

ВЛИЯНИЕ ВЕСЕННЕЙ ПОДЛЕДНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ И КОНВЕКТИВНОГО ПЕРЕМЕШИВАНИЯ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛА “А” В МАЛОМ МЕЗОТРОФНОМ ОЗЕРЕ¹

© 2019 г. Н. И. Пальшин¹ *, Г. Э. Здоровеннова¹, Р. Э. Здоровеннов¹,
Т. В. Ефремова¹, Г. Г. Гавриленко¹, А. Ю. Тержевик¹

¹ Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”,
Институт водных проблем Севера
Россия 185030 Петрозаводск
*e-mail: npalshin@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2017 г.

После доработки 20.03.2018 г.

Принята к печати 27.03.2018 г.

Приведены результаты анализа данных многолетних измерений подледной энергетической освещенности, температуры воды и хлорофилла “а” по четырем группам фитопланктона (зеленые, диатомовые, сине-зеленые, криптофитовые водоросли) в небольшом мезотрофном оз. Вендорском (Карелия) в период развития весенней подледной конвекции. Показано, что после стаивания с поверхности озера снежного покрова увеличивается подледная освещенность, растет температура воды и глубина конвективно-перемешанного слоя (КПС), а также интенсифицируется фотосинтез микроводорослей. В дневные часы в КПС появляются экстремумы хлорофилла “а” и, в отличие от однородно распределенных показателей (электропроводность воды, минерализация и др.), клетки разных видов фитопланктона могут служить трассерами при исследованиях конвективного перемешивания. Получено прогностическое уравнение, отражающее обратную зависимость коэффициентов вариации концентрации хлорофилла “а” в КПС от потоков солнечной радиации, проникающей под нижнюю поверхность льда. Показана прямая зависимость увеличения количества хлорофилла в КПС в соответствии с ростом его толщины.

Ключевые слова: подледная энергетическая освещенность, весенняя конвекция, хлорофилл “а”, фитопланктон, мелководное озеро.

DOI: 10.31857/S0321-0596463259-269

ВВЕДЕНИЕ

Уровень освещенности, наличие питательных веществ и низкие значения температуры воды лимитируют первичное продуцирование фитопланктона в озерах зимой [8]. Весной по мере стаивания снега и уменьшения альbedo поверхности поток солнечной радиации на нижней границе льда растет, при этом интенсифицируется фотосинтез [13, 14]. В результате радиационного прогрева развивается свободная конвекция, играющая важнейшую роль как в формировании термической структуры озера, так и в перераспределении растворенных и взвешенных веществ [6, 11]. Есть предположение, что восходящие конвективные токи могут удерживать неподвижный фитопланктон в пределах

фотического слоя [10, 11, 14]. На характер подледного перераспределения веществ, в частности планктона, влияют не только вертикальные движения, но и адвективный перенос, причем существенно [12, 21].

Настоящая работа посвящена анализу пространственно-временной изменчивости концентрации хлорофилла “а” в небольшом мезотрофном озере в период развития подледной конвекции. Для характеристики гидродинамических условий использованы оценки потока солнечной радиации подо льдом, который влияет на формирование восходящих и нисходящих движений воды (конвективных ячеек) и на интенсивность вертикального перераспределения тепла в озере [3, 14, 15]. Показателями пространственного распределения фитопланктона служили статистические характеристики: средние концентрации хлорофилла “а”, среднеква-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 16-05-00436а).

дратические отклонения и коэффициенты вариации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Вендюрское расположено на юге Карелии (62°10'–62°20' с.ш.; 33°10'–33°20' в.д.) (рис. 1). Площадь зеркала озера 10.4 км², объем вод ~5.5×10⁷ м³, средняя глубина 5.3, максимальная – 13.4 м, период условного водообмена ~3 года. Глубина диска Секки 2.5–3.5 м. По содержанию органического вещества в воде $C_{\text{орг}}$ (5–6 мг/л) озеро относится к олиго-мезоэузовым водоемам, по минерализации – к ультрапресным, pH 6–7.4 [4]. Зимой и при установлении летней стратификации в придонных слоях наблюдается дефицит кислорода [1, 18]. Содержание всех форм азотистых веществ невысокое: $\text{NH}_4^+ \leq 0.05$, $\text{NO}_3^- \sim 0.01$ мг N/л, NO_2^- – следы или отсутствие, $\text{N}_{\text{орг}}$ 0.4–0.6 мг/л. Концентрация кремния в воде составляет 1–2 мг/л. Развитие фитопланктона лимитируется низкими концентрациями фосфора: $P_{\text{мин}}$ – от 0 до 5 мкг/л, $P_{\text{общ}}$ – от 10 до 25 мкг/л. Средняя годовая первичная продукция – 48 г С/м². По численности, биомассе и видовому составу доминируют диатомовые и зеленые водоросли. При интенсивном летнем прогреве цветение воды обусловлено развитием сине-зеленых [4].

Измерения температуры воды и концентраций хлорофилла “а” в весенние сезоны 2009–2015 гг. проводились на станциях поперечного и продольного разрезов, а также на многосуточных станциях, которые в апреле 2009 и 2015 гг. находились в центральной части озера (глубина 11–11.3 м), а в остальные годы – вблизи

северного берега (глубина 7.5–8 м) (рис. 1). Измерения на многосуточной станции проводились с 7 или 9 ч до 21 ч через два часа и в 2 ч. Использовались зонды CTD-90М (производство “Sea & Sun Technology”, Германия; диапазон температуры от –2 до +35°C, точность ±0.005°C, разрешение 0.001°C) и “FluoroProbe” (производство “Vbe moldanke”, Германия; диапазоны хлорофилла “а” от 0 до 200 мкг/л, разрешение 0.01 мкг/л). Дискретность измерений прибором “FluoroProbe” по глубине составляла 0.5–1 м. Измерение потоков солнечной радиации на поверхности снежно-ледового покрова проводилось вблизи многосуточной станции с минутной дискретностью с использованием пиранометров “Star-shaped pyranometer” (Германия; диапазон 0...1000 Вт/м², точность 1%, разрешение <1 Вт/м²). Для измерения подледной радиации применялся прибор, сконструированный на базе универсального пиранометра “М-80М” (Россия) с близкими техническими характеристиками. На станции радиационных измерений дважды в сутки измерялась толщина льда. В июне 2010 г. были выполнены измерения концентрации хлорофилла “а” прибором “FluoroProbe” и видового разнообразия фитопланктона по стандартной методике с отбором проб воды объемом 1 л. Определено процентное содержание хлорофилла “а” в сырой биомассе разных видов водорослей. Полученные соотношения использованы при анализе данных измерений концентраций хлорофилла “а” в весенний период для определения доминирующих по численности и биомассе видов планктона.

Средние значения концентрации, среднеквадратические отклонения и коэффициенты

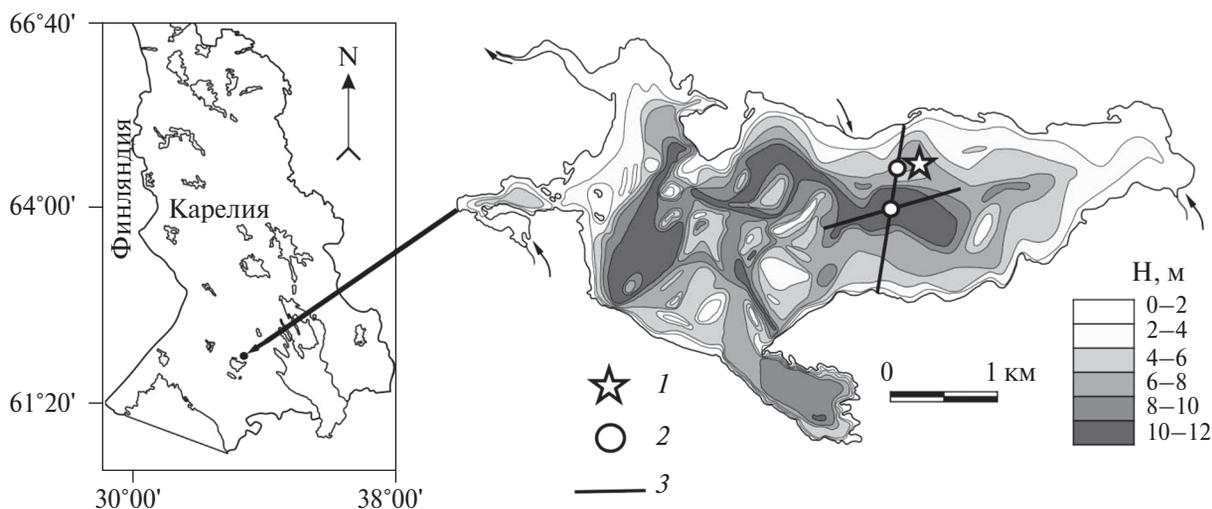


Рис. 1. Батиметрия оз. Вендюрского и положение метеостанции (1), многосуточных станций (2) и разрезов (3).

вариации хлорофилла “а” (отношение отклонений к средним значениям) рассчитывались отдельно для КПС и нижележащего стратифицированного слоя по данным наблюдений в течение суток и измерений на разрезах.

Для характеристики интенсивности конвективного перемешивания использованы оценки средних значений потоков солнечной радиации подо льдом за светлое время суток (от 7 до 20 ч).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Снежно-ледяной покров

Интенсивное таяние снежного покрова в 2009–2013 гг., как и в предыдущие годы исследований [5, 23], происходило в первой–второй декадах апреля. На фоне теплой погоды в 2014 г. лед почти полностью очистился от снега раньше срока – в третьей декаде марта. В разные годы в середине апреля толщина льда достигала 0.35–0.62 м (таблица). Ледовый покров обычно

Таблица. Характеристики снежно-ледяного покрова весной 2009–2015 гг., суммарная энергетическая освещенность подо льдом за светлое время суток (ΣI_i), доля (%) солнечной радиации, поступающей под лед (I_i), толщина конвективного слоя ($h_{\text{кпс}}$)

Дата	Снег	Лед белый	Вода+снег	Лед кристалл	ΣI_i	I_i	$h_{\text{кпс}}$
	см	см	см	см	МДж/сут	%	м
22.04.2009	1	16	9	36	0.56	4.2	–
23.04.2009	1	16	9	36	1.35	8.4	2.9
24.04.2009	0	16	8	35	2.41	13.4	3.2
25.04.2009	0	15	7	35	2.63	14.6	3.7
26.04.2009	0	12	8	34	3.21	15.6	4.3
27.04.2009	0	8	8	34	2.20	18.4	4.8
28.04.2009	0	7	6	33	2.73	20.1	5.1
18.04.2010	0	0	16	19	1.78	31.0	6.1
18.04.2011	2	4	8	42	1.46	13.5	3.4
19.04.2011	2	4	6	42	1.21	10.3	–
20.04.2011	2	3	5	42	1.88	9.9	4.4
21.04.2011	1	5	3	41	1.22	20.0	4.8
12.04.2012	15	41	8	13	0.04	0.2	(1.0)
13.04.2012	9	40	9	13	0.06	0.4	(1.0)
14.04.2012	7	40	9	13	0.05	0.7	(0.8)
15.04.2012	5	39	9	13	0.07	1.1	(0.4)
16.04.2012	4	39	9	13	0.17	1.3	(0.3)
17.04.2012	6	38	9	13	0.09	2.2	(0.3)
18.04.2012	1	37	9	13	0.29	3.3	(0.2)
19.04.2012	1	36	9	13	0.33	1.8	(0.6)
20.04.2012	1	36	7	13	0.46	3.0	(1.1)
21.04.2012	0	34	6	13	0.28	6.2	(1.1)
22.04.2012	0	33	4	13	0.78	5.1	(1.3)
23.04.2012	0	31	2	13	0.60	7.4	1.4
24.04.2012	0	26	3	13	0.39	9.4	1.5
21.04.2013	0	5	0	34	3.81	28.3	2.8
22.04.2013	0	3	0	34	5.12	24.2	3.4
23.04.2013	0	2	0	33	5.20	29.0	5.7
24.04.2013	0	0	0	31	2.20	46.7	6.0
27.03.2014	0	10	0	30	2.22	19.2	5.3
28.03.2014	0	9	0	30	2.78	19.8	4.8
29.03.2014	1	9	0	30	0.33	8.1	5.0
30.03.2014	2	9	0	29	0.05	0.6	4.0
31.03.2014	2	9	0	29	0.07	0.8	3.2
11.04.2015	1	16	5	23	1.98	12	4.0
12.04.2015	1	15	5	23	1.42	13.4	4.3
13.04.2015	0	14	4	23	2.13	19.6	4.5
14.04.2015	0	13	4.5	22.5	1.63	22.0	4.6
15.04.2015	0	12	5	22.5	1.04	26.4	4.7
16.04.2015	0	11	4.5	22	2.12	17.0	4.7

состоял из слоев кристаллического и белого льда, разделенных между собой прослойкой воды со снегом. Как правило, толщина слоя кристаллического льда составляла 50–70% общей толщины льда, за исключением апреля 2012 г. (20%). Скорость таяния льда в зависимости от погодных условий в весенние сезоны менялась от 0.1 до 3.5 см/сут.

Солнечная радиация на поверхности озера и нижней границе льда

В период измерений дневные максимумы потоков суммарной и отраженной солнечной радиации на поверхности озера достигали 600–800 и 200–500 Вт/м² соответственно. Поток солнечной радиации под нижней границей льда увеличивался по мере уменьшения толщины и изменения текстуры и структуры снежно-ледяного покрова от значений, близких к нулю, до 110–200 Вт/м². Альбедо поверхности озера до начала интенсивного таяния снега достигало 0.7–0.9, после исчезновения снега и выхода на поверхность белого льда снижалось в среднем до 0.4, а при наличии только кристаллического льда уменьшалось до 0.2.

Суммарная энергетическая освещенность подо льдом за светлое время суток весной в разные годы менялась от 0.04 до 5.2 МДж/м² сут (таблица) в зависимости от характеристик снежно-ледяного покрова. Под нижнюю границу льда проникало от 0.2–0.4 до 20–47% суммарной солнечной радиации, поступающей на поверхность озера.

Температура воды

Весенняя подледная конвекция на оз. Вендюрском обычно начинается в середине апреля при стаивании снежного покрова и продолжается ~1 мес. [22]. Заглубление нижней границы КПС, а также повышение его температуры происходят в дневные часы в солнечную погоду. В период исследований в апреле 2009 и 2011 гг. нижняя граница КПС заглублялась со средней скоростью 0.45 м/сут, в апреле 2013 г. – более чем в два раза быстрее – 1.1 м/сут. В апреле 2012 г. измерения проводились в самый начальный период развития конвекции, поэтому 21–24 апреля скорость заглубления нижней границы КПС не превышала 0.15 м/сут. В конце марта 2014 г. в результате временного похолодания и выпадения снега наблюдалось уменьшение глубины перемешанного слоя. При низкой и сплошной облачности в период измерений в апреле 2015 г. скорость заглубления нижней границы КПС менялась от 0.3 м до 0.05 м/сут (таблица).

Концентрации хлорофилла “а”

Измерения содержания хлорофилла “а” в весенние периоды 2009–2015 гг. в режиме съемок на разрезах и многосуточных станциях показали выраженную вертикальную и горизонтальную неоднородность распределения концентрации клеток фитопланктона, а также заметную их изменчивость во времени – внутрисуточную и синоптическую. В апреле 2012 г. измерения проводились на ранней стадии подледного прогрева, в другие годы – уже при хорошо развитой конвекции. Анализ многолетних данных температуры воды и хлорофилла “а” позволил проследить влияние подледной конвекции на интенсификацию фотосинтеза и распределение клеток водорослей по водному столбу на разных стадиях весеннего прогрева водной толщи. В дневные часы 15 апреля 2012 г., несмотря на низкую освещенность подо льдом, в верхнем двухметровом слое воды на фоне малых концентраций хлорофилла “а” стали появляться экстремальные выбросы до 0.5–0.8 мкг/л. Суммарная концентрация хлорофилла “а” периодически возрастала до 1.1 мкг/л (рис. 2а). Глубже 2.5 м суммарная концентрация хлорофилла “а” не превышала 0.2–0.3 мкг/л, что обычно соответствует зимним условиям.

Измерения 28 апреля 2009 г. (рис. 2б) проводились при развитой подледной конвекции.

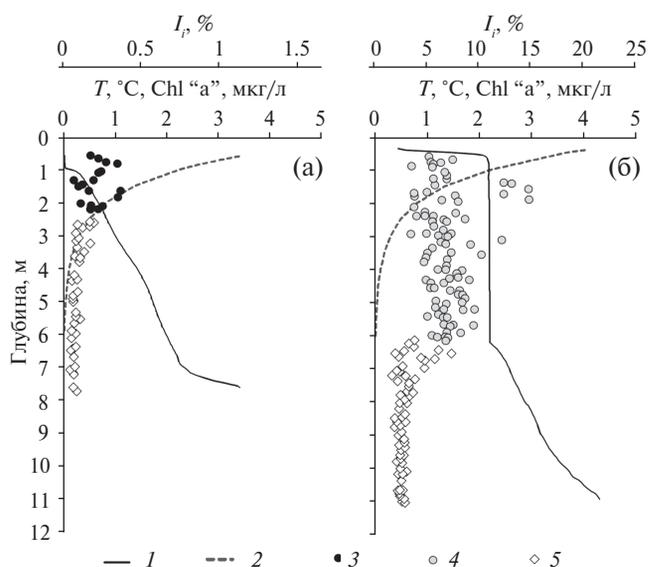


Рис 2. Вертикальные распределения температуры воды (1), солнечной радиации (% от величины на поверхности снежно-ледового покрова) (2) и суммарной концентрации хлорофилла “а” в подледном слое (3), в КПС (4) и нижнем стратифицированном слое (5) на разных стадиях весеннего подледного прогрева: (а) – 15 апреля 2012 г., (б) – 28 апреля 2009 г.

Концентрация хлорофилла “а” в КПС составляла 1–1.5 мкг/л, в дневные часы отмечались ее отдельные выбросы до 2.5–3 мкг/л, после 20 ч количество выбросов и их абсолютные значения уменьшались. В слое толщиной ~1 м ниже КПС наблюдалось снижение концентрации хлорофилла “а” до 0.5 мкг/л. На больших глубинах в стратифицированном слое распределение хлорофилла “а” характеризовалось низкими концентрациями и небольшим разбросом данных. Таким образом, средняя концентрация хлорофилла “а” в КПС увеличивалась в 2.4–2.5 раза по сравнению с “зимними” значениями.

Во все годы исследований прослеживалась изменчивость концентраций хлорофилла “а” в зависимости от времени суток. В дневные часы в верхнем освещенном слое воды в процессе фотосинтеза наблюдались экстремумы концентраций хлорофилла “а”, однако вследствие конвективного перемешивания происходило перераспределение клеток водорослей по толщине КПС и суммарное содержание хлорофилла “а” в КПС возрастало. При этом зачастую ниже КПС отмечался суточный минимум концентраций. В вечерние и ночные часы наблюдалось выравнивание концентраций хлорофилла “а” по толщине КПС и в нижнем стратифицированном слое. В весенний сезон 2014 г. конвективное перемешивание происходило в ранние сроки: уже к 27 марта КПС опустился до глубины 5–6 м. 27–28 марта наблюдалось интенсивное конвективное перемешивание, которое способствовало

выравниванию по водному столбу концентраций хлорофилла “а” (рис. 3а). По результатам измерений, в дневные часы 28 марта 2014 г. коэффициент вариации суммарного хлорофилла “а” в КПС составлял 0.41, а в ночные часы он уменьшался до 0.14–0.21. 29–30 марта похолодало и выпал снег, что привело к существенному снижению энергетической освещенности подо льдом в светлое время суток и снижению интенсивности конвективного перемешивания (таблица). Толщина КПС 30–31 марта уменьшилась до 3–4 м, а ниже стала формироваться слабая термическая стратификация, где одновременно происходило уменьшение концентрации хлорофилла “а”. В результате фотосинтеза в дневные часы и резкого снижения интенсивности конвективного перемешивания в верхнем перемешанном слое заметно увеличилась концентрация хлорофилла “а”, коэффициенты вариации возросли до 0.59–0.66. В ночные часы значения коэффициентов вариации уменьшались до 0.19–0.24. В апреле 2015 г. измерения проводились в центре озера (глубина станции ~11 м) на фоне хорошо развитой конвекции, толщина КПС в период измерений достигала 5 м. В дневные часы под действием конвективных движений хлорофилл “а” перераспределялся по толщине КПС, а ниже наблюдалось существенное уменьшение его концентраций (рис. 3б). В ночные часы экстремумы в верхнем перемешанном слое не наблюдались, а в стратифицированном слое концентрация хлорофилла “а” незначительно увеличивалась.

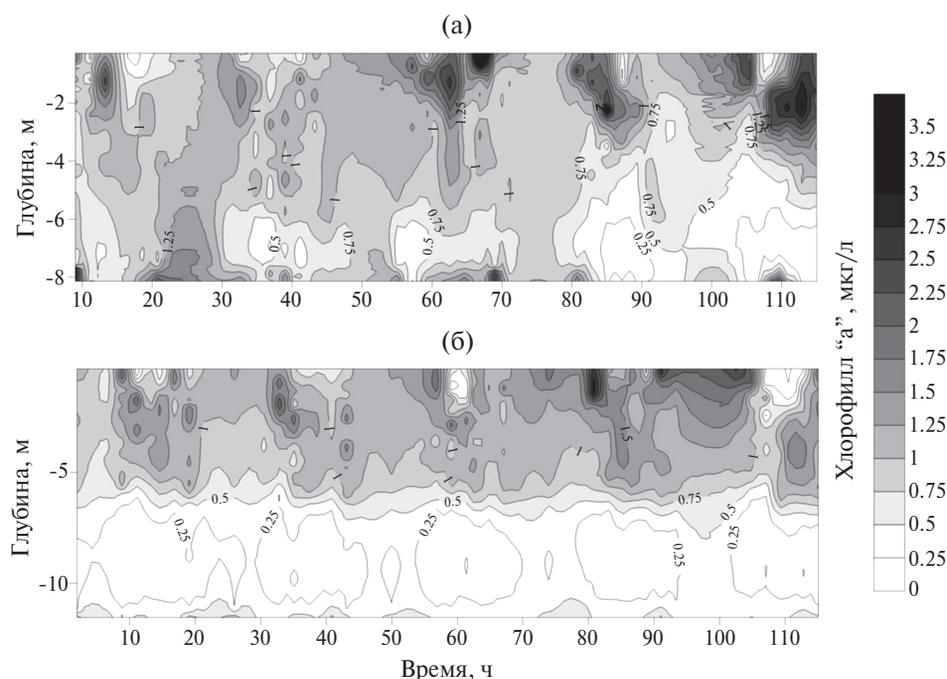


Рис. 3. Распределение концентраций хлорофилла “а” 27–31 марта 2014 г. (а) вблизи северного берега и 12–16 апреля 2015 г. (б) в центральной части озера.

Косвенными показателями фотосинтеза с образованием нового органического вещества в результате деления клеток фитопланктона могут служить коэффициенты вариации, характеризующие относительную неоднородность распределения концентраций хлорофилла “а”. В период весеннего подледного прогрева на оз. Вендюрском выделено три стадии адаптации водорослей к меняющимся гидродинамическим условиям и инсоляции, отличающиеся по характеру изменения коэффициентов вариации. На ранней стадии весеннего подледного прогрева, которая наблюдалась 15–18 апреля 2012 г., в стратифицированной водной толще озера, где сохранялись еще “зимние” условия, концентрации хлорофилла “а” были небольшими, распределены относительно равномерно по глубине – коэффициенты вариации ~ 0.2 . В верхнем 2-метровом слое подо льдом при малой энергетической освещенности (средний поток за светлое время суток 1–6 Вт/м²) и отсутствии конвективных движений небольшое количество клеток водорослей обеспечивало прирост биомассы, появление экстремальных значений хлорофилла “а”, что увеличивало его среднюю концентрацию, а коэффициенты вариации возрастали до 0.7–0.9.

При дальнейшем увеличении потоков солнечной радиации подо льдом до 15–20 Вт/м² возрастала интенсивность конвективного перемешивания, и на этой стадии адаптации водорослей коэффициенты вариации хлорофилла “а” в КПС снижались до 0.4–0.5. Верхний слой воды в дневные часы уже достаточно освещен для того, чтобы обеспечить энергией процесс фотосинтеза и существенный прирост биомассы, но в мезотрофном оз. Вендюрском он ограничен низкими концентрациями минерального фосфора, и резкого прироста биомассы не происходит.

Большинство наблюдений в другие годы исследований было выполнено уже при развитой конвекции (третья стадия адаптации водорослей), когда инсоляция в значительной мере определяла интенсивность вертикальных движений воды подо льдом и приводила к выравниванию концентрации хлорофилла “а” по вертикали. При среднесуточных потоках солнечной радиации подо льдом больше 25–30 Вт/м² коэффициенты вариации в КПС оставались относительно стабильными и составляли 0.3–0.4. Иногда толщина КПС становилась больше глубины фотической зоны, клетки водорослей периодически переносились конвективными движения-

ми в зону с низкой освещенностью. Однако, когда в результате выпадения снега 29 марта 2014 г. произошло уменьшение потоков солнечной радиации подо льдом до 2 Вт/м², энергия конвективных движений ослабла, распределение хлорофилла “а” в фотическом слое вновь стало неоднородным – коэффициенты вариации возросли до 0.6–0.7.

В результате аппроксимации многолетних натуральных данных было получено наилучшее приближение, связывающее коэффициенты вариации концентраций суммарного хлорофилла “а” за светлое время суток в КПС со средними значениями потоков солнечной радиации подо льдом в весенние периоды 2009–2015 гг.:

$$A = 0.786 Q_i^{-0.180},$$

$$(\pm 0.085, n = 31, R^2 = 0.554, p = 0.000005),$$

здесь Q_i – средний за светлое время суток поток тепла подо льдом, Вт/м². Для проверки степенного вида уравнения выполнено логарифмирование данных Q и A , методом наименьших квадратов получены статистические характеристики уравнения, приведенные в скобках (стандартная ошибка, n – количество пар измерений, R^2 – коэффициент детерминации, p – статистический уровень значимости), а также подтвержден линейный вид новой модели. Оценка ошибки показателя степени составила ± 0.0118 .

Существенное увеличение средней концентрации хлорофилла “а” в верхнем слое озера по мере роста освещенности наблюдалось лишь в начальный период подледного прогрева в апреле 2012 г. (рис. 4в, символы 4–6). На стадии развитой конвекции отмечена тенденция роста средней концентрации хлорофилла “а” при увеличении глубины (рис. 4а) и температуры (рис. 4б) КПС. В то же время имела место хорошо выраженная линейная прямо пропорциональная зависимость суммарного прироста хлорофилла “а” в КПС от его глубины (рис. 4г). Это легко объяснить тем, что новые порции питательных веществ в КПС поступают по мере вовлечения в перемешивание воды из стратифицированной области.

По данным измерений на разрезах установлено, что во все годы концентрации хлорофилла “а” зеленых водорослей были наибольшими (рис. 5): в стратифицированном слое они достигали 60–80%, в КПС – 40–60%. Концентрация хлорофилла “а” диатомовых водорослей в 2009–2012 гг. составляла $\sim 20\%$ в стратифицированном слое и 30% в КПС. Наиболее высокие

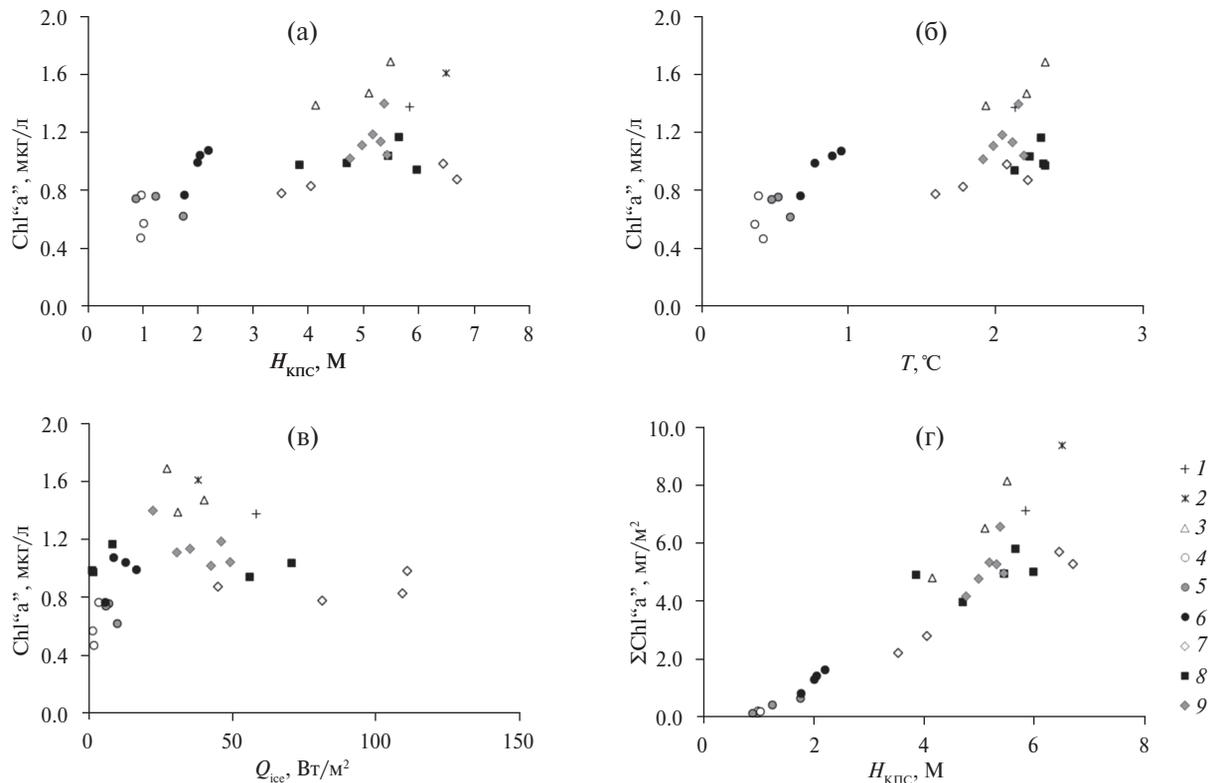


Рис. 4. Зависимость средних концентраций суммарного хлорофилла “а” от глубины (а) и температуры КПС (б), потока солнечной радиации на нижней границе льда (в) и зависимость интегрального количества хлорофилла “а” под одним квадратным метром в КПС от его глубины (г): 1 – 28 апреля 2009 г., 2 – 18 апреля 2010 г., 3 – 18–21 апреля 2011 г., 4 – 15–17 апреля 2012 г., 5 – 18–21 апреля 2012 г., 6 – 22–24 апреля 2012 г., 7 – 21–24 апреля 2013 г., 8 – 27–31 марта 2014 г., 9 – 11–16 апреля 2015 г.

концентрации суммарного хлорофилла “а” в КПС (средние 1.6–1.8 мкг/л) наблюдались в 2009, 2010 и 2011 гг. на фоне значительно-го прироста диатомовых. Измерения во второй декаде апреля 2012 г. пришлось на самую раннюю стадию весеннего прогрева, но в тонком

слое воды подо льдом уже отмечался рост всех видов водорослей. В апреле 2013 г. концентрация суммарного хлорофилла “а” в КПС (средняя – 0.7 мкг/л) была лишь в 1.4 раза выше, чем в стратифицированном слое. В апреле 2013 г. и марте 2014 гг. фотосинтез зеленых и диатомовых был слабым, но возросла доля сине-зеленых и криптофитовых видов. Концентрация хлорофилла “а” в стратифицированном слое в 2012 и 2013 гг. была несколько ниже, чем в другие годы измерений (рис. 5б).

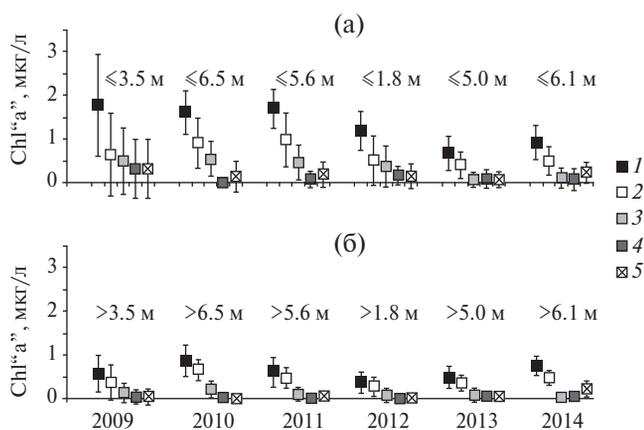


Рис. 5. Средние значения и стандартные отклонения концентраций хлорофилла “а” по результатам пространственных съемок в период весеннего подледного прогрева: (а) – в КПС, (б) – в нижнем стратифицированном слое. 1 – общий хлорофилл, 2 – зеленые, 3 – диатомовые, 4 – сине-зеленые, 5 – криптофитовые.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Повышенное содержание хлорофилла “а” в сырой биомассе у зеленых и сине-зеленых водорослей, в отличие от диатомовых, характерно для малых бореальных озер [7]. По данным измерений на оз. Вендюрском летом 2010 г. установлено процентное содержание хлорофилла “а” в сырой биомассе фитопланктона. Наибольшие значения (~13%) отмечены для зеленых (Chlorophyta) и сине-зеленых (Cyanophyta) водорослей, а наименьшие (0.68%) – для диатомовых (Bacillariophyta). Если для весеннего периода характерны эти соотношения или близкие

к ним, то следует предположить, что в апреле 2009–2012 и 2015 гг. по биомассе в КПС доминировали диатомовые водоросли. Весной 2013 и 2014 гг. фотосинтез диатомовых водорослей был невысоким, и суммарный прирост хлорофилла “а” в озере в эти годы был небольшим.

Количественная связь между характеристиками турбулентности и фотосинтезом водорослей установлена в ходе натурных и лабораторных экспериментов [2, 9, 19, 20]. В этих работах в качестве характеристики интенсивности турбулентности использовались число Рейнольдса Re , скорость диссипации кинетической энергии, градиентное или потоковое число Ричардсона. На основе натурных наблюдений [2] выявлены три режима развития водорослей в озерах в зависимости от изменений гидродинамических условий. Показателями выравнивания концентрации водорослей за счет механического перераспределения служили коэффициенты вариации. В лабораторных опытах [9, 19, 20] показано, что при низкой интенсивности турбулентности средние концентрации морских динофлагеллят выше, чем в контрольной неподвижной среде, т.е. малые скорости вращения в цилиндрах Куэтта способствовали усилению фотосинтеза. Однако при дальнейшем увеличении скорости вращения и турбулентности фотосинтез динофлагеллят сильно подавлялся, концентрация водорослей убывала до 20% от их контрольных величин в стоячей воде. После этого концентрация водорослей не менялась и не зависела от еще большего увеличения скорости вращения. Концентрация тяжелых диатомовых водорослей продолжала расти при увеличении турбулентности. На примере оз. Вендюрского показано существенное влияние интенсивности вертикального перемешивания и инсоляции на фотосинтез микроводорослей в мезотрофном водоеме в период весеннего подледного прогрева, что необходимо учитывать при натурных исследованиях функционирования биологических систем.

Влияние гидродинамических условий на однородность, дифференциацию (“мозаичность”) и рандомизацию распределения водорослей детально рассмотрено в [16]. Фитопланктон разделен на четыре основные группы: неподвижный с отрицательной плавучестью $\rho_c > \rho_w$, неподвижный с положительной плавучестью $\rho_c < \rho_w$, неподвижный с нейтральной плавучестью $\rho_c \sim \rho_w$ и подвижный $w_c > w_w$ (ρ — плотность; w — вертикальная скорость; индексы: c — планктон, w — вода). К первой группе можно отнести диа-

томовые; ко второй — цианобактерии, которые включают в себя газовые вакуоли; к третьей — зеленые водоросли; к четвертой — жгутиконосцы и инфузории, способные к направленным движениям. Движения воды приводят к агрегации планктонных организмов в пространстве в соответствии с их индивидуальными способностями всплывать или погружаться. Так, в вихрях Ленгмюра наблюдаются повышенные концентрации водорослей с положительной плавучестью в верхних частях зон опускания воды, а водорослей с отрицательной плавучестью — в зонах подъема воды [16]. Организмы с нейтральной плавучестью захватываются движениями воды и распределяются в слое относительно равномерно.

На рис. 6а, по аналогии с вихрями Ленгмюра, представлена возможная схема распределения клеток водорослей в конвективных ячейках, формирующихся в дневные часы при развитии весеннего подледного прогрева. Время нахождения клеток фитопланктона t_c в разных зонах конвективных ячеек (подъем или опускание воды) можно записать в следующем виде:

$$t_c = \frac{h_{\text{КПС}}}{w_w + w_c},$$

где $h_{\text{КПС}}$ — толщина КПС, w_w и w_c — вертикальные скорости движения воды (восходящие/нисходящие токи) и флотации или седиментации клеток. Из приведенной формулы видно, что при близких вертикальных скоростях движения воды и флотации или седиментации микроводорослей время нахождения тяжелых клеток будет большим в зонах подъема и малым в зонах опускания воды, а для клеток с положительной плавучестью — наоборот; т.е. диатомовые водоросли могут скапливаться в зонах подъема воды, а цианобактерии — в зонах опускания воды. Если в полуденное время $|w_w| \gg |w_c|$, то конвективные движения должны приводить к перемешиванию и однородному распределению клеток в КПС. При ослабевании почти до нуля энергии конвективных движений в ночные часы, а также в дневные часы в результате выпадения снега собственные движения фитопланктона (седиментация диатомовых и флотация цианобактерий при $|w_c| > |w_w|$) становятся более выраженными. Оценки скоростей седиментации крупных зеленых водорослей (1.0–3.0 м/сут), диатомовых (0.1–1.0 м/сут), а также флотации сине-зеленых и фитофлагеллят (<0.1 м/сут) приведены в работе [17]. Характерные скорости вертикальных движений воды в конвективных ячейках ($\sim 10^{-3}$ м/с)

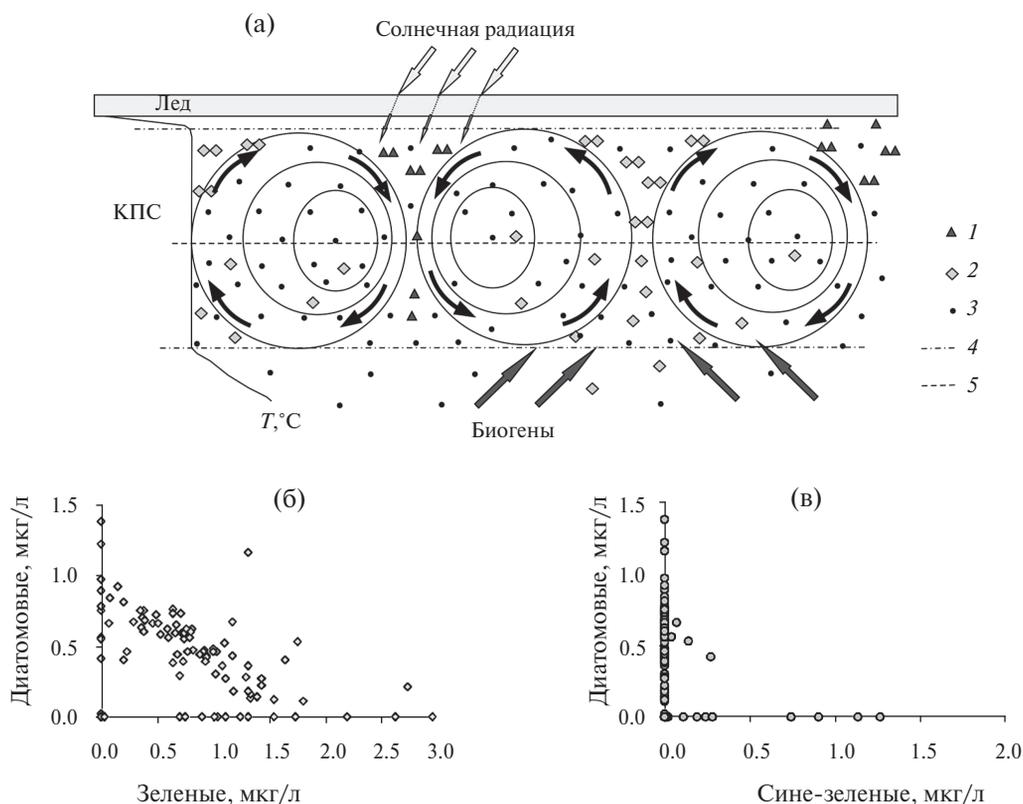


Рис. 6. (а) – схема распределений водорослей с положительной плавучестью (1), тяжелых клеток (2) и полностью захваченных перемешиванием организмов с почти нейтральной плавучестью: $|w_c| \ll |w_w|$ (3); 4 – границы КПС, 5 – нижняя граница фотической зоны h_f . Процесс фотосинтеза показан спаренными значками. Графики связи концентраций хлорофилла “а” в КПС 28 апреля 2009 г. между: (б) – диатомовыми и зелеными, (в) – диатомовыми и сине-зелеными водорослями.

почти на два порядка больше скоростей перемещений фитопланктона [11]. Относительно высокие скорости конвективных движений воды удерживают клетки водорослей в области КПС. Выйти за его пределы в ночные часы могут только тяжелые клетки, которые находятся в нижней части перемешанного слоя толщиной < 1 м. На рис. 26 ниже КПС выделяется промежуточный слой толщиной 1.0–1.5 м, в котором концентрация хлорофилла “а” выше, чем в основной части стратифицированного слоя. За дневное время в оз. Вендюрском толщина КПС увеличивается в среднем на 0.2–0.5 м, и осевшие клетки могут вновь вовлекаться в область перемешивания. Скорость седиментации тяжелых клеток возрастает тогда, когда они образуют колонии. На примере оз. Байкал в работах [10, 11] детально описаны механизмы, удерживающие под льдом колонии тяжелых диатомовых водорослей (*Aulacoseira baicalensis*).

Некоторые факты, полученные авторами статьи в результате анализа данных по оз. Вендюрскому, свидетельствуют о наличии агрегации разных видов водорослей в конвективных ячей-

ках. Повышенные концентрации хлорофилла “а” сине-зеленых водорослей всегда наблюдались в поверхностных слоях. При развитой конвекции средние концентрации хлорофилла “а” зеленых и диатомовых водорослей в течение суток увеличивались в КПС с глубиной (соответственно 70 и 40% всех наблюдаемых случаев). Из-за интенсивного фотосинтеза в поверхностных освещенных слоях озера в 60% случаев средние концентрации диатомовых водорослей были выше в верхней части КПС. Концентрации криптофитовых водорослей в большинстве случаев уменьшались с глубиной. Между концентрациями хлорофилла “а” зеленых и диатомовых водорослей в КПС обычно наблюдалась обратная зависимость (рис. 6б). На графиках парных корреляций между концентрациями хлорофилла “а” диатомовых и сине-зеленых водорослей их экстремальные значения в семи случаях из десяти распределялись вдоль осей координат, т.е. клетки сине-зеленых водорослей часто наблюдались там, где отсутствовали диатомовые, и наоборот (рис. 6в). Такой же тип зависимостей имел место для сине-зеленых и криптофитовых водорослей, несмотря на то,

что количество клеток обоих видов водорослей в КПС уменьшалось с глубиной. Подобные факты косвенно свидетельствуют о том, что в период развитой подледной конвекции происходит рандомизация в распределениях разных видов фитопланктона, как при развитии циркуляций Ленгмюра [16].

ВЫВОДЫ

На основании анализа данных многолетних измерений гидрофизических параметров и концентрации хлорофилла “а” в небольшом мезотрофном озере в период весенней подледной конвекции рассмотрена его пространственная и временная изменчивость в зависимости от изменений температуры воды, глубины КПС и потоков солнечной радиации на нижней границе льда.

Предложена схема развития фитопланктона весной подо льдом при изменениях подледной освещенности и интенсивности конвективного перемешивания. После стаивания снежного покрова с поверхности озера под лед начинает проникать >1% солнечной радиации и возникает нагревание верхнего тонкого слоя воды. Одновременно в этом слое наблюдаются экстремумы концентрации хлорофилла “а” (коэффициенты вариации возрастают до 0.7–0.9), отражающие начало развития фотосинтеза.

По мере таяния белого льда количество солнечной радиации подо льдом увеличивается до 20–30%, а при его исчезновении – возрастает до 40% и выше. Клетки фитопланктона захватываются конвективными движениями и перераспределяются по КПС (коэффициенты вариации уменьшаются до 0.3–0.4). Когда толщина КПС становится больше толщины фотической зоны, клетки фитопланктона могут периодически попадать в зону с низкой освещенностью.

В период развитой конвекции не обнаружено связи между средними концентрациями хлорофилла “а” и подледной освещенностью или температурой воды, так как процесс фотосинтеза в мезотрофном оз. Вендюрском, вероятно, лимитируется наличием минерального фосфора в КПС. Суммарное количество хлорофилла в КПС увеличивается пропорционально заглублению его нижней границы и вовлечению нижних слоев воды, богатых питательными веществами.

Разные скорости фотосинтеза, а также восходящие и нисходящие токи в конвективных ячейках приводят к появлению экстремумов, мозаичности (дифференциации) и рандомизации

(сглаживанию неоднородностей) в распределениях клеток разных видов водорослей в зависимости от их индивидуальных особенностей (способности к флотации или седиментации) и вертикальных скоростей движения воды.

Поскольку конвективные скорости в дневное время могут на 1–2 порядка превышать скорость оседания тяжелых клеток фитопланктона (диатомовых), их выход из КПС в стратифицированный слой возможен только в случае полного вырождения конвекции в ночные часы или при ослаблении конвекции на фоне неблагоприятных погодных условий (выпадение снега). Для оседания на 1 м, согласно закону Стокса, тяжелым клеткам диатомовых водорослей необходимо ~1 сут. В результате этого в буферном слое ~1.5 м под нижней границей КПС наблюдались повышенные концентрации хлорофилла “а” по сравнению с остальной частью стратифицированного слоя, не затронутого конвекцией. Однако увеличение толщины перемешанного слоя в дневные часы на 0.3–0.5 м способствует возвращению части клеток в КПС. Это означает, что тяжелые клетки в основном удерживаются конвективными движениями в пределах КПС.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ефремова Т.В., Пальшин Н.И., Здоровеннова Г.Э., Тержевик А.Ю. Влияние экстремально жаркого лета 2010 года на температуру воды и распределение кислорода в озерах Карелии // Метеорология и гидрология. 2015. № 9. С. 67–76.
2. Крейман К.Д., Голосов С.Д., Сквородова Е.П. Влияние турбулентного перемешивания на фитопланктон // Вод. ресурсы. 1992. Т. 19. № 3. С. 92–97.
3. Миронов Д.В., Тержевик А.Ю. Весенняя конвекция в пресноводных озерах, покрытых льдом // Изв. АН. Физика атмосферы и океана. 2000. Т. 36. № 5. С. 681–688.
4. Озера Карелии. Справочник / Под ред. Филатова Н.Н., Кухарева В.И. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 463 с.
5. Петров М.П., Тержевик А.Ю., Пальшин Н.И., Здоровеннов Р.Э., Здоровеннова Г.Э. Поглощение солнечной радиации снежно-ледовым покровом озер // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 5. С. 546–554.
6. Тержевик А.Ю., Пальшин Н.И., Голосов С.Д., Здоровеннов Р.Э., Здоровеннова Г.Э., Митрохов А.В., Потахин М.С., Шипунова Е.А., Зверев И.С. Гидрофизические аспекты формирования кислородного режима мелководного озера, покрытого льдом // Вод. ресурсы. 2010. Т. 37. № 5. С. 568–579.
7. Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.

8. Bertilsson S., Burgin A., Carey C.C. et al. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes // *Limnol. Oceanogr.* 2013. V. 58. № 6. P. 1998–2012.
9. Gibson C.H., Thomas W.H. Effects of turbulence intermittency on growth inhibition of a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein // *J. Geophys. Res.* 1995. V. 100(C12). P. 24841–24846.
10. Jewson D.H., Granin N.G., Zhdanov A.A., Gnato-vsky R.Yu. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal // *Aquat. Ecol.* 2009. V. 43. № 3. P. 673–679.
11. Kelley D.E. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension // *J. Plank. Res.* 1997. V. 19. P. 1859–1880.
12. Kiili M., Pulkkanen M., Salonen K. Distribution and development of under-ice phytoplankton in 90-m deep water column of Lake Päijänne (Finland) during spring convection // *Aquatic Ecol.* 2009. V. 43. № 3. P. 707–713.
13. Maeda O., Ichimura S. On the high density of a phytoplankton population found in a lake under ice // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1973. V. 58. P. 473–485.
14. Matthews P.C., Heaney S.I. Solar heating and its influence on mixing in ice-covered lakes // *Freshwater Biol.* 1987. V. 18. P. 135–149.
15. Mironov D., Terzhevnik A., Kirillin G., Jonas T., Malm J., Farmer D. Radiatively-driven convection in ice-covered lakes: observations, scaling and a mixed-layer model // *J. Geophys. Res.* 2002. 107. № C4. 7-1-7-16.
16. Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton*. New York: Cambridge Univ. Press, 2006. 535 p.
17. Schnoor J.L., Di Toro D.M. Differential phytoplankton sinking- and growth-rates: an eigenvalue analysis // *Ecol. modelling.* 1980. V. 9. P. 233–245.
18. Terzhevnik A., Golosov S., Palshin N., Mitrokhov A., Zdorovenov R., Zdorovenova G., Kirillin G., Shipunova E., Zverev I. Some features of the thermal and dissolved oxygen structure in boreal, shallow ice-covered Lake Vendyurskoe, Russia // *Aquatic Ecol.* 2009. V. 43. № 3. P. 617–627.
19. Thomas W.H., Gibson C.H. Effects of small-scale turbulence on microalgae // *J. Appl. Phycol.* 1990. V. 2. P. 71–77.
20. Thomas W.H., Gibson C.H. Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein // *Deep Sea Res.* 1990. Pt A. V. 37(10). P. 1583–1593.
21. Vehmaa A., Salonen K. Development of phytoplankton in Lake Pääjärvi (Finland) during under-ice convective mixing period // *Aquatic Ecol.* 2009. V. 43. № 3. P. 693–705.
22. Zdorovenov R., Palshin N., Zdorovenova G., Efremova T., Terzhevnik A. Interannual variability of ice and snow cover of a small shallow lake // *Est. J. Earth Sci.* 2013. V. 62. № 1. P. 26–32.
23. Zdorovenova G., Zdorovenov R., Palshin N., Terzhevnik A. Optical properties of the ice cover on Vendyurskoe lake, Russian Karelia (1995–2012) // *Annals of Glaciol.* 2013. V. 54. № 62. P. 121–124.

EFFECT OF UNDER-ICE LIGHT INTENSITY AND CONVECTIVE MIXING ON CHLOROPHYLL A DISTRIBUTION IN A SMALL MESOTROPHIC LAKE

© 2019 N. I. Palshin^{1,*}, G. E. Zdrovennova¹, R. E. Zdorovenov¹, T. V. Efremova¹,
G. G. Gavrilenko¹, A. Yu. Terzhevnik¹

¹Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Russia 185030 Petrozavodsk
*e-mail: npalshin@mail.ru

Received: 31.01.2017

Received version received: 20.03.2018

Accepted: 27.03.2018

Data of long-term measurements of under-ice solar radiation, water temperature, and chlorophyll a are analyzed in four phytoplankton groups (green, diatoms, blue-green, and cryptophyte algae) in a small mesotrophic Vendyurskoe Lake (Karelia) in the period of spring under-ice convection. It is shown that, after thawing away of snow cover from lake surface, under-ice illumination increases, water temperature rises, the depth of convectively mixed layer (CML) increases, and microalga photosynthesis intensifies. In the daytime, chlorophyll a extremums appear in the CML, and, unlike the homogeneous characteristics (water electric conductivity, mineralization, etc.), the cells of different phytoplankton species can be used as tracers in studying convective mixing. A prognostic equation is obtained, reflecting an inverse dependence of the coefficients of variation of chlorophyll a concentration in CML on solar radiation fluxes, penetrating under ice bottom surface. A direct relationship was shown to exist between the increase in chlorophyll concentration in CML and its thickness.

Keywords: subglacial solar radiation, spring convection, chlorophyll a, phytoplankton, shallow lake.

DOI: 10.31857/S0321-0596463259-269