воде, отражающая интенсивность протекающих в озере химико-биологических процессов [Odum, 1956; Винберг, 1960; Cole et al., 2000; Staehr et al., 2010].

Наименее изученным в годовом цикле остается метаболизм озерных экосистем в период ледостава. Наряду с традиционными методами (отбор проб, зондирования), использование автономных измерителей ПК, помещенных в водную толщу покрытых льдом озер, существенно расширяет возможности исследований [Block et al., 2019]. Длительные измерения с малой дискретностью по времени позволяют отслеживать изменения содержания ПК на масштабах времени от минутного до сезонного и выявлять закономерности функционирования озерных экосистем зимой.

Кислородный режим небольших озер в период ледостава при отсутствии газообмена с атмосферой определяется выделением кислорода в результате фотосинтеза и его потреблением в процессе разложения органического

вещества (ОВ) и дыхания организмов [Barica, Mathias, 1979; Bertilsson et al., 2013; Obertegger et al., 2017]. Уменьшение содержания ПК в водных экосистемах происходит в течение всего периода ледостава [Terzhevik, Golosov, 2012; Davis et al., 2020]. При этом наиболее интенсивно потребление кислорода протекает в придонных слоях водоемов, где скапливается большое количество ОВ [Бреховских и др., 2003; Терзhevik и др., 2010; Пальшин и др., 2017]. Увеличение содержания ПК в подледном слое малых озер, предположительно, обусловленное активизацией фотосинтеза водорослей, может достигать значительного уровня в конце зимнего сезона, когда поверхность льда освобождается от снега и подледная облученность увеличивается, что способствует цветению водорослей [Gosselin et al., 1985; Hampton et al., 2017; Pernica et al., 2017]. Данные натурных измерений показывают, что для активизации фотосинтеза достаточно 10–20 мкмоль/(м²·с) интенсивности света подо льдом [Gosselin et al., 1985] при достаточном уровне биогенных веществ и благоприятных термогидродинамических условиях [Reynolds, 2006].

Длительные высокочастотные измерения ПК представляют уникальные возможности для изучения метаболизма покрытых льдом озер, но, к сожалению, до настоящего времени такие исследования очень редки [Baehr, DeGrandpre, 2002; Couture et al., 2015; Obertegger et al., 2017].

Цель данной работы – изучение временной изменчивости содержания ПК как показателя метаболизма экосистемы малого покрытого льдом озера в период весенней подледной

конвекции по результатам длительных высокочастотных измерений.

Материалы и методы. Описание модели

Объектом исследования было выбрано большое мезотрофное озеро Вендюрское, расположенное в Южной Карелии (62°10'–62°20'N, 33°10'–33°20'E). Площадь зеркала озера составляет 10,4 км², средняя глубина – 5,3 м, максимальная – 13,4 м. Лимнологические характеристики озера приведены в работе [Тержевик и др., 2010].

Анализ температурных и кислородных условий в озере Вендюрском в весенний сезон 2020 г. проведен по данным заякоренной косы, находившейся в центральной части озера, в районе с глубинами 11,1–11,3 м, с 8 октября 2019 по 26 июня 2020. На этой косе были закреплены 15 датчиков температуры и 10 датчиков кислорода (TR-1060, TDR-2050, TDO-2050, DO-1050 RBR Ltd., точность по температуре 0,002 °C, точность по кислороду ± 1 %, диапазон 0...150 %) на глубинах 1,7–11,2 м с интервалом 0,25–1,00 м, дискретность измерений составляла одну минуту. По данным этой косы были определены даты начала подледной конвекции и окончания ледостава, изучена изменчивость температуры и содержания РК в конвективном слое озера.

Измерения концентрации хлорофилла «а» (флюорозонд BBE Moldaenke) проведены 29 марта 2020 г. в режиме вертикального зондирования в разных районах озера. На каждой станции выполнены измерения толщины льда и снега. Потоки солнечной радиации над поверхностью льда на высоте около одного метра и непосредственно подо льдом измерены в период с 27 марта по 6 апреля с помощью пиранометров «Star-shaped pyranometer» «Theodor Friderich & Co, Meteorologische Geräte und Systeme» на расстоянии 300 м от северного берега озера. Анализ погодных условий района исследований проводился по срочным данным метеостанции Петрозаводск, полученным на сайте «Расписание погоды» [<https://rp5.ru>].

Для анализа была принята следующая рабочая гипотеза. Весной при увеличении подледной освещенности в озере происходит развитие планктона и интенсификация фотосинтеза. Колебания содержания РК с суточным периодом могут быть проявлением двух процессов: во-первых, предполагается, что кислород непрерывно расходуется на дыхание гидробионтов и на окисление ОВ, во-вторых, прирост кислорода происходит в результате фотосинтеза фитопланктона в светлое время

суток (период с потоком солнечной радиации на нижней границе льда более 1 Вт/м²). В соответствии с рабочей гипотезой по данным кислородных датчиков косы были изучены колебания РК в поверхностном слое озера для периода с середины марта до начала мая. Выполнен спектральный анализ исходных рядов данных РК. Затем исходные ряды РК были подвергнуты процедуре сглаживания для удаления высокочастотных (минутных и часовых) и низкочастотных (с периодом более суток) флуктуаций. Полученные сглаженные колебания РК с суточным периодом использовались для оценок величин его продукции в результате фотосинтеза и потребления в результате деструкции ОВ и дыхания гидробионтов. Средняя скорость потребления РК определялась по уменьшению его концентрации от максимума до минимума в темное время суток [Винберг, 1960; Oberegger et al., 2017]. Скорость продукции вычислялась по величине прироста РК от минимума до максимума за светлое время суток с учетом средней скорости его уменьшения. Также было рассчитано изменение содержания РК в конвективном слое и в столбе воды в целом для оценки прироста РК за счет фотосинтеза фитопланктона. Предполагалось, что адвективный перенос РК в озере отсутствует.

Результаты и обсуждение

Погодные условия района исследований и снежно-ледяной покров озера Вендюрского весной 2020 г.

В период с середины марта до конца апреля температура воздуха в районе исследований постепенно повышалась. Дневные температуры изменялись в пределах от –2,0 до +12,8 °C, ночные – от –10,4 до +4,0 °C. Ясных дней во второй половине марта было восемь, в апреле преобладали дни со сплошной облачностью, ясных дней за весь апрель было четыре. Во второй половине марта осадков было мало, снег выпадал 16, 17 и 20 марта. В апреле осадки в виде дождя и снега выпадали заметно чаще, чем во второй половине марта: 1, 2, 4, 9, 11, 13–19, 23–27 апреля. Стоит отметить, что выпадающий снег быстро таял на фоне достаточно теплой погоды. В рассматриваемый период преобладал ветер южных румбов со скоростью 2–8 м/с, с порывами до 10–17 м/с. Активная циклоническая деятельность в районе исследований отражалась в резких перепадах атмосферного давления, которое в рассмотренный период изменялось от 735 до 780 мм рт. ст., при этом барическая тенденция изменялась

в пределах от $-3,8$ до $3,7$ мм рт. ст. в период между сроками (3 ч).

В период проведения пространственной съемки 29 марта 2020 г. в разных районах озера толщина льда составляла 35–49 см, при этом слой белого льда составлял $\sim 25\%$, толщина слоя снега на льду не превышала 1–2 см.

Подледная облученность и температура водной толщи озера Вендюрского весной 2020 г.

В период измерений с 27 марта по 6 апреля потоки солнечной радиации на нижней границе льда достигали 100 Вт/м^2 в ясные дни, резко снижаясь до $5\text{--}10 \text{ Вт/м}^2$ при выпадении снега. В течение нескольких дней после выпадения снега дневные максимумы солнечной радиации на нижней границе льда не превышали $50\text{--}60 \text{ Вт/м}^2$. Глубина фотической зоны с учетом коэффициента экстинкции воды $\sim 1 \text{ м}^{-1}$ [Volkov et al., 2019] в период с 27 марта по 6 апреля не превышала 3 м.

По данным косы установлено, что к середине марта температура воды в придонном слое центральной глубоководной котловины озера повысилась до $+4,2 \text{ }^\circ\text{C}$ вследствие теплообмена с донными отложениями. Весенняя подледная конвекция началась 14 марта 2020 г. и продолжалась до взлома льда, то есть около семи недель. Нижняя граница конвективно перемешанного слоя (КПС) 20 марта определялась на глубине 3 м, а температура в этом слое составляла $+1,55 \text{ }^\circ\text{C}$. На протяжении третьей декады марта снег практически отсутствовал на поверхности льда, и на фоне солнечной погоды происходило активное развитие конвекции в водной толще. Температура КПС и глубина его нижней границы быстро увеличивались и достигли к 31 марта $+2,26 \text{ }^\circ\text{C}$ и 6 м соответственно. 1 и 2 апреля на фоне выпадения снега поток солнечной радиации на нижней границе льда резко снизился до $5\text{--}10 \text{ Вт/м}^2$, и развитие конвекции замедлилось. На протяжении первой недели апреля снег растаял, но на фоне облачной погоды поток подледной радиации не превышал $50\text{--}60 \text{ Вт/м}^2$. Глубина нижней границы КПС в период с 3 по 6 апреля уменьшилась до 3–4 м. В течение второй и третьей декад апреля конвекция продолжалась, то усиливаясь, то ослабевая, в зависимости от погодных условий и наличия снега на льду, и к 3 мая температура КПС повысилась до $+4 \text{ }^\circ\text{C}$, а глубина его нижней границы составляла около 7,5 м. В последние дни ледостава температура 2-м поверхностного слоя превысила температуру максимальной плотности пресной

воды и повысилась до $+4,8 \text{ }^\circ\text{C}$. Гравитационная устойчивость вод, вероятно, обеспечивалась уменьшением минерализации в этом слое в результате таяния льда [Хатчинсон, 1969].

Концентрация хлорофилла «а» в водах озера Вендюрского 29 марта 2020 г.

Концентрация хлорофилла «а» была максимальной в подледном 0,5-м слое озера, достигая $2,5 \text{ мкг/л}$, в КПС была распределена относительно равномерно по его толщине и составляла $\sim 1,0 \text{ мкг/л}$, ниже конвективного слоя не превышала $0,1\text{--}0,3 \text{ мкг/л}$. Подобный характер вертикального распределения фитопланктона был обнаружен в финском озере Eponseika в период весеннего подледного перемешивания [Salmi, Salonen, 2016] и отражал влияние конвективных токов на перемещение клеток водорослей по водному столбу. Согласно принятой в настоящее время гипотезе, конвективные движения способствуют развитию планктонного сообщества в покрытых льдом водоемах [Kelley, 1997; Jewson et al., 2009; Salmi, Salonen, 2016; Pernica et al., 2017; Suarez et al., 2019], обеспечивая перенос биогенных веществ и удерживая клетки водорослей в пределах фотической зоны. Отмечается также, что нисходящие конвективные токи могут выносить клетки водорослей ниже фотической зоны, что понижает скорость фотосинтеза [Suarez et al., 2019].

Временная изменчивость содержания РК в водах озера Вендюрского весной 2020 г.

В середине марта в поверхностном слое озера концентрация РК составляла $9\text{--}10,5 \text{ мг/л}$ при насыщении $78\text{--}79\%$, в придонном 1,5-м слое центральной котловины (глубина станции 11,1 м) – не превышала 2 мг/л (при насыщении $< 15\%$). К началу мая толщина анаэробной зоны увеличилась до 2 м. Анализ данных высокочастотных измерений РК позволил установить широкий спектр его изменчивости на масштабах от минут до нескольких дней. Выделенные на спектрах РК колебания с периодами 6–9 и 25 минут близки к теоретическим оценкам поперечной и продольной сейш озера Вендюрского по формуле Мериана [Malm et al., 1998]. Колебания с периодами 4,8, 6,8 и 12,4 ч могут быть обусловлены движениями в конвективных ячейках [Волков и др., 2019], а с периодом 53 ч – с адвективным переносом [Bouffard et al., 2016]. Перепады давления над акваторией озера и воздействие ветра на ледяной покров могли также приводить к интенсификации

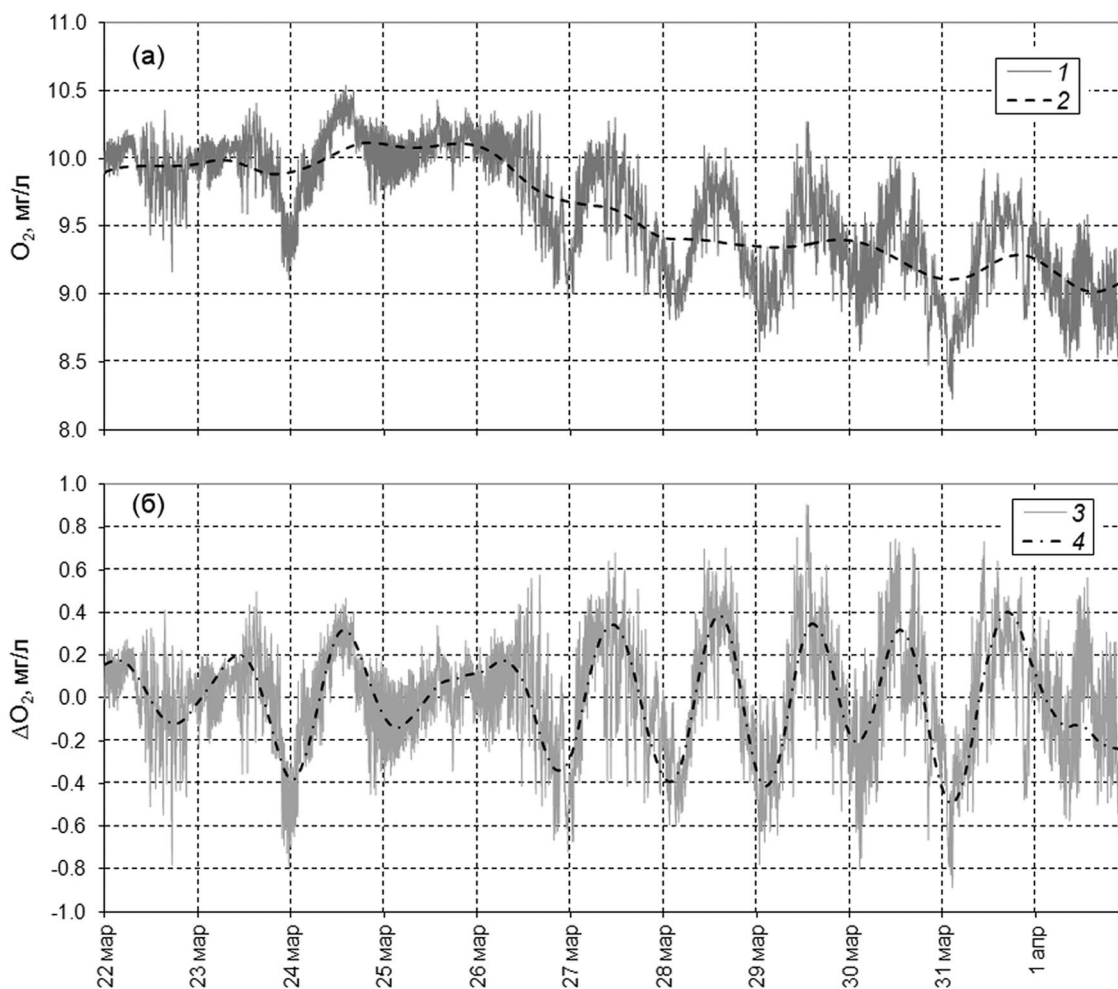


Рис. 1. (а) – концентрация РК (1) и низкочастотный тренд (2) в слое 1,7–3,7 м, (б) – высокочастотные флуктуации РК после удаления низкочастотного тренда (3) и колебания с суточным периодом (4) в том же слое

Fig. 1. (a) – dissolved oxygen concentration (1) and a multi-day trend (2) in a layer 1.7–3.7 m, (б) – high-frequency fluctuations of dissolved oxygen after removing a multi-day trend (3) and fluctuations with a daily period (4) in the same layer

гидродинамики водоема [Malm et al., 1998], что расширяло спектр изменчивости РК.

Суточные колебания РК с отчетливо выраженными дневными максимумами и ночными минимумами наблюдались в поверхностном слое озера с последней декады марта и продолжались до взлома льда (6 мая). Амплитуда этих колебаний достигала 0,9 мг/л при среднем значении около 0,4 мг/л. В качестве примера на рис. 1 приведена изменчивость концентраций РК и флуктуаций его суточных колебаний за вычетом низкочастотного тренда в период с 22 марта по 1 апреля. В моменты выпадения снега на поверхность льда и резкого уменьшения подледной облученности амплитуда суточных колебаний кислорода резко уменьшалась, при росте подледной облученности заметно увеличивалась.

Подобные колебания РК с суточным периодом с амплитудой до 1 мг O₂/л наблюдались в конвективном слое озера Вендюрского и в предыдущие годы исследований [Пальшин и др., 2019]. Так же, как и весной 2020 г., в предыдущие годы наблюдений интенсивность суточных колебаний РК не была постоянной во времени. Предположительно, рост амплитуды суточных колебаний РК происходил при росте подледной облученности и интенсификации фотосинтеза, а уменьшение – при выпадении снега на поверхность льда и угнетении фотосинтеза в менее благоприятных световых условиях. Полученные нами результаты хорошо согласуются с выводами, приведенными в работе [Obertegger et al., 2017], посвященной исследованию изменчивости содержания РК в покрытом льдом озере Товель, Италия, авторы

которой обнаружили колебания РК с суточным периодом в поверхностных слоях этого озера и связали рост содержания РК с усилением фотосинтеза в дневные часы на фоне роста подледной облученности, а уменьшение – с поглощением РК в ходе деструкции новообразованного ОВ, а также при дыхании гидробионтов. Роль активизации подледного цветения фитопланктона в повышении концентраций РК обсуждается также в недавно опубликованных работах [Salmi, Salonen, 2016; Yang et al., 2017, 2020]

*Концентрация РК как показатель
продукционно-деструкционных процессов
в покрытом льдом озере*

Средние суточные колебания РК в КПС, отнесенные к светлоте времени суток, позволяют оценить скорость его продукции в результате фотосинтеза, а к темноте времени суток – среднюю скорость его потребления в результате деструкции ОВ и затрат на дыхание. Оценки этих величин для периода весенней подледной конвекции в озере Вендюрском весной 2020 г. (с середины марта до начала мая) показали, что скорости продукции и поглощения РК в конвективном слое озера заметно варьировали – от 1,5 до 8,0 г/(м²·сутки) (рис. 2).

Дни с преобладанием продукции и поглощения РК чередовались, при этом примерно в 30 % дней исследованного периода преобладало поглощение РК. Оценки для весны 2020 г. неплохо согласуются с данными весны 2009 г.,

когда продукция и поглощение РК, оцененные тем же методом, составляли 1–4 (мг/л)/сутки, и также отмечалось чередование дней с преобладанием продукции или поглощения РК [Пальшин и др., 2019].

Концентрация РК в КПС постепенно уменьшалась по мере увеличения глубины его нижней границы в результате вовлечения в конвективное перемешивание обедненных кислородом вод из нижележащего стратифицированного слоя (рис. 3). При этом содержание РК в столбе воды постепенно повышалось со средней скоростью 0,106 (г О₂/м²)/сут, и в период с третьей декады марта до конца апреля увеличилось примерно на 10 %, предположительно за счет активизации фотосинтеза фитопланктона.

Следует отметить, что высокочастотные измерения содержания РК в покрытых льдом разнотипных озерах умеренного пояса позволили установить, наряду с сезонным убыванием, широкий спектр его изменчивости на масштабах времени от минут до нескольких суток [Baehr, DeGrandpre, 2002; Terzhevik, Golosov, 2012; Obertegger et al., 2017]. Высокочастотные колебания кислорода могут быть связаны с короткопериодными внутренними волнами и сейшмами [Palshin et al., 2018], а низкочастотные – с адвективным переносом и конвективным перемешиванием [Baehr, DeGrandpre, 2002; Salmi, Salonen, 2016]. Для того чтобы выявить возможный вклад адвективного переноса в увеличение содержания РК в столбе воды в озере Вендюрском весной, необходимо проведение дополнительных исследований, например, синхрон-

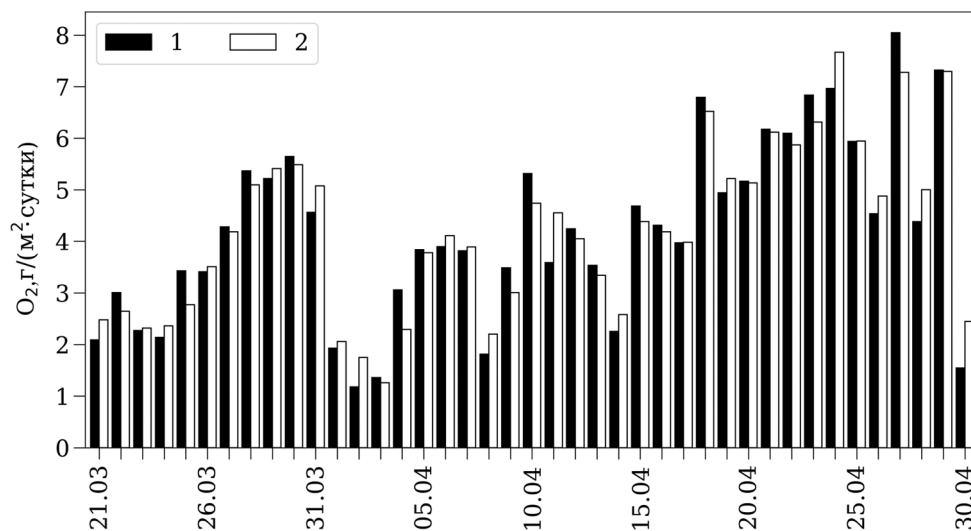


Рис. 2. Продукция (1) и потребление (2) РК в конвективном слое озера Вендюрского в период подледной конвекции с 21 марта по 30 апреля 2020 г.

Fig. 2. Production (1) and consumption (2) of the dissolved oxygen in the convective layer of Lake Vendyurskoe during under-ice convection from March 21 to April 30, 2020

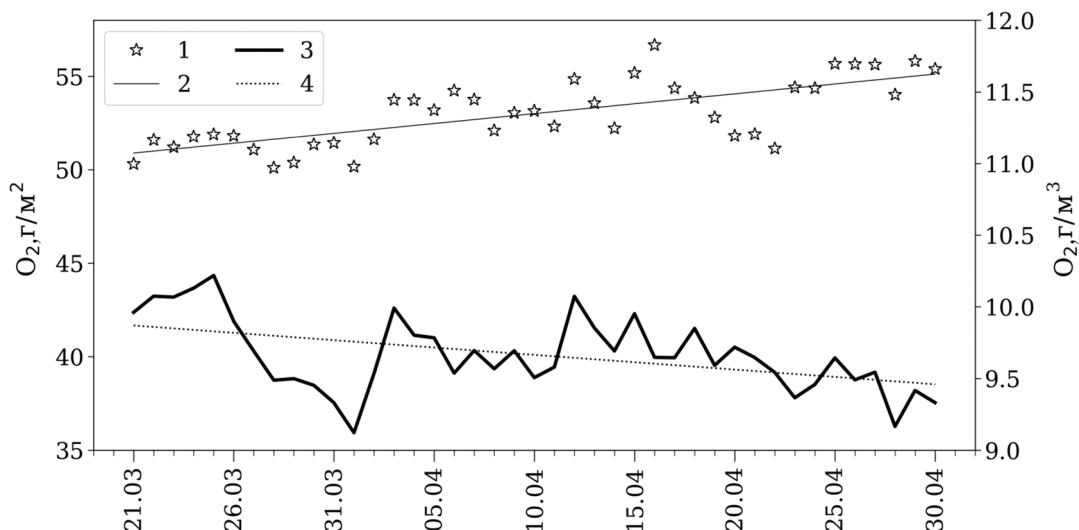


Рис. 3. Содержание РК в столбе воды (1, левая ось) и концентрация РК в КПС (3, правая ось), 2 и 4 – значимые линейные тренды при $p < 0.01$

Fig. 3. The content of dissolved oxygen in the water column (1, left axis) and the concentration of oxygen in the convective layer (3, right axis), 2 and 4 are significant linear trends at $p < 0.01$

ных длительных измерений концентраций РК в центральной части озера и на мелководьях. Такие исследования запланированы.

Заключение

Проведенный анализ данных высокочастотных измерений содержания РК в водах покрытого льдом озера Вендюрского позволил выявить широкий диапазон временной изменчивости этого параметра в период весенней подледной конвекции от нескольких минут до десятков часов. Наряду с высокочастотными и низкочастотными колебаниями РК, которые могут быть проявлением различных гидродинамических процессов и явлений, была обнаружена его суточная изменчивость, предположительно, обусловленная активизацией цветения водорослей и затратами на окисление ОВ и дыхание гидробионтов. Достоверно установить такую зависимость пока не представляется возможным в связи с отсутствием сопоставимых по продолжительности измерений РК, подледной облученности и концентраций хлорофилла «а» в водах озера Вендюрского.

Несмотря на простоту измерения содержания РК в покрытых льдом озерах с помощью автономных датчиков, использование временной изменчивости этого параметра при изучении метаболизма озерных экосистем является сложной задачей. Изменчивость содержания РК в озерах, покрытых льдом, формируется под влиянием не только химико-биологических, но также и гидрофизических процессов и явле-

ний, таких как короткие внутренние волны, сейши, склоновые течения, адвективный перенос.

Дальнейшие исследования будут направлены на изучение роли гидродинамических процессов и явлений в формировании высокочастотной и суточной изменчивости содержания РК в водах покрытых льдом озера, что будет способствовать лучшему пониманию РК как показателя метаболизма их экосистем.

На малых водоемах благоприятные световые условия для подледного развития фитопланктона складываются в течение нескольких последних недель ледостава [Salmi, Salonen, 2016], в то время как на больших по площади водоемах, поверхность которых зимой редко покрыта толстым слоем снега, высокий уровень подледной облученности способствует тому, что фотосинтез водорослей может активно развиваться в течение нескольких месяцев [Jewson et al., 2009; Twiss et al., 2012]. Таким образом, подледное развитие планктона может вносить заметный вклад в газовый режим водоемов, покрытых льдом, что обосновывает необходимость продолжения исследований.

Исследование выполнено в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН).

Литература

Бреховских В. Ф., Гашкина Н. А., Кременецкая Е. Р., Ломова Д. В. Особенности кислородного режима Можайского водохранилища в период ле-

достава // Метеорология и гидрология. 2003. № 1. С. 103–109.

Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.

Волков С. Ю., Богданов С. Р., Здорovenнова Г. Э., Здорovenнов Р. Э., Пальшин Н. И., Терзевик А. Ю. Крупномасштабная структура конвективного перемешанного слоя в мелководном озере подо льдом // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2019. Т. 12, № 1. С. 30–39. doi: 10.7868/S2073667319010040

Пальшин Н. И., Здорovenнова Г. Э., Ефремова Т. В., Здорovenнов Р. Э., Гавриленко Г. Г., Богданов С. Р., Волков С. Ю., Терзевик А. Ю. Поглощение растворенного кислорода верхним слоем донных отложений в малом озере в конце периода ледостава // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 3. С. 36–47. doi: 10.17076/lim451

Пальшин Н. И., Ефремова Т. В., Здорovenнова Г. Э., Гавриленко Г. Г., Здорovenнов Р. Э., Терзевик А. Ю., Волков С. Ю., Богданов С. Р. Суточная динамика растворенного кислорода в малом мезотрофном озере в период весеннего подледного прогрева // Известия РГО. 2019. Т. 151, вып. 4, С. 27–39. doi: 10.31857/S0869-6071151427-39

Расписание погоды. URL: <https://rp5.ru> (дата обращения: 01.11.2020).

Терзевик А. Ю., Пальшин Н. И., Голосов С. Д., Здорovenнов Р. Э., Здорovenнова Г. Э., Митрохов А. В., Потахин М. С., Шипунова Е. А., Зверев И. С. Гидрофизические аспекты формирования кислородного режима мелководного озера, покрытого льдом // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 5. С. 568–579.

Хатчинсон Д. Лимнология. М.: Прогресс, 1969. 591 с.

Baehr M. M., DeGrandpre M. D. Under-ice CO₂ and O₂ variability in a freshwater lake // Biogeochemistry. 2002. Vol. 61. P. 95–113.

Barica J., Mathias J. A. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover // J. Fish. Res. Board Can. 1979. No. 36. P. 980–986.

Bertilsson S., Burgin A., Carey C. C., Fey S. B., Grossart H.-P., Grubisic L. M., Jones I. D., Kirillin G., Lennon J. T., Shade A., Smyth R. L. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes // Limnol. Oceanogr. 2013. Vol. 58. P. 1998–2012. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.1998

Block B. D., Denfeld B. A., Stockwell J. D., Flaim G., Grossart H.-P. F., Knoll L. B., Maier D. B., North R. L., Rautio M., Rusak J. A., Sadro S., Weyhenmeyer G. A., Bramburger A. J., Branstrator D. K., Salonen K., Hampton S. E. The unique methodological challenges of winter limnology // Limnol. Oceanogr. Methods. 2019. Vol. 17. P. 42–57. doi: 10.1002/lom3.10295

Bouffard D., Zdorovennov R. E., Zdorovennova G. E., Pasche N., Wüest A., Terzhevik A. Yu. Ice-covered Lake Onega: effects of radiation on convection and internal waves // Hydrobiologia. 2016. Vol. 780. P. 21–36.

Cole J. J., Pace M. L., Carpenter S. R., Kitchell J. F. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45(8). P. 1718–1730. doi: 10.4319/lo.2000.45.8.1718

Couture R.-M., de Wit H. A., Tominaga K., Kiuru P., Markelov I. Oxygen dynamics in a boreal lake responds to long-term changes in climate, ice phenology, and DOC inputs // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2015. Vol. 120. P. 2441–2456. doi: 10.1002/2015JG003065

Davis M. N., McMahon T. E., Cutting K. A., Jaeger M. E. Environmental and climatic factors affecting winter hypoxia in a freshwater lake: evidence for a hypoxia refuge and for re-oxygenation prior to spring ice loss // Hydrobiologia. 2020. Vol. 847. P. 3983–3997.

Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice // Ecology Letters. 2017. Vol. 20. P. 98–111. doi: 10.1111/ele.12699

Gosselin M., Legendre L., Demers S., Ingram R. G. Responses of sea-ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. Vol. 42. P. 999–1006.

Jewson D. H., Granin N. G., Zhdanov A. A., Gnatovsky R. Y. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal // Aquat. Ecol. 2009. Vol. 43. P. 673–679.

Kelley D. E. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension // J. Plankton Res. 1997. Vol. 19. P. 1859–1880.

Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Gliinsky A., Palshin N., Petrov M. A field study on currents in a shallow ice-covered lake // Limnol. Oceanogr. 1998. Vol. 43. P. 1669–1679.

Obertegger U., Obrador B., Flaim G. Dissolved oxygen dynamics under ice: Three winters of high-frequency data from Lake Tovel, Italy // Water Resour. Res. 2017. Vol. 53(8). P. 7234–7246. doi: 10.1002/2017WR020599

Odum H. T. Primary production in flowing waters // Limnol. Oceanogr. 1956. Vol. 1. P. 102–117. doi: 10.4319/lo.1956.1.2.010.2

Palshin N. I., Bogdanov S. R., Zdorovennova G. E., Zdorovennov R. E., Efremova T. V., Belashev B. Z., Terzhevik A. Yu. Short internal waves in a small ice-covered lake // Water Resources. 2018. P. 45(5). P. 695–705. doi: 10.1134/S0097807818050159

Peeters F., Atamanchuk D., Tengberg A., Encinas-Fernandez J., Hofmann H. Lake metabolism: Comparison of lake metabolic rates estimated from a diel CO₂- and the common diel O₂-technique // PLoS ONE. 2016. Vol. 11(12). P. e0168393. doi: 10.1371/journal.pone.0168393

Pernica P., North R. L., Baulch H. M. In the cold light of day: the potential importance of under-ice convective mixed layers to primary producers // Inland Waters. 2017. Vol. 7(2). P. 138–150. doi: 10.1080/20442041.2017.1296627

Reynolds C. Ecology of phytoplankton. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2006.

Salmi P., Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake // Limnol. Oceanogr. 2016. Vol. 61(1). P. 240–253. doi: 10.1002/lno.10214

Staehr P. A., Christensen J. P. A., Batt R., Read J. Ecosystem metabolism in a stratified lake // Limnol. Oceanogr. 2012. Vol. 57(5). P. 1317–1330.

Staehr P. A., Bade D., Van de Bogert M. C., Koch G. R., Williamson C., Hanson P., Cole J. J., Kratz T. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science // *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2010. Vol. 8. P. 628–644. doi: 10.4319/lom.2010.8.628

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. Vol. 9(2). P. 193–204. doi: 10.1080/20442041.2018.1559582

Terzhevik A., Golosov S. Dissolved oxygen in ice-covered lakes // In: Bengtsson L., Herschy R. W., Fairbridge R. W. (eds). *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. 2012. doi: 10.1007/978-1-4020-4410-6_225

Twiss M. R., McKay R. M. L., Bourbonniere R. A., Bullerjahn G., Carrick H., Smith R., Winter J., D'Souza N., Furey P., Lashaway A., Saxton M., Wilhelm S. Dia-

toms abound in ice-covered Lake Erie: an investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010 // *J. Great Lakes Res.* 2012. Vol. 38. P. 18–30.

Volkov S., Bogdanov S., Zdorovenov R., Zdorovenova G., Terzhevik A., Palshin N., Bouffard D., Kirillin G. Fine scale structure of convective mixed layer in ice-covered lake // *Environ. Fluid. Mech.* 2019. Vol. 19. P. 751–764. doi: 10.1007/s10652-018-9652-2

Yang B., Young J., Brown L., Wells M. High-frequency observations of temperature and dissolved oxygen reveal under-ice convection in a large lake // *Geophys. Res. Lett.* 2017. Vol. 44(24). P. 12218–12226. doi: 10.1002/2017GL075373

Yang B., Wells M., Li J., Young J. Mixing, stratification, and plankton under lake-ice during winter in a large lake: Implications for spring dissolved oxygen levels // *Limnol. Oceanogr.* 2020. doi: 10.1002/lno.11543

Поступила в редакцию 03.11.2020

References

Brekhovskikh V. F., Gashkina N. A., Kremenetskaya E. R., Lomova D. V. Dissolved oxygen regime of the Mozhaik Reservoir in the wintertime. *Russ. Meteorol. Hydrol.* 2003. No. 1. P. 71–76.

Bul'on V. V. Pervichnaya produktsiya planktona vnutrennikh vodoemov [Primary production of plankton from inland water bodies]. Leningrad: Nauka, 1983. 150 p.

Hutchinson D. *Limnologiya* [Limnology]. Moscow: Progress, 1969. 591 p.

Pal'shin N. I., Zdorovenova G. E., Efremova T. V., Zdorovenov R. E., Gavrilenko G. G., Bogdanov S. R., Volkov S. Yu., Terzhevik A. Yu. Pogloshchenie rastvorenogo kisloroda verkhnim sloem donnykh otlozhenii v malom ozere v kontse perioda ledostava [Absorption dissolved oxygen in the upper layers of bottom sediments in a small lake at the end of the freeze-up period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 3. P. 36–47. doi: 10.17076/lim451

Pal'shin N. I., Efremova T. V., Zdorovenova G. E., Gavrilenko G. G., Zdorovenov R. E., Terzhevik A. Yu., Volkov S. Yu., Bogdanov S. R. Diurnal dynamics of dissolved oxygen in the small mesotrophic lake during the under-ice heating period. *Izvestia RGO* [The RGS Herald]. 2019. Vol. 151, iss. 4, P. 27–39. doi: 10.31857/S0869-6071151427-39

Raspisanie pogody [Reliable prognosis]. URL: https://rp5.ru/Weather_in_the_world (accessed: 01.11.2020).

Terzhevik A. Yu., Pal'shin N. I., Zdorovenov R. E., Zdorovenova G. E., Mitrokhov A. V., Potakhin M. S., Golosov S. D., Shipunova E. A., Zverev I. S. Hydrophysical aspects of oxygen regime formation in a shallow ice-covered lake. *Water Resources*. 2010. Vol. 37, no. 5. P. 662–673.

Vinberg G. G. Pervichnaya produktsiya vodoemov [Primary production of reservoirs]. Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1960. 329 p.

Volkov S. Yu., Bogdanov S. R., Zdorovenova G. E., Zdorovenov R. E., Pal'shin N. I., Terzhevik A. Yu. Large-scale structure of convectively-mixed layer

in a shallow ice-covered lake. *Fund. and Appl. Hydrophysics*. 2019. Vol. 12, no. 1. P. 30–39. doi: 10.7868/S2073667319010040

Baehr M. M., DeGrandpre M. D. Under-ice CO₂ and O₂ variability in a freshwater lake. *Biogeochemistry*. 2002. Vol. 61. P. 95–113.

Barica J., Mathias J. A. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover. *J. Fish. Res. Board Can.* 1979. No. 36. P. 980–986.

Bertilsson S., Burgin A., Carey C. C., Fey S. B., Grossart H.-P., Grubisic L. M., Jones I. D., Kirillin G., Lennon J. T., Shade A., Smyth R. L. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes. *Limnol. Oceanogr.* 2013. Vol. 58. P. 1998–2012. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.1998

Block B. D., Denfeld B. A., Stockwell J. D., Flaim G., Grossart H.-P. F., Knoll L. B., Maier D. B., North R. L., Rautio M., Rusak J. A., Sadro S., Weyhenmeyer G. A., Bramburger A. J., Branstrator D. K., Salonen K., Hampton S. E. The unique methodological challenges of winter limnology. *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2019. Vol. 17. P. 42–57. doi: 10.1002/lom3.10295

Bouffard D., Zdorovenov R. E., Zdorovenova G. E., Pasche N., Wüest A., Terzhevik A. Yu. Ice-covered Lake Onega: effects of radiation on convection and internal waves. *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 780. P. 21–36.

Cole J. J., Pace M. L., Carpenter S. R., Kitchell J. F. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45(8). P. 1718–1730. doi: 10.4319/lo.2000.45.8.1718

Couture R.-M., de Wit H. A., Tominaga K., Kiuru P., Markelov I. Oxygen dynamics in a boreal lake responds to long-term changes in climate, ice phenology, and DOC inputs. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2015. Vol. 120. P. 2441–2456. doi: 10.1002/2015JG003065

Davis M. N., McMahon T. E., Cutting K. A., Jaeger M. E. Environmental and climatic factors affecting winter hypoxia in a freshwater lake: evidence for a hy-

proxia refuge and for re-oxygenation prior to spring ice loss. *Hydrobiologia*. 2020. Vol. 847. P. 3983–3997.

Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice. *Ecology Letters*. 2017. Vol. 20. P. 98–111. doi: 10.1111/ele.12699

Gosselin M., Legendre L., Demers S., Ingram R. G. Responses of sea-ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42. P. 999–1006.

Jewson D. H., Granin N. G., Zhdanov A. A., Gnatsovsky R. Y. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal. *Aquat. Ecol.* 2009. Vol. 43. P. 673–679.

Kelley D. E. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension. *J. Plankton Res.* 1997. Vol. 19. P. 1859–1880.

Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Glinsky A., Palshin N., Petrov M. A field study on currents in a shallow ice-covered lake. *Limnol. Oceanogr.* 1998. Vol. 43. P. 1669–1679.

Obertegger U., Obrador B., Flaim G. Dissolved oxygen dynamics under ice: Three winters of high-frequency data from Lake Tovel, Italy. *Water Resour. Res.* 2017. Vol. 53(8). P. 7234–7246. doi: 10.1002/2017WR020599

Odum H. T. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 1956. Vol. 1. P. 102–117. doi: 10.4319/lo.1956.1.2.010.2

Palshin N. I., Bogdanov S. R., Zdorovenova G. E., Zdorovenov R. E., Efremova T. V., Belashev B. Z., Terzhevik A. Yu. Short internal waves in a small ice-covered lake. *Water Resources*. 2018. P. 45(5). P. 695–705. doi: 10.1134/S0097807818050159

Peeters F., Atamanchuk D., Tengberg A., Encinas-Fernandez J., Hofmann H. Lake metabolism: Comparison of lake metabolic rates estimated from a diel CO₂- and the common diel O₂-technique. *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11(12). P. e0168393. doi: 10.1371/journal.pone.0168393

Pernica P., North R. L., Baulch H. M. In the cold light of day: the potential importance of under-ice convective mixed layers to primary producers. *Inland Waters*. 2017. Vol. 7(2). P. 138–150. doi: 10.1080/20442041.2017.1296627

Reynolds C. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2006.

Salmi P., Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal

lake. *Limnol. Oceanogr.* 2016. Vol. 61(1). P. 240–253. doi: 10.1002/lno.10214

Staehr P. A., Christensen J. P. A., Batt R., Read J. Ecosystem metabolism in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* 2012. Vol. 57(5). P. 1317–1330.

Staehr P. A., Bade D., Van de Bogert M. C., Koch G. R., Williamson C., Hanson P., Cole J. J., Kratz T. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2010. Vol. 8. P. 628–644. doi: 10.4319/lom.2010.8.628

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. Vol. 9(2). P. 193–204. doi: 10.1080/20442041.2018.1559582

Terzhevik A., Golosov S. Dissolved oxygen in ice-covered lakes. Bengtsson L., Herschy R. W., Fairbridge R. W. (eds) *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. 2012. doi: 10.1007/978-1-4020-4410-6_225

Twiss M. R., McKay R. M. L., Bourbonniere R. A., Bullerjahn G., Carrick H., Smith R., Winter J., D'souza N., Furey P., Lashaway A., Saxton M., Wilhelm S. Diatoms abundant in ice-covered Lake Erie: an investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010. *J. Great Lakes Res.* 2012. Vol. 38. P. 18–30.

Volkov S., Bogdanov S., Zdorovenov R., Zdorovenova G., Terzhevik A., Palshin N., Bouffard D., Kirillin G. Fine scale structure of convective mixed layer in ice-covered lake. *Environ. Fluid. Mech.* 2019. Vol. 19. P. 751–764. doi: 10.1007/s10652-018-9652-2

Yang B., Young J., Brown L., Wells M. High-frequency observations of temperature and dissolved oxygen reveal under-ice convection in a large lake. *Geophys. Res. Lett.* 2017. Vol. 44(24). P. 12218–12226. doi: 10.1002/2017GL075373

Yang B., Wells M., Li J., Young J. Mixing, stratification, and plankton under lake-ice during winter in a large lake: Implications for spring dissolved oxygen levels. *Limnol. Oceanogr.* 2020. doi: 10.1002/lno.11543

Received November 03, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Пальшин Николай Иннокентьевич

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: npalshin@mail.ru
тел.: (8142) 576381

CONTRIBUTORS:

Palshin, Nikolai

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: npalshin@mail.ru
tel.: (8142) 576381

Здоровеннов Роман Эдуардович

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: romga74@gmail.com
тел.: (8142) 576381

Здоровеннова Галина Эдуардовна

заведующая лаб. гидрофизики, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: zdorovennova@gmail.com
тел.: (8142) 576381

Богданов Сергей Рэмович

ведущий научный сотрудник, д. ф.-м. н., доцент
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: Sergey.R.Bogdanov@mail.ru

Гавриленко Галина Геннадиевна

младший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: gg.gavrylenko@gmail.com

Ефремова Татьяна Владимировна

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

Терзевик Аркадий Юрьевич

ведущий научный сотрудник, к. т. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: ark1948@list.ru
тел.: (8142) 578464

Zdorovennov, Roman

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: romga74@gmail.com
tel.: (8142) 576381

Zdorovennova, Galina

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: zdorovennova@gmail.com
tel.: (8142) 576381

Bogdanov, Sergey

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: Sergey.R.Bogdanov@mail.ru

Gavrilenko, Galina

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gg.gavrylenko@gmail.com

Efremova, Tatyana

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

Terzhevik, Arkady

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ark1948@list.ru
tel.: (8142) 578464