

Peculiarities of under-ice phytoplankton development in deep, cold-water lakes: Lake Teletskoye (Altai, Russia) case study

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Mitrofanova E.Yu.

Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Molodezhnaya St., 1, Barnaul, 656038, Russia

ABSTRACT. The under-ice phytoplankton was studied in the latitudinal part of Lake Teletskoye in 1997, 2006, 2018, 2023, and 2024 under different ice conditions—partial and complete freeze-up. During the under-ice period, the total diversity and abundance of phytoplankton decreased compared to the period of open water during the spring-summer-autumn growing season. With thick ice cover and a thick snow layer, diatoms and flagellates develop predominantly in numbers—a group of small-celled centric *Pantocsekiella teletskoyensis*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus*, and *Stephanocostis chantaicus* and the cryptophyte algae, *Komma caudata*. These species dominate in numbers even during the period of open water. Large algae, for example, *Mallomonas alpina* from golden algae, periodically make a significant contribution to the biomass of phytoplankton. The diversity and abundance of phytoplankton in the pelagic zone are typically lower than in littoral areas. With stable freeze-up, but with thin ice and a thick snow layer, cyanobacteria develop predominantly in the under-ice phytoplankton of Lake Teletskoye; in all other cases, diatoms and cryptophyte algae develop. In littoral areas (with depths down to 30 m), benthic forms and periphyton inhabitants, mainly diatoms, make a significant contribution to the diversity and abundance of winter under-ice phytoplankton, especially to its biomass. Overall, the development of phytoplankton under the ice of Lake Teletskoye in different ice conditions ranged from extremely low to average levels for this water body. Between 1989 and 1997, phytoplankton biomass varied from 0.5 to 1207.5 mg/m³ with a seasonal average of ~150 mg/m³ (Mitrofanova, 2000). In winter phytoplankton, the average biomass over the four studied years was 94.3 ± 21.3 mg/m³ (for the entire dataset) or 175.3 ± 28.7 mg/m³ (for the 0–10 m layer), so according to the trophic scale of lakes by I.S. Trifonova (1990), Lake Teletskoye can be classified as an ultra-oligotrophic water body (0–500 mg/m³). High values of the Shannon-Weaver diversity index may indicate the formation of an under-ice algal community.

Keywords: under-ice phytoplankton, diatoms, cryptophytes and golden flagellates, deep, cold-water lakes, Lake Teletskoye, Altai

For citation: Mitrofanova E.Yu. Peculiarities of under-ice phytoplankton development in deep, cold-water lakes: Lake Teletskoye (Altai, Russia) case study // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 584-620. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-584

1. Introduction

Recently, interest in the under-ice season in lakes has increased significantly thanks to the study of the response of mid- and high-latitude water bodies to global warming (Hampton et al., 2017) and, generally, the study of life under the ice (Wüest et al., 2019). Special projects were focused on life under the ice, such as in Lake Onega, where from 2015 to 2017 researchers investigated the physical, biochemical, and biological processes during the under-ice period in the

project “Life Under Ice” (Wüest et al., 2019). In lakes of temperate, subarctic, and arctic latitudes, ice can form annually, completely or partially, or not at all, and ice formation highly depends on regional climatic conditions (Kirillin et al., 2012). These water bodies are an important link in the global carbon cycle, and they transport carbon to the ocean through river systems, deposit it in their bottom sediments, and release greenhouse gases, carbon dioxide, and methane into the atmosphere (Tranvik et al., 2009). During ice melting, approximately 50% of the annual greenhouse gas

*Corresponding author. E-mail address: mitelena-09@mail.ru (E.Yu. Mitrofanova)

Received: July 01, 2026;

Accepted after revised: August 20, 2026;

Available online: August 28, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



emissions are released into the atmosphere from seasonally ice-covered lakes. In winter, conditions for the growth and development of algae in water bodies of the temperate zone differ significantly from those in summer. However, life does not stop there. Notably, under the ice in aquatic ecosystems at the water-ice interface, special communities are formed, consisting of microalgae, protozoa, and bacteria (Bashenkhayeva and Zakharova, 2017). Specific communities of microorganisms also form in the voids of the ice itself, for example, in Lake Baikal ice, where cryophilic organisms successfully reproduce in intercrystalline water (Obolkina et al., 2000). Additionally, during the period between intense freezing and melting of fresh ice, its lower surface can become overgrown with algae, which was first discovered on the Amur River (Bondarenko et al., 2004). Although the ice period is highly significant and mysterious for both lakes and the Earth, it receives minimal attention, even concerning algae.

In different climatic zones in winter, diatoms, as well as phytoflagellates from golden and cryptophyte algae, more often develop in phytoplankton (Shkundina, 1983; Obertegger et al., 2022; Bashenkhayeva et al., 2025), including in cold-water deep lakes with a long mixing period and a short stratification interval (Munawar and Munawar, 1978). Moreover, phytoflagellates develop in lakes both with and without ice cover (Salmaso et al., 1999). Algae, including phytoflagellates, are concentrated under the ice, mainly in the upper horizons, which are influenced more by light and bacteria than by the number of biogenic elements (Watson et al., 2001) because most phytoflagellates are capable of heterotrophic nutrition. Under the ice, the biomass of algae can increase significantly and create a blooming effect, as, for example, in Lake Baikal, where the spring maximum, the only one in the year (Yasnitsky and Skabichevsky, 1957), is caused by the development of diatoms and peridinium algae (Menshutkin et al., 1978; Popovskaya, 1978; Katz et al., 2015), which is facilitated by thick Lake Baikal ice and voids in it (Karnaukhov et al., 2019). Similar things are observed in other deep lakes of the world (Verkhozina et al., 2000) but with less abundance.

In Lake Teletskoye, the freeze-up period refers to the winter minimum (January–April) (Lepneva, 1937; 1950). There is no annual formation of continuous ice cover in the lake (>70% of cases over 65 years of observations from 1913 to 1978). At the same time, the latitudinal part of the lake (partially or completely) freezes annually, while the meridional part freezes periodically (Selegei and Selegei, 1978). Phytoplankton during the under-ice period was studied in January–March 1997, March 2006, January and February 2018, April 2023, and March 2024. Previously, we partially presented these materials in some publications (Mitrofanova, 2000; Mitrofanova et al., 2006; 2024; 2025). Comparison and generalization have been conducted for the first time.

The aim of the study is to identify the features of phytoplankton development in Lake Teletskoye during the freeze-up period under different ice conditions.

2. Materials and methods

Winter phytoplankton was examined in January–March 1997 at station 5 (horizons 0, 10, 50, 100, 200, and 250 m), March 2006 at station 5 (0, 5, 10, 30, 50, 100, and 200 m), station 8 (0, 5, and 10 m) and station 9 (0 m), January and February 2018 at station 5a (samples were taken by divers along the slope at depths of 0, 10, and 20 m), April 2023 at station 8 (0.2, 0.6, and 0.8 m), station 7 (0.6, 6.5, and 13 m), and station 6 (0.6, 4, and 8 m), March 2024 at station 1 (0 m), station 2 (0, 10, and 20 m), and station 3 (0, 10, and 20 m), and in the open part of the lake at the exit from the bay–station 4. (0.10 m) (Fig. 1, Table 1). In 1997, the lake was covered with ice throughout the entire latitudinal extent of the lake. In 2006 and 2018, there was a complete freeze-up. In 2023 and 2024, Kamga Bay and the northern latitudinal part (Biya to Cape Karatash and Cape Azhi) from the source of the river were frozen, with an open central part at the junction of the latitudinal and meridional parts of the lake (Fig. 2).

Lake Teletskoye is located in the Altai Mountains in the south of Western Siberia. This is a deep-water (maximum depth down to 323.3 m), freshwater oligotrophic lake with a large drainage basin area (the area of the drainage basin exceeds the lake area by 91 times), a significant difference in absolute heights (2288–434 m above sea level; the average height of the basin above sea level is 1940 m), numerous tributaries (70 permanent and 150 temporary) (Selegei and Selegei, 1978), with more frequent water changes in the lake compared to other large and deep lakes of the world, and significant fluctuations in water level throughout the year

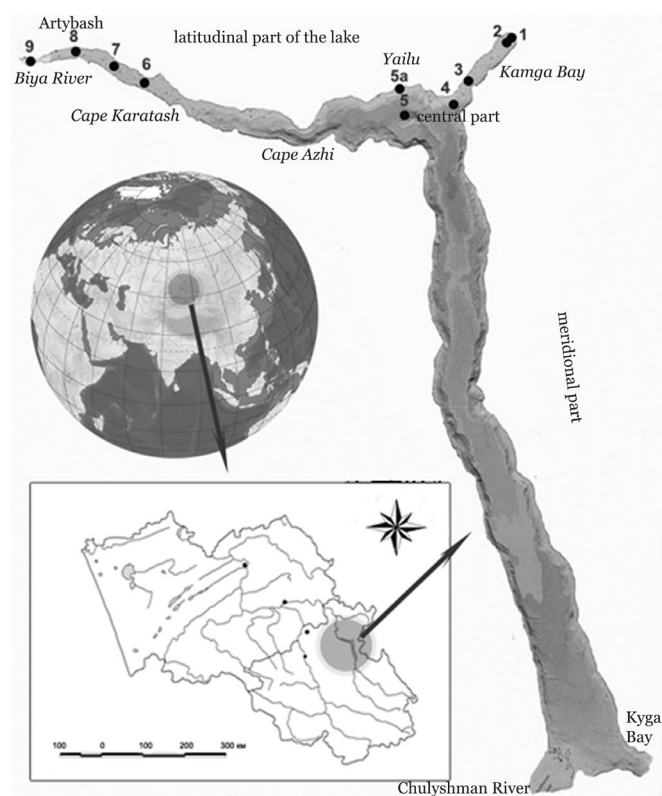


Fig.1. Schematic map of the Lake Teletskoye location and points of winter phytoplankton sampling in different years (decoding of station numbers is given in Table 1).

Table 1. Date and site of winter phytoplankton sampling in Lake Teletskoye

Date		Station		Coordinates	Total depth, m	Ice/snow thickness, cm
Year	Day, month	No.	Name			
1997	5 Jan	5	Yailu, pelagic zone	51°45'06"N 87°36'43" E	254	-
	10 Feb					-
	15 Mar					10-12/0-2
2006	8-10 Mar	5	Yailu, pelagic zone	51°45'06"N 87°36'43" E	254	39/30
		8	Artybash, pelagic zone	51°47'28"N 87°17'01" E	12	60/30
		9	Source of the Biya River	51°47'12"N 87°14'45" E	0,3	-
2018	22 Jan	5a	Yailu, littoral zone	51°46'00"N 87°35'59" E	0-20	-
	10 Feb					10/3
2023	9-11 Apr	8	Artybash, pelagic zone	51°47'28"N 87°17'01" E	12	48/4
		7	Mouth of the Tevenek River, pelagic zone	51°46'15"N 87°21'52" E	13,4	41/1
		6	Mouth of the Oyer River, pelagic zone	51°45'33"N 87°23'46" E	8,8	37/3
2024	18-25 Mar	1	Kamga Bay, mouth of the Kamga River	51°48'03"N 87°43'20" E	4,9	25/3
		2	Kamga Bay, mouth of the Kamga River	51°47'48"N 87°43'08" E	31	35/5
		3	Kamga Bay, mouth of the Turochak River	51°46'17"N 87°40'34" E	34	26/2
		4	Cape Airan, pelagic zone	51°45'20"N 87°33'96" E	159	-

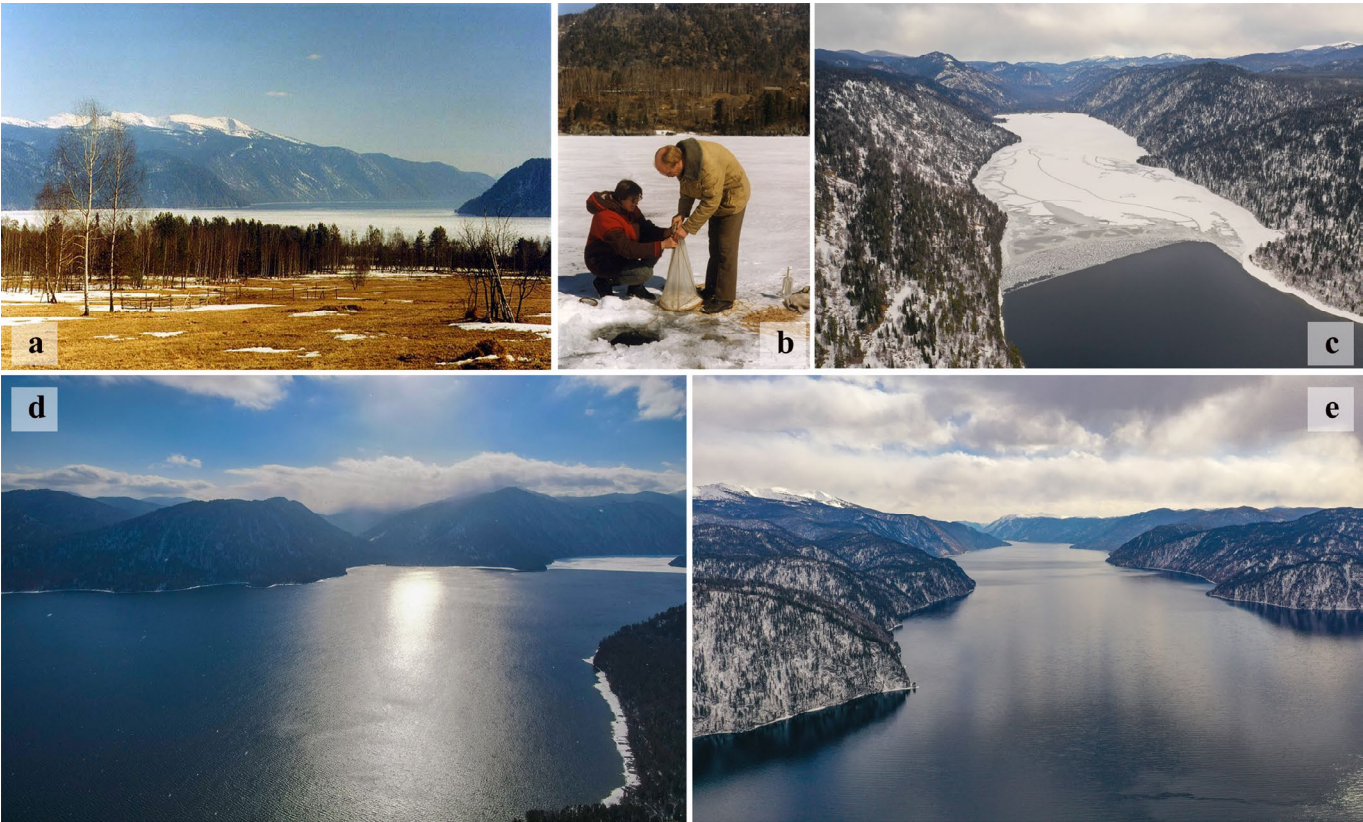


Fig.2. Ice situation at the lake in March 1997 (a-b) and 2022 (c-e): a–view from the Yailu terrace to the central part of the lake (the edge of the ice is visible); b–sampling; c–view of the Kamga Bay; d–view towards the village of Artybash; e–view of the meridional part of the lake in the southern direction, free of ice. Photo from R. Vorobyov’s quadcopter.

(the maximum annual amplitude of level fluctuations can reach 6 m). The ratio of the main inflow and runoff along the Chulyshman (70–75%) and Biya (98%) rivers at opposite ends of the lake and the ratio of length and the width of the lake determine the level regime of Lake Teletskoye as a typical river one. All these factors create a special limnoclimate with low water temperatures and instability of water masses. Based on the total depths, Lake Teletskoye is usually divided into two reaches: deepwater from the mouth of Chulushman River to Cape Karatash with depths of 100–300 m and the northwestern shallow reach from Cape Karatash to the source of the Biya River with depths of 10–40 m. The deepwater part of the lake has a regular trapezoidal shape in diameter with a relatively flat bottom and steeply rising slopes of the basin (Selegei et al., 2001). The lake is elongated in the meridional (part of the deepwater reach) and latitudinal (shallow and part of the deepwater reach) directions, at the junction of which the central part is located (near the Yailu village). In the latitudinal part, winter under-ice phytoplankton was studied. The meridional part of the lake is practically inaccessible in winter.

Samples of 1.5 L in volume were taken by scooping from under the ice and using a bathometer from different horizons. In 2018, samples were taken by divers along the slope, fixed with 4% formaldehyde, thickened by settling, examined, and counted in a 0.01 mL Nageotte chamber. Phytoplankton biomass was determined by the counting-volume method. For electron microscopy, samples were filtered (volume 10–50 mL) onto Millipore and Vladipor filters with a diameter of 10 µm and pores of ~0.7–0.8 µm, washed with 70% ethyl alcohol, dried, glued with double-sided tape onto “tables” for electron microscopy, sputtered with an Au-Pd mixture, and viewed on a Hitachi S-3400N SEM. The taxonomic names of algae were brought in accordance with the AlgaeBase electronic resource (Guiry and Guiry, 2026), but some taxa, which we found in Lake Teletskoye and identified in the early 2000s, are currently absent in this system. The division into large taxa (phylum) was performed according to a system widespread in algology in the second half of the 20th century (Algae..., 1989), in which diatoms, golden algae, etc. act as equal units. Currently (Guiry, 2024), many phyla have been reclassified as classes. For instance, the phyla Bacillariophyta and Chrysophyta, as classes Bacillariophyceae and Chrysophyceae, were combined into the phylum Heterocontophyta; Dinophyta—the phylum Dinoflagellata, and some Ulothrix algae from

green algae (genus *Elakatothrix* Wille)—the phylum Charophyta. Algal indication is based on the monograph by S.S. Barinova et al. (2019). The composition of winter phytoplankton in different years was compared according to Venn, and correlation with environmental factors (temperature; thickness of ice and snow)—according to Spearman (in Excel Microsoft Office 2021). The strength of the linear connection was determined using the Chaddock scale: 0–0.1–none; 0.1–0.3–weak; 0.3–0.5–moderate; 0.5–0.7–noticeable; 0.7–0.9–high; 0.9–0.99–very high; and 1–functional (Ksendzenko et al., 2025). Water quality, based on the saprobity index according to Pantle and Buck (as modified by Sladeczek) (Unified Methods..., 1977; 1983), was classified according to (GOST 17.1.3.07-82).

3. Results

1997

Phytoplankton research was conducted only at station 5 during the entire winter, covering periods with (February–March) and without ice (January). For comparison, data are presented for May, when the freeze-up ended and the lake was completely free of ice. Overall, 58 taxa were identified, with 9-15 taxa observed in the samples. The abundance of phytoplankton throughout the study period for all depths ranged from 3.1 to 143.0 thou cells/L, biomass–1.8–105.6 mg/m³ with average values of 42.5 ± 10.9 thou cells/L and 24.3 ± 8.4 mg/m³, respectively (Table 2). At the same time, in the surface layer the range of values was smaller, and the average abundance and biomass were greater: 57.4–143.0 thou cells/L and 108.3 ± 26.0 thou cells/L and 10.9–105.6 mg/m³ and 59.1 ± 27.4 mg/m³. The highest abundance was recorded precisely in the surface layer (Fig. 3a) due to the development of cyanobacteria (Fig. 3b), mainly from the genus *Dolichospermum* (Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & Komárek: *D. flos-aquae* (Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & Komárek (53.8–91.4%), *D. circinale* (Rabenhorst ex Bornet & Flahault) Wacklin, Hoffmann & Komárek (2.2–26.8%), as well as *Microcystis pulvereae* (H.C.Wood) Forti (84.3%) and *Anathece clathrata* (West & G.S.West) Komárek, Kaštovský & Jezberová (5.8-82.6%).

In February, cyanobacteria reached their maximum development in the sub-ice layer (135.1 thou cells/L; 94.4%). By mid-March, the total abundance of phytoplankton decreased, but the proportion of cyanobacteria in it remained almost at the same level (94.0%) with the same dominants. The cryptophyte, *Komma cau-*

Table 2. Taxonomic diversity and abundance of winter phytoplankton in Lake Teletskoye in different years

Indicators		Year			
Name	Limits	1997	2006	2023	2024
Total number of taxa		58	61	64	54
Number of taxa per sample		6-23	9-23	9-22	8-25
Number, thou cells/L	Limits	3.1-143.0	5.7-117.7	42.0-206.2	46.0-380.7
	Mean	42.5 ± 10.9	40.8 ± 11.0	141.4 ± 16.4	238.7 ± 36.2
Biomass, mg/m ³	Limits	1.8-105.6	6.1-62.9	176.5-514.5	76.0-344.0
	Mean	24.3 ± 8.4	27.1 ± 5.8	350.0 ± 32.6	195.0 ± 33.0

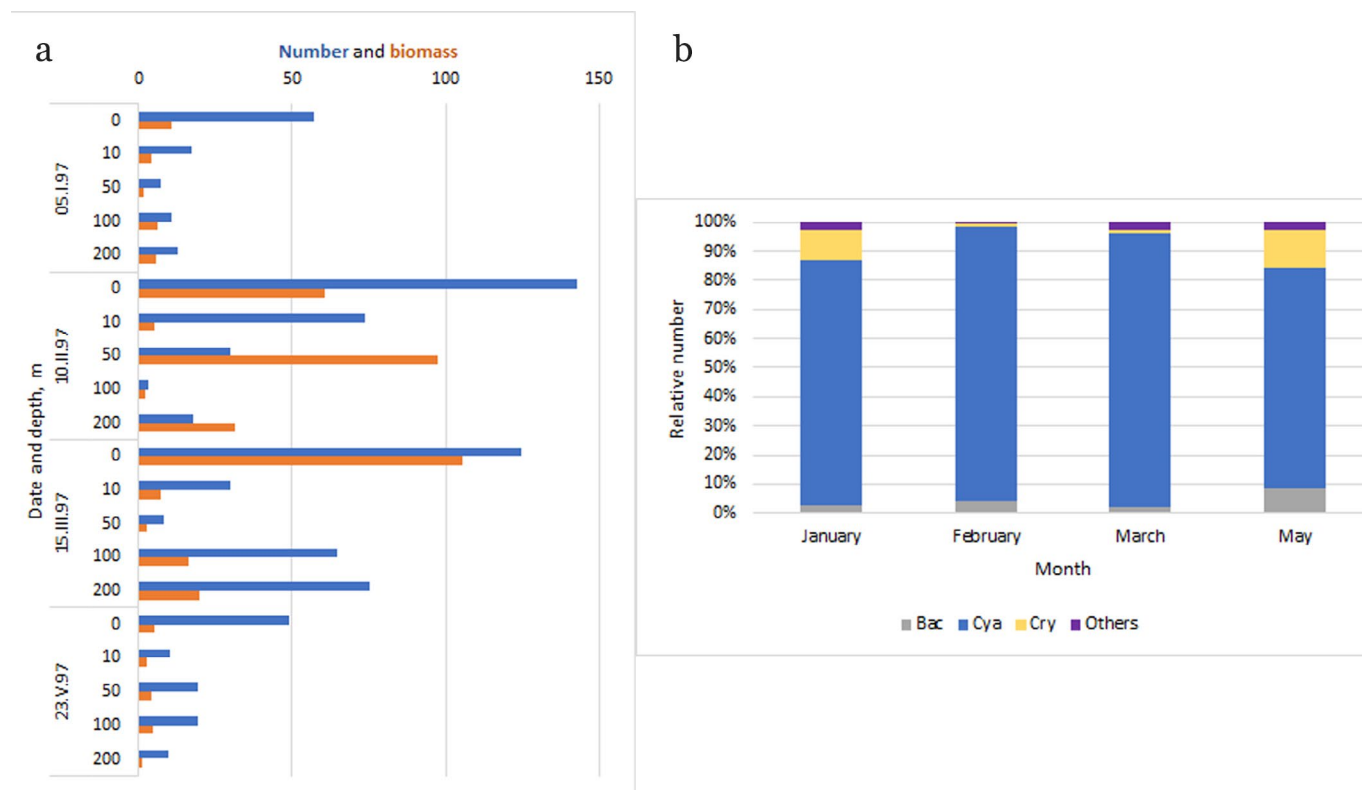


Fig.3. Changes in the abundance (thou cells/L) and biomass (mg/m³) of phytoplankton in Lake Teletskoye (st. 5) in the winter of 1997: absolute values by date and depth (a) and relative abundance of algae phyla in the surface layer (b): Cya–Cyanobacteria; Bac–Bacillariophyta; and Cry–Cryptophyta.

data (L.Geitler) D.R.A.Hill, and the group of small-celled centric diatoms (*P + S + S*), *Pantocsekiella teletskoyensis* Genkal et Mitrofanova sp. nov., *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll., *S. binatus* Håkansson et H.J. Kling, and *Stephanocostis chantaicus* Genkal et Kuzmina, subdominated in January and further in May. The biomass of phytoplankton in the surface layer during the winter-spring period was greatest in March, dominated by cyanobacteria (48.9% of the total biomass). After the under-ice development in February–March, phytoplankton biomass sharply decreased in May (Fig. 3a), while both cyanobacteria (35.2%) and cryptophyte algae (35.0%) made an almost equal contribution to the total biomass, but the share in the number of cyanobacteria was still large (see Fig. 3b). The largest proportion of diatoms in the total biomass was observed in February, with a minor role in the total number due to benthic forms, for example, *Paraplaconeis placentula* (Ehr.) Kulikovskiy & Lang.-Bert.

The maximum phytoplankton biomass was not always confined to the subglacial layer. For example, in February, under the ice, the highest biomass of phytoplankton was recorded at a depth of 50 m due to the predominance of diatoms (52.8%), including the ben-

thic form, *Surirella minuta* Bréb. ex Kütz. (46.6%), with a very low number (1.2 thou cells/L or 3.9%).

The analysis of the correlations between the abundance and biomass of phytoplankton, as well as the share of diatoms and cyanobacteria in the total abundance, on the one hand, and the thickness of ice and snow, on the other, revealed a high negative dependence of the proportion of cyanobacteria on the thickness of ice and snow (Table 3).

2006

In the under-ice phytoplankton in the latitudinal part of the lake, 49 species (54 species, varieties and forms) from 8 phyla were identified, with a significant diversity of diatoms–66%. The second largest number of species were cryptophyte algae–12%. Comparison of the composition of phytoplankton at different stations revealed that the ratio of phyla in terms of the number of taxa was similar: diatoms and cryptophytes occupied a leading position. Additionally, the taxonomic composition of phytoplankton at each station was very similar to each other–55–65%. Moreover, at station 5, 60–65% of the phytoplankton species composition included plankton algae from stations 8 and 9.

Table 3. Spearman's correlation coefficients between indicators of phytoplankton, the proportion of cyanobacteria and diatoms, and some environmental factors in 1997 ($p < 0.05$)

Indicators	Phytoplankton		Share in N	
	N	B	Cya	Bac
Snow thickness	0.41	0.39	-0.75	0.29
Ice thickness	0.40	0.41	-0.79	-0.44

Note: N–phytoplankton abundance, B–biomass, Cya–cyanobacteria, and Bac–diatoms. Connections equal to or higher than 0.5 are highlighted in bold.

The number of simultaneously vegetative taxa ranged from 9 to 23 at different stations and depths (Table 2). The smallest number of taxa was recorded at station 5 at the surface and in the bottom layer at 200 m; the largest one—at station 8 by 10 m. At deep station 5, the number of taxa was almost evenly distributed throughout the water column—9–15, with the maximum concentrations at depths of 5 and 10 m—15 and 13 taxa, respectively. Among the centric diatoms, the group *P+S+S* determined the plankton background. They were encountered at all stations and depths. At deeper horizons, large-celled centric algae, like *Stephanodiscus alpinus* Hust. and *Lindavia bodanica* (Eulens. ex Grun.) T. Nakov, Guillory, Julius, Theriot & Alverson, appeared in the phytoplankton. At station 5, at a depth of 200 m, a particularly large cell of *L. bodanica* was detected—45 µm. Typically, both during open water and under ice, the valve sizes of this species do not exceed 30–36 µm. For the entire period of phytoplankton research in Lake Teletskoye (1989–2025), only in May 1997 at Yailu station at a depth of 270 m a valve with a diameter of 72 µm was discovered, which is almost the maximum size given in the literature for this species—80 microns (Diatoms..., 1992). At 30 m and below, plankton samples contained the thick-walled colonial diatom, *Aulacoseira subarctica* (O.Müll.) Haw. Pennate diatoms also appeared in the pelagic phytoplankton at deeper levels. Among the cryptophytes, members of two genera, *Komma* D.R.A.Hill and *Cryptomonas* Her, were the most significant. At 50 m, the colorless flagellate, *Goniomonas truncata* (Fres.) Stein (= *Cyatomonas truncata* (Fres.) Fisch.), was observed. Interestingly, a rare member of golden algae, *Stylochysallis libera* (Fott) Starm.¹, had not previously been reported for Lake Teletskoye. The alga has a very delicate housing structure. It was observed only to a depth of 10 m at station 5 and only at the surface at station 8. Additionally, a large member of this phylum, a cold-loving species, *Mallomonas alpina* Pasch. & Rutt., developed in the lake phytoplankton during this period. He was observed at station 5, at a depth of 5 m, and at station 9.

Notably, *Dinobryon divergens* Imh., common in the plankton of the lake throughout the entire open period, was not found in the winter under-ice plankton. Among green algae, *Scherffelia incisa* (Nyg.) Masjuk & Lilitsk made a significant contribution, which was also detected in other seasons of the year, both in the pelagic and littoral zones of the lake.

The abundance and biomass of phytoplankton were recorded within the range of 5.7–117.7 thou cells/L and 6.1–62.9 mg/m³ (Fig. 4a; Table 2). The maximum and minimum values of abundance were recorded at station 5—depths of 5 and 200 m, respectively. It should be noted that the proportion of diatoms in the pelagic zone of the lake in the total phytoplankton abundance increased with depth—from 30.6 to 85.4%, while that of cryptophytes decreased from 50.2 to 10.4%, respectively (Fig. 4b). The main contribution to the phytoplankton abundance was made by the *P+S+S* group of diatoms—23.6–47.9%, and by *K. caudata* of cryptophytes—10.4–37.7%. Due to the small size of these diatoms and cryptophytes, their share in the phytoplankton biomass was insignificant: 1.5–6.0% and 1.1–13.0%, respectively.

An unspecified dinophyte (possibly a spore) (11.8–68.6%), large-celled diatoms *A. subarctica* (16.1–31.9%), and *L. bodanica* (62.4%) were the most significant contributors to the total phytoplankton biomass. In the pelagic zone of the lake, phytoplankton biomass and abundance are primarily confined to the photic layer—5–10 m. At station 8, accumulations of planktonic algae were also found at these same layers rather than at the surface. There was the same trend in the contribution of different species to the total abundance and biomass of phytoplankton in the lake. An analysis of correlations between the abundance, biomass, and number of taxa in phytoplankton, as well as the proportion of the *P+S+S* group in total abundance and biomass, on the one hand, and the total depth at stations and ice thickness (snow thickness at different stations was the same during the sampling period), on the other (Table 4), revealed that the number of taxa had a significant negative relationship with the station depth.

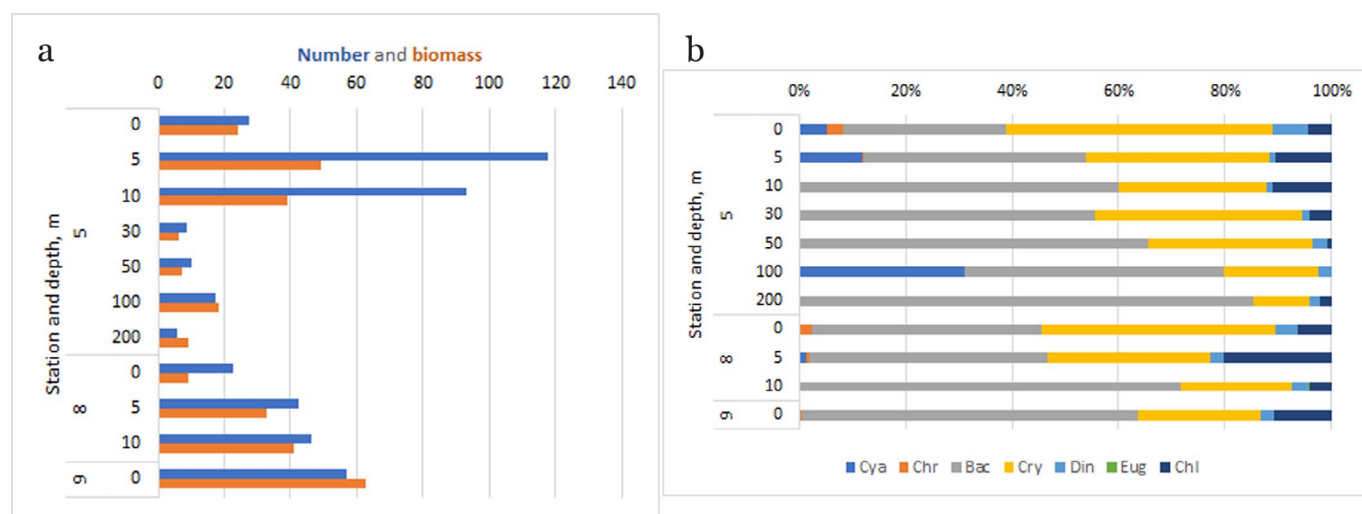


Fig. 4. Changes in the abundance (thou cells/L) and biomass (mg/m³) of phytoplankton in Lake Teletskoye (station 5) in March 2006: absolute values (a) and relative abundance of algal phyla (b) by dates and depths: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta, Eug – Euglenophyta, Chl – Chlorophyta.

¹ This species is not listed in AlgaeBase; it was mentioned by Matvienko (1954).

Table 4. Spearman's correlation coefficients between phytoplankton indicators, the proportion of small-celled centric diatoms, and some environmental factors in March 2006 ($p < 0.05$)

Indicators	Phytoplankton			Share of <i>P</i> + <i>S</i> + <i>S</i> in	
	N	B	n	N	B
Total depth	-0.03	-0.40	-0.59	-0.20	0.32
Ice thickness	-0.14	-0.42	-0.22	-0.20	-0.06

Note: N–phytoplankton abundance; B–biomass; n–number of taxa. Connections equal to or higher than 0.5 are highlighted in bold.

2018

In the lake's littoral zone, at the junction of the latitudinal and meridional parts of the lake (stations 5a)², 53 algal taxa from six phyla were identified in the winter before and during freeze-up, with diatoms significantly predominating (55%) (Fig. 5a). Green algae (8 taxa) were ranked second, while three phyla (cyanobacteria, golden algae, and cryptophytes) had four-six taxa, and dinophytes had one taxon.

Several species of golden algae and cryptophyte flagellates were present in the lake's littoral plankton. Among the chrysophytes, three species of the genus *Mallomonas* Kristiansen were identified: *M. elongata* Reverd., *M. acaroides* Perty, and *M. producta* Iwanh³. Among the cryptophytes, four species of the genus *Cryptomonas* were recorded: *C. erosa* Ehr., *C. gracilis* Skuja, *C. marssonii* Skuja, and *C. ovata* Ehr., as well as *Rhodomonas pusilla* (H. Bachm.) Javornicky and *Komma caudata*, one of the most abundant phytoplankton species in Lake Teletskoye.

A decrease in the number of phytoplankton species from 39 to 29 was observed between January and February, coinciding with ice formation, but the species ratio remained constant (Fig. 5b). However, 17 species were present in the lake's phytoplankton both in January and February. Perhaps the phytoplankton composition had not yet significantly changed with the recent ice formation.

2023

We identified 62 algal taxa from six phyla, with the highest diversity of diatoms at 71.0%. The predominance of benthic forms and periphyton in diversity may suggest the shallowness of the water body in the study area and the significant importance of its littoral zones, as well as the great coastal fouling contribution from its tributaries. Green algae ranked second in diversity, including Volvocales and Ulothricales (members of the genus *Elakatothrix*), as well as unspecified Chlorococcales. The remaining divisions contained two-three taxa each, indicating that the winter subglacial phytoplankton was low in diversity, a finding previously reported and confirmed in this study. The taxonomic diversity of phytoplankton in Lake Teletskoye at different stations and depths ranged from 9 to 22 taxa, with an average of 16 ± 1 taxa (see Table 2). At the same time, at each station, an almost identical number of taxa was recorded, as well as an almost identical contribution of individual algal divisions to the overall composition (Fig. 6a), i.e., the subglacial phytoplankton of the northern latitudinal part of the lake was similar in composition at different stations. Diatoms comprised 70–71% of the total phytoplankton algae composition, and green algae–9.7–20.0%. In the surface horizons at two stations (8 and 7), the number of taxa was lower than in the deeper water layers, while at station 6 the smallest number of taxa was found in the middle layer.

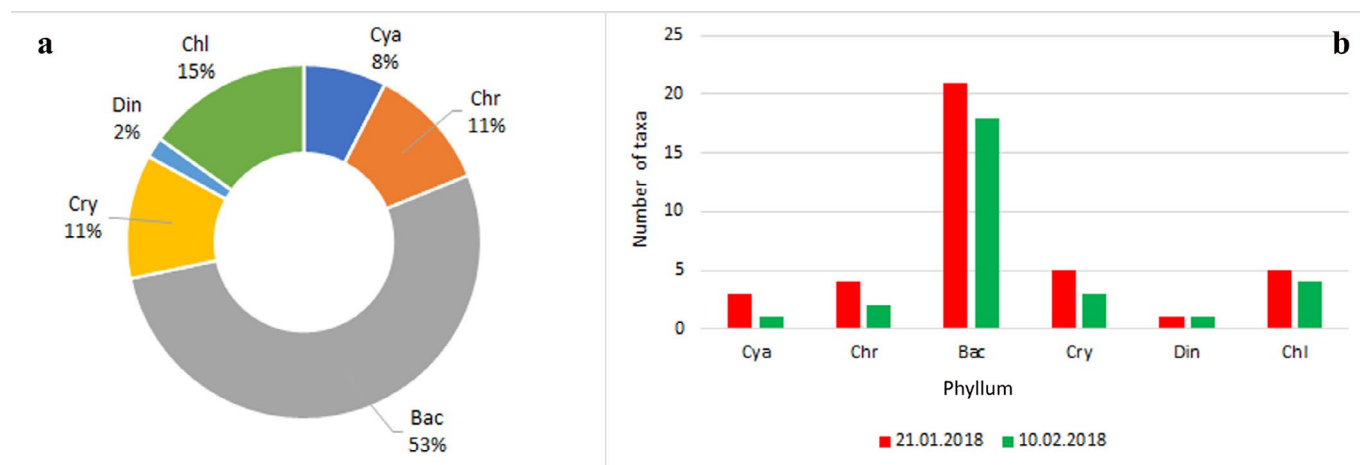


Fig.5. The general proportion of algae phyla (a) and distribution by sampling dates (b) in the phytoplankton of Lake Teletskoye (Yailu, littoral zone) in 2018, in numbers of species and %. Cya–Cyanobacteria; Chr–Chrysophyta; Bac–Bacillariophyta; Cry–Cryptophyta; Din–Dinophyta; and Chl–Chlorophyta.

² Data for this year are not presented in Table 2, as the phytoplankton composition and structure were studied without quantitative characteristics.

³ This species name is currently invalid. We could not find it anywhere.

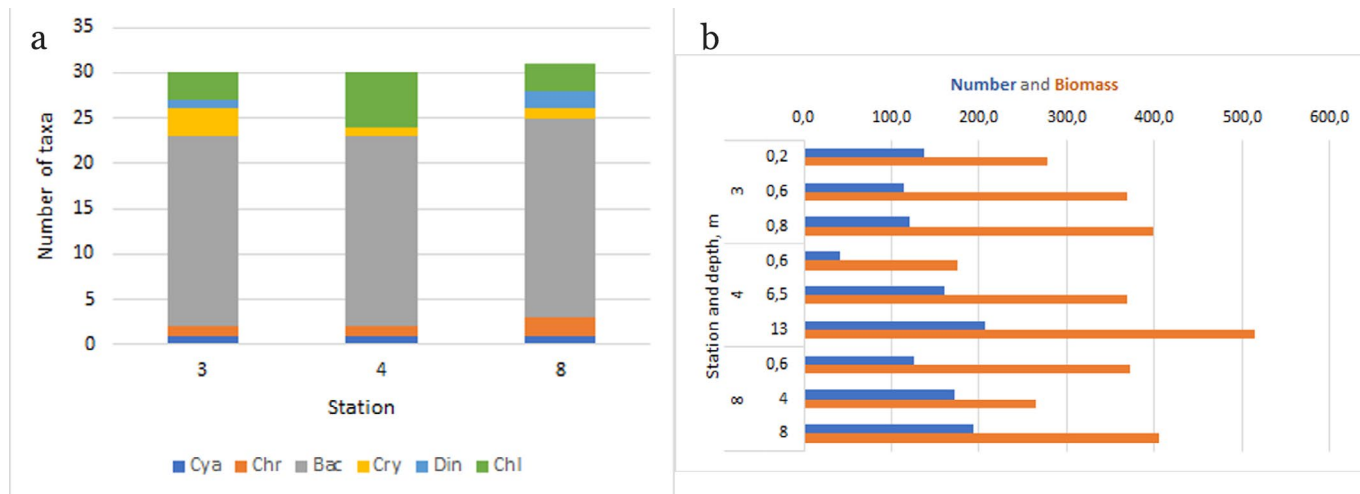


Fig.6. Algal phylum ratio (a) and phytoplankton abundance (b) (number (thou cells/L) and biomass (mg/m³)) in Lake Teletskoye in April 2023. Cya–Cyanobacteria; Chr–Chrysophyta; Bac–Bacillariophyta; Cry–Cryptophyta; Din–Dinophyta; and Chl–Chlorophyta.

The abundance of phytoplankton in Lake Teletskoye during the ice-cover period was low and ranged from 42.0 to 206.2 th. cells/L, while its biomass reached higher values of 176.5–514.5 mg/m³ with an average of 141.4 ± 16.4 thou cells/L and 350.0 ± 32.6 mg/m³, respectively (Fig. 6b; Table 2). The share of diatoms in the abundance of phytoplankton was 20.00–90.98% with an average value for the entire data set of $59.08 \pm 9.81\%$, in the biomass—4.17–85.63% with an average of $63.96 \pm 10.24\%$. Green algae ranked second in terms of contribution to the abundance and biomass of phytoplankton: the share in abundance was 1.01–68.57% with an average of $21.46 \pm 8.53\%$, and the share in biomass was 3.71–87.18% with an average of $23.71 \pm 8.62\%$. At some stations and layers, the contribution of cryptophyte algae was significant: the share in abundance was 1.45–34.07% with an average of $13.36 \pm 4.76\%$, and the share in biomass was 0.89–37.54% with an average of $7.91 \pm 3.84\%$. Among diatoms, the small-celled diatom complex *P+S+S* was the most abundant, with a 100% occurrence and 55.6% dominance frequency. The cryptophyte alga, *K. caudata*, had a 100% occurrence and a dominance frequency of 22.2%, indicating that the significance of these dominant species in terms of abundance was also maintained in the lake's subglacial phytoplank-

ton. The dominant complex by biomass included both small-celled plankton representatives, with their significant contribution to abundance, and algae with larger cells, primarily benthic diatoms. Thus, the small-celled *P+S+S* complex, with 100% occurrence, dominated by biomass in 22.2% of cases, while *K. caudata* dominated in 11.1%, as did the green chlamydomonads, *Scherffelia incisa*. The average station-specific phytoplankton abundance increased from station 8 to station 6, i.e., with increasing depth, while the average phytoplankton biomass was virtually the same at all stations.

We studied the development of the *P+S+S* group in under-ice phytoplankton of the lake before snowmelt. Overall, for the entire surveyed section of the lake, the *P+S+S* group contributed from 8.6 to 57.7% in abundance, with an average of $30.3 \pm 6.1\%$, and from 2.3 to 24.1% in biomass, with an average of $14.1 \pm 2.4\%$. The greatest contribution of the *P+S+S* group to both phytoplankton abundance and biomass was observed at station 8 (both maximum, minimum, and average values) (Fig. 7), i.e., the shallowest station. An analysis of correlations revealed that the number of taxa in phytoplankton during the sub-ice period was directly related to the total depth at the station and snow thickness, while phytoplankton abundance and biomass were inversely related to depth and directly

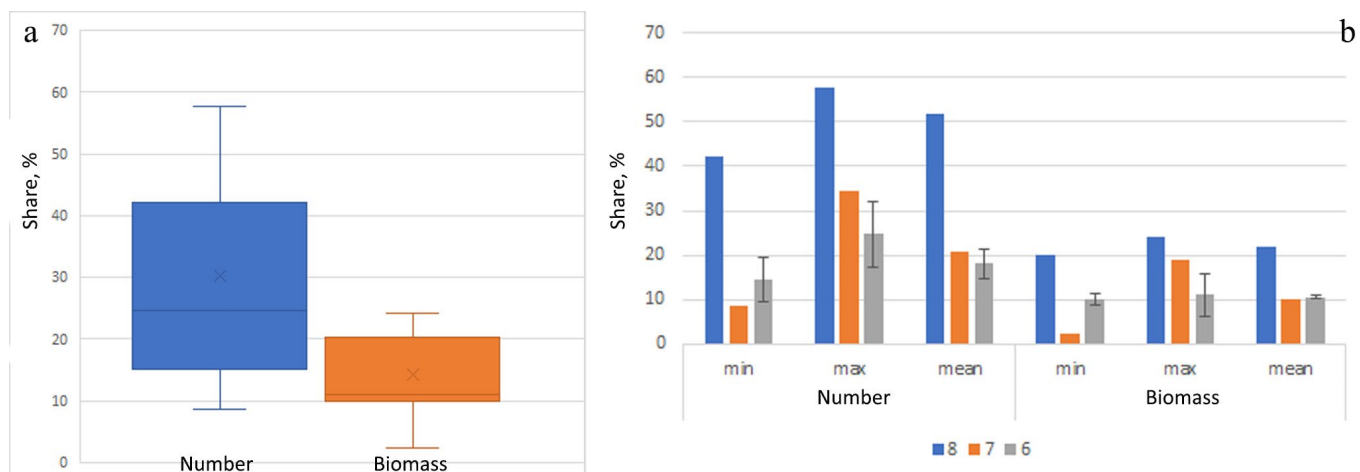


Fig.7. Maximum, minimum, and average contributions of small-celled centric diatoms to the abundance and biomass of Lake Teletskoye phytoplankton in April 2023 overall (a) and by station (b).

related to snow cover thickness. The proportions of the $P+S+S$ group in phytoplankton abundance and biomass correlated negatively with water temperature and positively with snow and ice thickness to varying degrees (Table 5).

2024

We identified 53 algal taxa from six phyla, with diatoms exhibiting the highest diversity at 56.6%. Green algae ranked second in diversity, including Volvocaceae (members of the genera *Chlamydomonas* Ehr. and *Scherffelia* Pasch.), as well as Chlorococcales, typical plankters (members of the genera *Monoraphidium* Kom.-Legn. and *Tetrastrum* Chod.), and desmids (member of the genus *Closterium* Nitzsch ex Ralfs). Flagellates from the cryptophyte genera *Komma* and *Cryptomonas* were well represented. The remaining phyla contained 1–4 taxa each, indicating that winter under-ice phytoplankton was relatively undiversified.

The most diverse, but least abundant, phytoplankton was found at the mouth of the Kamga River. In Kamga Bay (station 1), phytoplankton of approximately the same composition and quantity was recorded in the littoral zone at two stations (stations 2 and 3), while in the pelagic zone of the lake at the bay outlet (station 4), phytoplankton was less diverse and less abundant, with the greatest contribution of diatoms (Fig. 8a). In general, diatoms in different parts of the bay waters accounted for 27.8–66.7% of the total plankton algae composition; green algae–6.9–22.2%. At station 2, there were more taxa near the surface than at a depth of 10 m, but fewer than at 20 m. On the contrary, at station 3, the smallest number of taxa was near the surface, and the greatest was at a depth of 10 m, while this value decreased at 20 m. The waters of the Kamga River, a large tributary of the lake, flowing into the bay might contribute to the mixing of the water mass, and no specific trends in the distribution of algae in the water column were detected. In the pelagic zone, algae were more concentrated at a depth of 10 m rather than near the surface, which is consistent with the fact that the pelagic surface is more exposed to wind and wave action in the absence of ice.

Phytoplankton abundance during the ice-cover period ranged from low to average for this water body, ranging from 46.0 to 380.7 thou cells/L, and biomass—from 76.0 to 344.0 mg/m³, with averages of 238.7 ± 36.2 thou cells/L and 195.0 ± 33.0 mg/m³, respectively (Fig. 8b; Table 2). The proportion of diatoms in the abundance of phytoplankton was 35.4–78.2% with an

average value for the entire dataset of $57.6 \pm 5.1\%$, and the biomass was 1.9–86.3%, averaging $50.4 \pm 10.9\%$. At certain stations and horizons in March, the contribution of cryptophyte algae was significant: the proportion in abundance was 7.6–42.8% with an average of $22.7 \pm 4.3\%$, and the proportion in biomass was 2.6–25.9%, averaging $9.2 \pm 2.4\%$. Among the diatoms, the small-celled diatom complex $P+S+S$ was dominant in numbers, with 100% occurrence and 55.6% dominance frequency, while the cryptophyte alga *K. caudata*—with 88.9% occurrence and 33.3% dominance frequency. In the dominant assemblage by biomass, the small-celled $P+S+S$ complex, with an 11.1% occurrence rate, was not dominant, while *K. caudata*, with a 22.2% occurrence rate, was also not dominant. The dinophyte alga, *Glenodinium quadridens* (Stein) Schill., dominated only once—near Kamga River mouth (occurrence frequency 44.4%; dominance frequency 11.1%); in the pelagic zone, it was not recorded in the dominant assemblage. The average phytoplankton abundance decreased from station 2 to station 3 and increased towards pelagic station 4.

The contribution of the $P+S+S$ group ranged from 21.9 to 67.1% in abundance with an average value of $35.0 \pm 4.7\%$, and from 1.9 to 11.7% in biomass with an average value of 6.3 ± 1.0 . The greatest contribution of the $P+S+S$ group to phytoplankton abundance was recorded at station 1 in the surface layer, and the biomass—at station 2 at a depth of 10 m. Analysis of correlations between the abundance, biomass, and number of phytoplankton taxa, as well as the share of the $P+S+S$ group in the total abundance and biomass, on the one hand, and water temperature, total depth at the stations, and snow and ice thickness, on the other (Table 6), revealed a very high negative dependence on water temperature for the share of $P+S+S$ in phytoplankton abundance, and a moderate positive dependence on snow and ice thickness. The proportion of $P+S+S$ in phytoplankton biomass showed a significant positive correlation with snow depth and a moderate positive correlation with ice depth. For phytoplankton as a whole, a significant (moderate negative) correlation was observed only for the number of taxa; i.e., the more snow, the fewer species in phytoplankton.

Furthermore, we analyzed the contribution of each of the four species comprising the $P+S+S$ group to the phytoplankton of Kamga Bay in the sub-ice layer. *P. teletskoyensis* was the most abundant species. Its relative abundance varied from 73.3 to 87.8% of the group,

Table 5. Spearman's correlation coefficients between phytoplankton indicators, the proportion of small-celled centric diatoms, and some environmental factors in April 2023 ($p < 0.05$)

Indicators	Phytoplankton			Share of $P+S+S$ in	
	N	B	n	N	B
Temperature	-0.29	0.31	0.22	-0.67	-0.75
Total depth	-0.66	-0.97	0.94	-0.28	-0.17
Snow thickness	0.97	0.67	0.74	0.98	0.95
Ice thickness	0.25	-0.34	-0.25	0.65	0.73

Note: N—phytoplankton abundance; B—biomass; n—number of taxa. Connections equal to or higher than 0.5 are highlighted in bold.

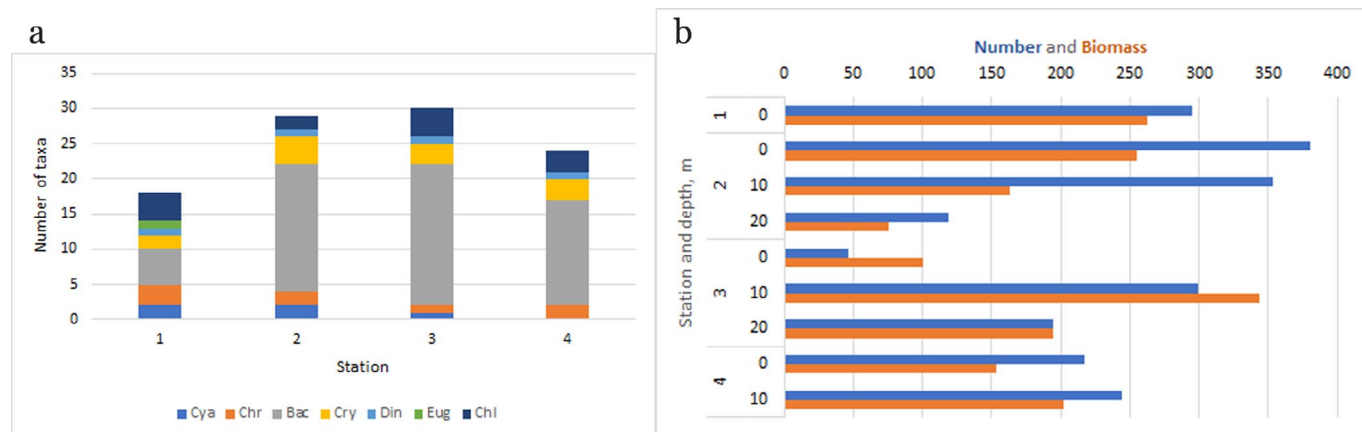


Fig.8. The ratio of algae diversity (a) and abundance of phytoplankton (number, thou cells/L, and biomass, mg/m³) (b) in Lake Teletskoye in March 2024. Cya–Cyanobacteria; Chr–Chrysophyta; Bac–Bacillariophyta; Cry–Cryptophyta; Din–Dinophyta; and Chl–Chlorophyta.

with an average of $81.9 \pm 1.4\%$. *S. chantaicus* was the second most significant species, accounting for 6.8–17.3% and $13.1 \pm 1.1\%$, respectively. The remaining two species, although present in each sample, showed insignificant quantities.

Ecological and geographical analysis of algal plankton composition during the ice-covered period

Analysis of the taxonomic composition and ecological characteristics of algae revealed that the plankton of Lake Teletskoye during the ice-covered period was dominated by bottom algae and periphyton (33.6% of the total number of identified taxa and 48.5% of taxa with known ecological characteristics), cosmopolitan in geographic distribution (43.6% and 62.9%), alkali-philic and indifferent to pH (17.9% and 39.1%, 19.3%, and 42.2%, respectively), and indifferent to water mineralization (48.6% and 71.6%), as well as betamesosaprobionts in terms of organic compound content (25.7% and 48.7%) (Table 7).

4. Discussion

The impact of ice conditions on the dominant phytoplankton complex and quantitative characteristics in Lake Teletskoye

Lake Teletskoye, found in the Altai Mountains of southern Western Siberia, only experiences freezing in its northern latitudinal section each year, and rarely freezes entirely (Selegei and Selegei, 1978). In recent decades, complete freeze-ups have become irregular. Previously, complete ice cover was observed every 8–13 years. In 2006, the lake completely froze over

after more than 15 years without freezing. In our study, complete ice cover was observed in 2010 and 2018. Its great depth (323 m), the prevalence of nearly constant mountain winds in its valley, and the short period of external water exchange (5.6 years) determine the lake's thermal and hydrological conditions (Selegei and Selegei, 1978; Selegei et al., 2001). These factors lead to inconsistent, late, or short-lived ice cover. Open water during the winter, accompanied by strong, persistent winds in the lake valley, negatively impacts the development of algae in the lake's water column.

The phytoplankton sampling in 1997, 2006, 2018, 2023, and 2024 coincided with varying ice conditions on the lake (Fig. 9).

In 1997, the lake froze over its entire latitudinal section, i.e. from east to west from Kamga Bay (stations 1–4) to the source of the Biya River, including the pelagic zone opposite the settlement of Yailu (stations 5–9). At station 5, the ice was 10–12 cm thick and practically snow-free (Fig. 2). In 2006 and 2018, the complete and prolonged freeze-up was observed over the entire lake, which is very rare. The ice was thick with a powerful snow cover of > 30 cm. Usually, the thin ice is broken by winds that blow in the narrow lake valley either from the northwest or from the southeast. In 2023, the northern latitudinal section of the lake' Kamga Bay and the section from the source of the Biya River to Cape Karatash were frozen, and in 2024, the freeze-up occurred a little further east to Cape Azhi (in front of the central part). During these two years, the pelagic zone near the Yailu settlement (station 5) remained ice free. Ice conditions similar to

Table 6. Spearman's rank correlation coefficients between phytoplankton indicators, the proportion of small-cell centric diatoms, and some environmental factors in March 2024 ($p < 0.05$)

Indicators	Phytoplankton			Share of P+S+S in	
	N	B	n	N	B
Temperature	-0.13	-0.07	0.27	-0.97	-0.49
Total depth	-0.08	-0.15	0.57	-0.52	-0.18
Snow thickness	0.29	-0.10	-0.32	0.38	0.61
Ice thickness	0.13	0.00	0.19	0.33	0.31

Note: N–phytoplankton abundance; B–biomass; n–number of taxa. Connections equal to or higher than 0.5 are highlighted in bold.

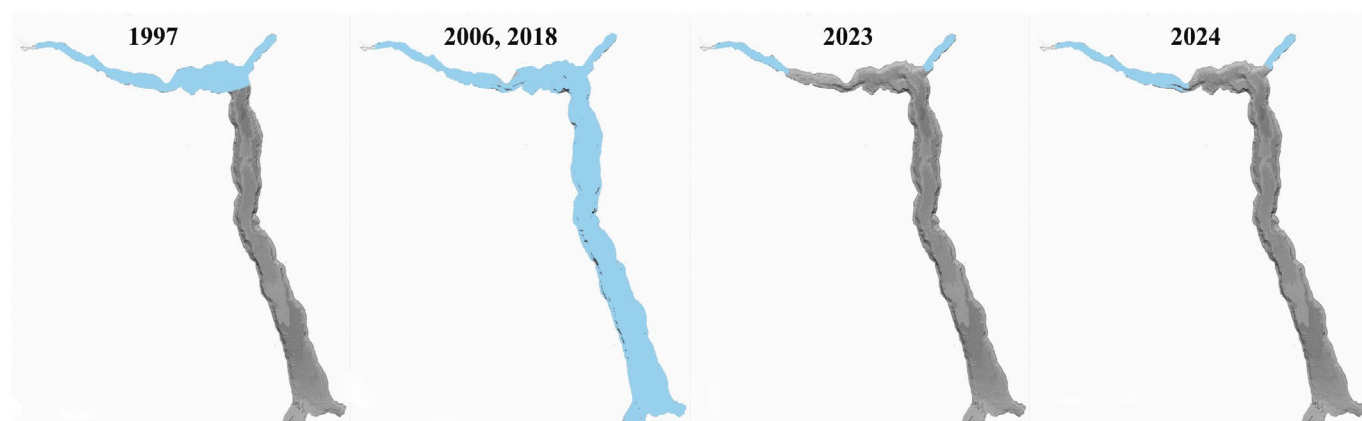
Table 7. Ecological characteristics of algae in the under-ice plankton of Lake Teletskoye

Ecology		Geographical distribution	
Group	Number of taxa	Group	Number of taxa
Planktonic	38	Arctic and alpinus	14
Benthic	47	Boreal	22
Planktonic and benthic	11	Cosmopolitan	61
epibionts	1		
Number of taxa with known characteristic (% of total number of taxa)	97 (69.3)		97 (69.3)
Halobness		Kelation to pH	
Group	Number of taxa	Group	Number of taxa
Halophobic	10	Acidophilus	5
Halophile	15	Alkalibiont	7
Indifferent	68	Alkaliphile	25
Mesohalob	1	Indifferent	27
Oligohalob	1		
Number of taxa with known characteristic (% of total number of taxa)	95 (67.9)		64 (45.7)
Saprobity			
Group	Number of taxa	Group	Number of taxa
xenosaprobies (0-0.5)	7	betamesosaprobies (1.5-2.5)	36
oligosaprobies (0.5-1.5)	20	alfamesosaprobies (2.5-3.5)	11
Number of taxa with known characteristic (% of total number of taxa)			74 (52.9)

those in 2024 were observed in March 2022, as shown in Figs. 2c-d. This variable ice coverage of the lake contributed to differences in the composition of under-ice phytoplankton.

Overall, 140 taxa were identified in the winter phytoplankton of Lake Teletskoye during the study period, dominated by diatoms, green algae, and cyanobacteria: Cyanobacteria–16, Chrysophyta–9, Bacillariophyta–79, Cryptophyta–9, Dinophyta–5, Euglenophyta–3, and Chlorophyta–19. Cyanobacteria are always present in the lake plankton, especially small-celled coccoid forms. During the phytoplankton study period from 1989 to 1997, cyanobacteria accounted for 10.6% of the total number of taxa (Mitrofanova, 2000). In the winter plankton, the proportion of cyanobacteria was practically in the same range–11.4%. In terms of the cyanobacterial proportion in the total phytoplank-

ton composition of the lake, the phytoplankton of 1997 stood out with 21.1%, while in other study years, the proportion of cyanobacteria ranged from 4.9 to 7.7% of the total composition (Fig. 10). Thin transparent ice with a small amount of snow on its surface provided sufficient light penetration into the water column and created favorable conditions for the development of cyanobacteria in 1997, mainly the species *Dolichospermum flos-aquae*, *D. circinale*, as well as *Microcystis pulvereae* and *Anathece clathrata*. This is well confirmed by the correlation links between cyanobacteria and ice thickness—a high negative correlation dependence, i.e. as the ice thickness decreases, the proportion of cyanobacteria in the phytoplankton abundance increases (Table 3). In the entire dataset presented in this publication, a similar negative dependence was also observed, although slight but obvious (Table 8).

**Fig.9.** Ice conditions on Lake Teletskoye during periods of phytoplankton research (blue–ice cover; grey–open water).

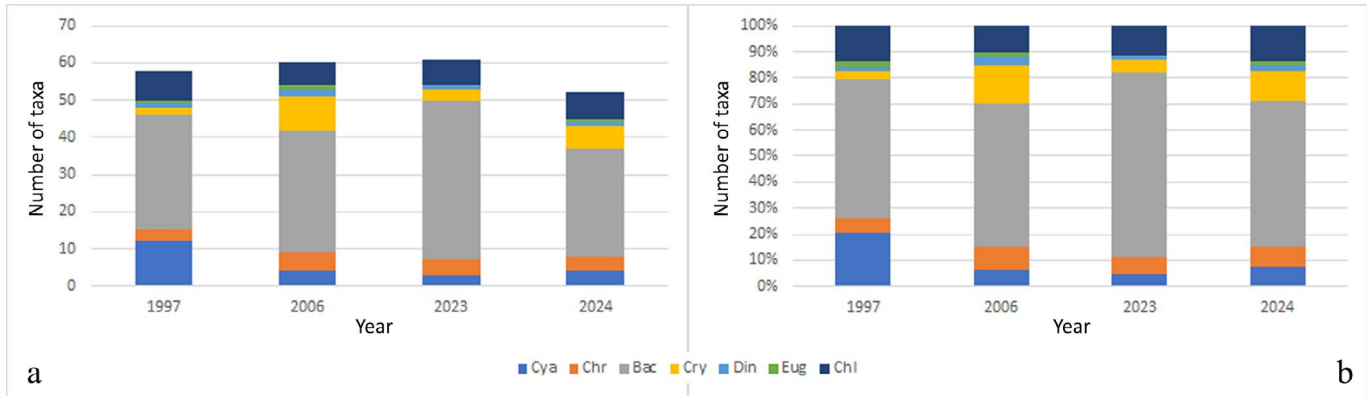


Fig.10. Absolute (a) and relative (b) abundance of algal taxa in winter phytoplankton of Lake Teletskoye. Cya–Cyanobacteria; Chr–Chrysophyta; Bac–Bacillariophyta; Cry–Cryptophyta; Din–Dinophyta; and Chl–Chlorophyta.

If we summarize and analyze all significant (>0.5) linear relationships in the studied years, 1997 stands out only for its high negative correlations between the proportion of cyanobacteria in phytoplankton abundance and ice and snow thickness. In turn, 2006 exhibited a noticeable negative correlation between the number of taxa and total depth. In 2023 and 2024, the range of correlations was much broader, likely due to the study area in the littoral zones of the lake, where environmental conditions are more diverse (owing to the influence of tributaries), as presented graphically in Fig. 11.

Intensive and prolonged period of the water column mixing, short stagnation period, increased flow of the water body does not allow cyanobacteria to reach high abundance in the lake phytoplankton during summer or other seasons with open water, while under the ice, in conditions of low temperatures and the absence of turbulence, they can significantly increase their numbers. At the same time, with a thick layer of ice and snow both in the pelagic zone (2006) and in shallower areas (2018 and 2023-2024), the diatom-cryptophyte component–the *P+S+S* group and the cryptophyte alga *Komma caudata*–becomes the most significant in phytoplankton. Cryptophytes are known to comprise a typical cold-water species complex, characteristic of the subglacial and early spring plankton in lakes (Trifonova, 1990; Bondarenko and Shchur, 2008). In Lake Baikal, several species of cryptophytes are found, including *Cryptomonas gracilis* Skuja and *C. ovata* Ehr., which are year-round residents. Significant numbers of *C. reflexa* (Marsson) Skuja, *C. marssonii* Skuja, and *Rhodomonas pusilla* (Bachm.) Javornicky develop in subglacial plankton. *K. caudata*, as in Lake Teletskoye, is a constant component of the plankton in Lake Baikal. In spring and autumn, this species becomes one of the

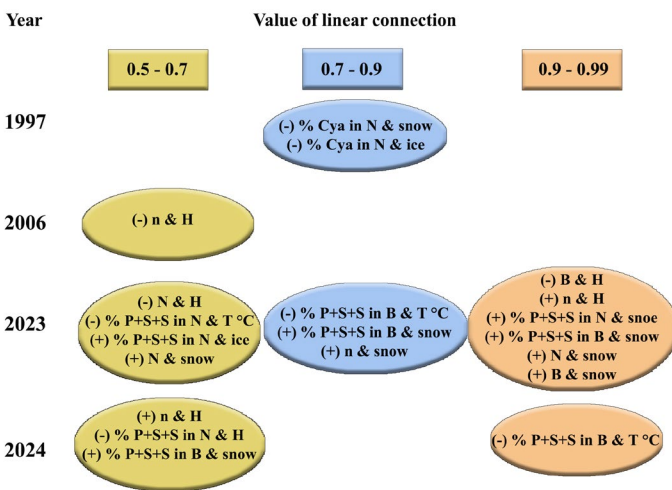


Fig.11. Correlation relationships between plankton indicators and environmental factors in different study years.

dominant species, occurring throughout the entire water column (Atlas and Guide..., 1995).

A distinctive feature of flagellates, which belong to golden and cryptophyte algae, is their ability to switch to heterotrophic feeding under unfavorable light conditions. This property is entirely appropriate in winter, when the onset of ice formation sharply reduces the influx of solar radiation into the water layers. Among the golden algae, *Mallomonas elongata*, *M. acaroides*, and *M. producta* are often found in lakes in late autumn, winter, or spring, such as in the shallow lakes of Katunskie Belki (Matvienko, 1954). Most of the identified cryptophytes (*Cryptomonas erosa*, *C. gracilis*, *C. marssonii*, *C. ovata*, *Rhodomonas pusilla*, and *Komma caudata*) are widespread in lakes and other water bodies. They also prefer the cold season and are often found in high-altitude oligotrophic lakes (Kiselev, 1954).

Table 8. Spearman’s correlation coefficients between phytoplankton parameters, the proportion of cyanobacteria and diatoms, and some environmental factors for the winter phytoplankton in Lake Teletskoye during different years, surface layer ($p < 0.05$)

Indicators	Phytoplankton		Share in N	
	N	B	Cya	Bac
Snow thickness	-0.38	0.22	-0.30	0.02
Ice thickness	-0.44	0.22	-0.62	0.34

Note: N–phytoplankton abundance; B–biomass; Cya–cyanobacteria; Bac–diatoms. Connections equal to or higher than 0.5 are highlighted in bold.

A comparative analysis of algal diversity in the subglacial phytoplankton of Lake Teletskoye (Fig. 12) revealed that a similar number of taxa vegetate during the winter in each of the studied years, and approximately the same number are shared between adjacent years (36–57%). The slightly reduced number of taxa identified in 2024 may be due to the isolation of Kamga Bay, where the samples were collected. The high diversity of planktonic algae in winter during different years may indicate significant consistency in the composition of this ecological group in the lake across different years under varying ice conditions.

Comparison of dominant complexes in lakes of different climatic zones during winter

During winter, diatoms (Shkundina, 1983), along with cryptophytes and golden flagellates, also develop in the phytoplankton of various climatic zones. Diatoms are distinguished by their resistance to dynamic conditions and can develop even in the absence of ice cover. For example, small-celled centric diatoms and cryptophytes predominate in the winter plankton of Lake Superior (USA–Canada) (Munawar and Munawar, 1978), which, like Lake Teletskoye, is a cold-water, deep-water lake with a long mixing period and a short stratification interval. Lake Superior rarely freezes completely (approximately once every 20 years); typically ~23% of its water area is covered by ice from February to April (Singer, 2026). The predominance of flagellates is also observed in shallow water bodies with a higher trophic level. For example, in winter under the ice in the shallow humic lake Crystal Swamp (Wisconsin, USA), the plankton is also dominated by cryptomonads, euglenophytes, and ciliate protozoans (Graham et al., 2004). In the small lake of glacial origin, Third Sister Lake (Michigan, USA), diatoms dominate the phytoplankton during the subglacial period, with pennate forms being more abundant than centric ones. Golden algae (genus *Dinobryon* Ehr.) and cyanobacteria (genus *Planktothrix* Anagnostidis & Komárek) are another numerous group (Judd et al., 2005). During the ice-covered season, flagellates are also common in shallow waters, and besides the cryptophytes found in Lake Teletskoye, these lakes contain dinoflagellates and euglenophytes, similar to eutrophic and oligotrophic lakes in Sweden (Danilov and Ekelund, 2001). Interestingly, cryptophytes have always been present in Swedish lakes, but *Cryptomonas erosa* and *C. reflexa* were abundant in eutrophic lakes, while *C. marssonii* only occasionally appeared in oligotrophic ones. Lake Constance (Bodensee, Germany-Switzerland-Austria) shows weak algal growth during the winter. At this time of year, with little zooplankton activity and high availability of biogenic elements, cryptophyte and small centric algae are the dominant phytoplankton, a pattern observed in many alpine lakes of diverse sizes (Sommer, 1986) and in Lake Teletskoye. Overall, phytoplankton abundance in the oligotrophic lakes analyzed above is significantly lower than in eutrophic lakes, even under winter conditions due to low levels of biogenic elements. Thus, in different climatic zones, winter phytoplankton in lakes often combines diatom and phytoflagellate species, belonging to golden and

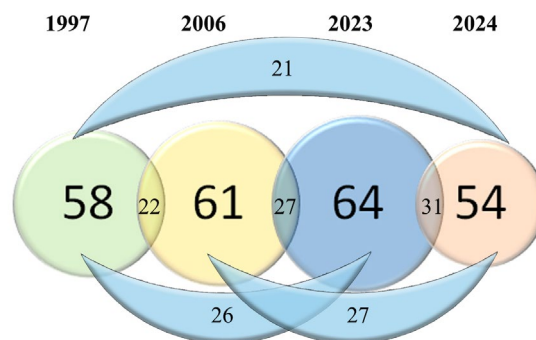


Fig.12. Diversity of under-ice phytoplankton in different years (supplemented linear Venn diagram): numbers in large font–number of taxa in the studied years; numbers in small font–number of common taxa in adjacent years.

cryptophyte algae. We observed a similar distribution in the winter phytoplankton in Lake Teletskoye.

The under-ice phytoplankton of Lake Teletskoye is characterized by greater development in the littoral zone of the lake, where its abundance is higher compared to pelagic areas. Thus, in the Yailu pelagic zone (station 5) in 1997, the average value of the Shannon diversity index for abundance was 1.08 ± 0.13 , and biomass– 1.59 ± 0.17 . In 2006, the abundance and biomass in the pelagic zone were 1.83 ± 0.05 and 1.60 ± 0.14 , respectively, and in the littoral zone– 1.88 ± 0.13 and 2.00 ± 0.19 , respectively. If during the open water period, the development of phytoplankton in the pelagic zone is limited mainly by the hydrodynamic factor (wind-wave mixing), in the area with ice cover–by the thickness of ice and snow on it. Thus, in 1997 and 2006, the abundance and biomass of phytoplankton in the Yailu pelagic zone (station 5) were lower than in 2006 and 2023–2024 in the littoral zones. Furthermore, in shallow areas of the lake and under the ice, as during the open water period, benthic and periphytic forms predominated in diversity, which may indicate a significant influence of the littoral zone in the formation of the planktonic component in the lake. For example, in April 2023, the contribution of benthic forms to the total diversity of phytoplankton at stations 6–8 was $>70\%$. On the contrary, in Lake Baikal, its endemics, mainly truly planktonic algae, in the pelagic zone cause sharp interannual fluctuations in phytoplankton abundance. Based on the spring diatom plankton biomass (biomass $>1000 \text{ mg/m}^3$), years are classified as highly productive, moderately productive (from 500 to 1000 mg/m^3), and low-productivity ($<500 \text{ mg/m}^3$). Maximum biomass values during this period can reach $5\text{--}7 \text{ g/m}^3$. In highly productive years, diatom abundance can account for 90% of the total phytoplankton abundance, and the biomass can reach 95% (excluding picoplankton) (Popovskaya et al., 2002; Popovskaya et al., 2008).

One of the features of phytoplankton development in Kamga Bay of Lake Teletskoye in March 2024 was the development of the dinophyte alga, *Glenodinium quadridens*, at some stations, primarily near the surface. Its proportion in phytoplankton abundance was

low, ranging from 1.7 to 11.5% with an average of $5.0 \pm 1.0\%$, while in biomass—from 3.8 to 89.1% with an average of $32.0 \pm 11.0\%$. We did not observe such dinophyte development during other periods of subglacial phytoplankton research. Dinophyte “blooms” in winter are typical, for example, of Lake Baikal, when these algae develop in ice cavities and, after the ice shell melts, emerge into the plankton, causing the spring “bloom.” This is characteristic of *Gymnodinium baicalense* Antipova (Karnaukhov et al., 2019).

In general, the phytoplankton development under the ice in Lake Teletskoye in different sampling periods ranged from extremely low to average levels for this water body. Thus, over the period from 1989 to 1997, the phytoplankton biomass ranged from 0.5 to 1207.5 mg/m³ with an average per season of ~ 150 mg/m³ (Mitrofanova, 2000). According to the average biomass of winter phytoplankton over four studied years for the entire data set (94.3 ± 21.3 mg/m³), or the average biomass in the 0–10 m layer (175.3 ± 28.7 mg/m³), according to the trophic level of lakes by I.S. Trifonova (1990), Lake Teletskoye can be classified as an ultraoligotrophic water body (0–500 mg/m³). In the deepest and oldest lake on Earth, the spring maximum under ice can exceed the summer development of phytoplankton and be the only per year (Yasnitsky and Skabichevsky, 1957), resulting from the development of diatoms and peridinium algae (Menshutkin et al., 1978; Popovskaya, 1978; Katz et al., 2015). This is largely due to the transparent, albeit thick (~ 1 m) ice on Lake Baikal, as well as the voids (caverns) in it (Zavoruev et al., 1995; Karnaukhov et al., 2019). In Lake Teletskoye, ice of such thickness is usually not observed. Only during the particularly cold winter of 1968–1969 did it occur. Over 50 years of observations, the maximum ice thickness recorded at the junction of the latitudinal and meridional parts of the lake (station 5) was 102–105 cm. The duration of ice cover in Lake Teletskoye is also much shorter than in Lake Baikal: the average duration of ice cover in the latitudinal part is 69–155 days, depending on the site, and in the meridional part—36–45 days (Selegei and Selegei, 1978). All this does not contribute to the widespread development of algae under the ice of Lake Teletskoye.

Flagellate development in winter phytoplankton at Lake Teletskoye resembles that of polar and Arctic waters. However, some authors argue that light is not a limiting factor for the pelagic algal community in such water bodies. Biogenic elements are more significant, which are insufficient from the drainage basin (Bonilla et al., 2005). Lake Teletskoye, whose watershed contains sufficient areas occupied by charred alps (the alpine density rate of the lake basin is 44.3% (Selegei and Selegei, 1978)), also receives few biogenic elements, especially phosphorus. The phosphate ion concentration in Lake Teletskoye's waters is insignificant and at the detection limit (Zinoviev et al., 2012), making phosphorus a limiting factor for phytoplankton development. Flagellates, which predominate in Lake Teletskoye during certain periods of the year, including under ice, are capable of mixotrophy. Moreover, even though Lake Teletskoye usually has limited phy-

toplankton growth, most of it thrives in shallow waters, and the benthic organisms significantly contribute to phytoplankton diversity. This makes Lake Teletskoye similar to polar and Arctic water bodies, where benthos and periphyton are especially significant. The bulk of phototrophic biomass in such water bodies is concentrated in benthic algal communities ($\sim 98\%$ of the total pigment reserve) rather than in plankton (Bonilla et al., 2005). In terms of the development of flagellates in phytoplankton, Lake Teletskoye shares similarities with Antarctic lakes, which are completely and permanently covered by an ice shell (up to 4 m or more (Laybourn-Parry et al., 2001)). In such water bodies, cryptophyte algae often predominate among the flagellates. For example, in Lakes Fryxell and Hoare (McMurdo Dry Valley, Antarctica), *Rhodomonas lacustris* Pascher & Ruttner (= *Chroomonas lacustris*) dominates, comprising up to 90% of the phototrophic nanoflagellate community (Roberts and Laybourn-Parry, 1999) or $> 87\%$ of the phototrophic nanoflagellate biomass. A small rise in biogenic elements, notably nitrogen, leads to the development of green chlorococcal algae alongside flagellates. For example, in Lake Tranquil (west coast of Signy Island in Antarctica), *Ankistrodesmus falcatulus* (Corda) Ralfs was dominant (Bulter et al., 2000). Antarctic lakes are characterized by periods of complete darkness during the polar night (147 days) and constant insolation during the polar day (147 days). During other times of the year, these lakes resemble temperate zone lakes during winter freeze-up, as the temperature in the layer near the ice is close to zero and increases with depth (Roberts and Laybourn-Parry, 1999). During the polar night, light is a limiting factor; during other periods of the year, biogenic elements determine the development and concentration of algae at different depths (Bayliss et al., 1997). In Lake Teletskoye, the biogenic element background is low, so under winter conditions, the “calmness” of the water column, i.e., the ice cover and its thickness ensuring it, is of greater importance. In terms of seasonality, the winter phytoplankton of Lake Teletskoye is naturally poorer in diversity than the summer one. The number of simultaneously vegetating species in it can reach 25 taxa, with a total diversity in some years reaching 64 taxa. However, other large and deep lakes in the temperate zone are also characterized by a low diversity of winter phytoplankton. For example, a similar number of species and varieties was identified in the winter phytoplankton of southern Ladoga—13–45 algal species and varieties (Sukhoparova, 1995). The subglacial phytoplankton of Lake Baikal is primarily characterized by endemic diatoms and associated cryptophyte and green algae (Atlas and Guide..., 1995; Popovskaya et al., 2008).

In various large lakes during the freeze-up period, diatoms of the genus *Aulacoseira* are typical representatives of winter phytoplankton, dominating both in abundance and biomass. For example, in southern Ladoga these are *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *A. islandica* ssp. *helvetica* (O. Müll.) Sim., and *A. italica* (O. Müll.) Sim. In some cases, cyanobacteria of the genera *Microcystis* and *Gomphosphaeria* Kütz. are also included

in the complex of dominant species thanks to their ability to undergo heterotrophic nutrition. The maximum phytoplankton biomass in Lake Ladoga was recorded at deeper-water stations—down to 0.373 mg/L in Volkhov Bay and down to 0.005 mg/L in Petrokrepost Bay. Vertically, planktonic algae are primarily concentrated in the surface layer and at the bottom (depth down to 6 m) (Sukhoparova, 1995). In Lake Baikal, the biomass of diatom plankton in the trophogenic water layer in high-productivity years reaches 5-7 g/m³ in spring, while that of peridinium algae reaches 100 g/m³ or more. The total phytoplankton biomass in the spring of high productivity years can reach 1,0 thousand tons wet weight in the lake as a whole (Votintsev, 1986). Under conditions of abundant biogenic elements, these species develop in significant quantities even at insignificant water temperatures. Their maximum abundance occurs at the end of the early spring period—before the lake opens up (Menshutkin et al., 1978). In Lake Teletskoye, *Aulacoseira subarctica* was recorded as a colonial diatom. It is found primarily in the pelagic zone deeper than 30 m and may contribute significantly to phytoplankton biomass rather than abundance. However, in bottom sediments, this species predominates over all other diatoms because of its well-preserved state, possibly due to its thick-walled shell (Mitrofanova et al., 2016).

Vertically, algae in Lake Teletskoye are primarily confined to the upper 5–10 m. Algal development is unfavorable in the water layer immediately adjacent to the ice, likely due to low temperatures (~0 °C). While flagellates can independently regulate their presence in the water column, convective mixing in ice-covered lakes facilitates this for sedentary phytoplankton. For example, *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal can persist in the upper layers for several days to over a month due to this phenomenon (Kelley, 1997). Up to 95% of planktonic algae was reported to be concentrated in the water layer receiving 0.5–20% of solar radiation. Research was conducted in the shallow Beaver Pond in Lincoln, Massachusetts, USA, from December 1961 to February 1962. The greatest phytoplankton development was observed in the water layer near the surface (1–2 m). The most diverse and abundant flagellates were from the cryptophytes, dinoflagellates, chrysophytes, and euglenophytes. Diatoms were also present (Wright, 1964). Algae must be sufficiently mobile to occupy the best position relative to the light. Thus, in Antarctic lakes, the maximum abundance of phytoplankton is often recorded in deeper horizons with increased insolation, for example, below 25 m in Lake Beaver (Laybourn-Parry et al., 2001) or between 6 and 12 m in Lake Hoare (Roberts et al., 2004). However, during periods of complete darkness, cryptophytes and other flagellates, due to their active ability to move, migrate to the upper ice layers in order to accumulate sunlight at the first opportunity (McKnight et al., 2000). At the same time, under the influence of light and temperature factors, algae select less illuminated but warmer layers of water, since at temperatures close to 0°C, reactions involving enzymes inside algal cells slow down (Lizotte and Priscu, 1992). On the other hand, there are

cases where the maximum algal biomass is confined to the layer with the highest amount of nutrients, indicating that the chemocline plays an important role. For example, in lakes Fryxell and Bonney (Antarctica), the chemocline is located at a depth of 9–10 m, while in Lake Vanda it is below 50 m (Seaburg et al., 1983).

The periodic prevalence of cyanobacteria in the winter phytoplankton of Lake Teletskoye (for example, in 1997) may indicate a long-term succession of cyanobacteria and flagellates within the planktonic community. A predominance of cyanobacteria in phytoplankton was also observed in Antarctic lakes. For example, in Lake Druzhba, cyanobacteria dominate phytoplankton year-round, including under ice, but reach their greatest abundance in autumn (Laybourn-Parry and Bayliss, 1996). Perhaps the brief opening of the lake in summer creates favorable conditions for cyanobacteria to thrive. Furthermore, during the summer, when some Antarctic lakes are free of ice for short periods, flagellates from cryptophytes, dinophytes, and green algae play an important role in the phytoplankton of such waterbodies (Laybourn-Parry et al., 1991).

In addition to light and temperature, grazing by zooplankton is one of the important ecological factors influencing phytoplankton development in lakes. Even under winter ice conditions, some algae (those of suitable size for grazing) are at risk of decline in abundance due to grazing (Vasseur et al., 2005). Zooplankton are not selective in their food sources; they capture or filter-feed algae that are large enough to fit into their gullets. The stomach contents of zooplankton in Lake Teletskoye contained algae of a suitable size for their diet, which were growing in the lake when the samples were collected (Mitrofanova, 2003). Zooplankton abundance in Lake Teletskoye is low (Zuikova, 1998). Most likely, the zooplankton in this body of water does not significantly influence phytoplankton abundance during the ice-covered period.

Indicative value of under-ice phytoplankton

Analysis of the ecological and geographic characteristics of the species identified in under-ice phytoplankton revealed a predominance of benthic and periphyton organisms (33.6% of the total number of identified taxa), cosmopolitan species (43.6%), alkaliphiles and indifferent species concerning pH (17.9 and 19.3), and indifferent species concerning water mineralization (48.6%), as well as betamesosaprobionts concerning organic compound content (25.7%). This may indicate a typical phytoplankton composition in Lake Teletskoye during the winter period. The high proportion of true planktonic organisms (27.1%), as well as algae that spend part of their life cycle in the benthos and then in plankton (7.9%), may indicate a significant pelagic component in the lake. In the pelagic zone, which is turbulent due to wind and wave conditions, algae most resistant to such dynamic conditions thrive, primarily diatoms, as well as flagellates, which include golden and cryptophyte algae.

The dominance, measured by the Shannon species diversity index, did not exceed 2.16 for abundance and 2.43 for biomass. These values are in the middle of the range observed for Lake Teletskoye based on long-

term phytoplankton studies: 0.35–3.01 and 0.23–3.20, respectively (Mitrofanova, 2000). This may indicate a well-developed planktonic community, even during the winter minimum: the lower the index value, the fewer dominant species. High diversity indices are typically characteristic of large lakes, regardless of their trophic state, because the diversity of ecological niches increases with increasing lake area. Moreover, the index value fluctuates seasonally. For example, the highest diversity index in Lake Teletskoye was recorded in late summer and early autumn of 1989 due to a polydominant cenosis, which is also typical of other lakes with a lower trophic state (Lavrentyeva, 1986).

The saprobity index, indicating organic pollution of the lake water, did not exceed 1.85. According to long-term data, the saprobity index varied between 0.20 and 2.33, with an average long-term value of 1.57 for the lake during the growing season, and corresponded to changes from the xenosaprobic to the mesosaprobic zone (Mitrofanova, 2000). During the winter, the development of cold-loving algae in the plankton, which are mostly indicators of clean water, indicates low organic pollution in the lake. According to the water quality classification of water bodies and streams, Lake Teletskoye water is classified as very clean (<1.00), clean (1.00–1.50), and only in some cases moderately polluted (1.51–2.50). This is most likely due to a slight decrease in self-purification processes during the winter rather than to direct anthropogenic pollution of the lake.

5. Conclusion

A study of under-ice phytoplankton in Lake Teletskoye over different years and ice conditions revealed the following developmental patterns, both under extreme (temperature and illumination) and comfortable (wind and wave load) conditions:

- overall phytoplankton diversity decreases compared to the open-water period, especially during the summer months, during the period of maximum warming. However, the phytoplankton are rather diverse (algae from 6 to 8 phyla, with up to 25 taxa per sample). In the pelagic zone, phytoplankton diversity and abundance were lower than in the littoral ones;
- diatoms and flagellates of cryptophytes and golden algae predominate. Diatom-cryptophyte plankton consists of a group of small-celled centric diatoms *P+S+S* (*Pantocsekiella teletskoyensis*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus*, and *Stephanocostis chantaicus*) and the cryptophyte alga, *Komma caudata*, which predominate in abundance during stable and prolonged freeze-up. The predominance of diatoms and cryptophytes is typical for large, deep lakes in the temperate zone and polar Arctic and Antarctic waters with short periods of open water or permanently under ice cover.
- during stable freeze-up, but with thin ice and a slight snow cover, cyanobacteria were observed in the under-ice phytoplankton of Lake Teletskoye,

primarily in the near-surface layers. A high negative correlation was found between the proportion of cyanobacteria in phytoplankton abundance and ice thickness. In littoral areas, benthic forms and periphyton inhabitants, primarily diatoms, contribute significantly to the diversity and abundance of winter subglacial phytoplankton, particularly its biomass. The proportion of benthic components in the lake's phytoplankton is significant both in winter under ice and during other seasons due to the morphometric peculiarities of the lake (a narrow mountain valley), its large, high-altitude drainage basin, and the significant number of permanent and temporary tributaries. Accelerated water exchange in the lake and, consequently, the instability of water masses, ensure greater involvement of benthic algae and periphyton in the plankton community;

- high values of the Shannon-Weaver diversity index (up to 2.16 in abundance and up to 2.43 in biomass), which are in the middle of the range reported for Lake Teletskoye as a result of long-term studies of its phytoplankton (0.35–3.01 and 0.23–3.20, respectively), may indicate the formation of the under-ice algal community.

Acknowledgements

This study was carried out under state contract No. FUFZ-2026-0005. The author is grateful to V.V. Kirillov, M.I. Kovesnikov, A.V. Dyachenko, and I.A. Sutorikhin, staff members of the Aquatic Ecology, Hydrology, and Informatics laboratories at Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, for organizing and conducting winter phytoplankton sampling on Lake Teletskoye, as well as to R. Vorobyov and T. Klimenko, divers from the Altai State Biosphere Reserve.

Conflict of interests

The author declares no conflicts of interest.

References

- Algae. Handbook. 1989. In: Wasser S.P., Kondratieva N.V., Masyuk N.P. et al. (Eds.). Kyiv: Nauk. Dumka. (in Russian)
- Atlas and Key of the Baikal pelagobionts (with brief essays on their ecology). 1995. In: Timoshkin O.A., Mazepova G.F., Melnik et al. (Eds.). Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Barinova S.S., Belous E.P., Tsarenko P.M. 2019. Algal indication of water bodies of Ukraine: methods and prospects. Haifa, Kyiv: Haifa University Press. (in Russian)
- Bashenkaeva M.V., Zakharova Yu.R. 2017. Cultivated bacteria from subglacial algal-bacterial communities of Lake Baikal. Acta Biologica Sibirica 3(3): 76–85. (in Russian)
- Bashenkaeva M.V., Zakharova Y.R., Galachyants Y.P. et al. 2025. High abundance and diversity of flagellates under ice cover in Lake Baikal revealed by microscopy and metabarcoding. Journal of Great Lakes Research 51(3): 102545. DOI: [10.1016/j.jglr.2025.102545](https://doi.org/10.1016/j.jglr.2025.102545)
- Bayliss P., Ellis-Evans J.C., Laybourn-Parry J. 1997. Temporal patterns of primary production in a large ultra-oli-

gotrophic Antarctic freshwater lake. *Polar Biology* 18: 363–370.

Bondarenko N.A., Obolkina L.A., Timoshkin O.A. 2004. Ice – the keeper of life. *Science First Hand* 1(2): 77–82. (in Russian)

Bondarenko N.A., Shchur L.A. 2008. Cryptophyta of water bodies and watercourses of Eastern Siberia (Russia). *Algologia* 18(4): 408–422. (in Russian)

Bonilla S., Villeneuve V., Vincent W.F. 2005. Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: pigment structure and constricting responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology* 41: 1120–1130.

Bulter H.G., Edworthy M.G., Ellis-Evans J.C. 2000. Temporal plankton dynamics in an oligotrophic maritime Antarctic Lake. *Freshwater Biology* 43: 215–230.

Danilov R.A., Ekelund N.G.A. 2001. Phytoplankton communities at different depths in two eutrophic and two oligotrophic temperate lakes at higher latitude during the period of ice cover. *Acta Protozoologica* 40: 197–201.

GOST 17.1.3.07-82. 1982. Hydrosphere. Rules for Monitoring the Water Quality in Reservoirs and Watercourses. Moscow: Publishing House of Standards. (in Russian)

Diatoms of the USSR (fossil and modern). 1992. In: Glezer Z.I., Makarova I.V., Moiseeva A.I. et al. (Eds.). II(2). St. Petersburg: Science. (in Russian)

Graham J.M., Kent A.D., Lauster G.H. et al. 2004. Seasonal dynamics of phytoplankton and planktonic protozoan communities in a Northern temperate humic lake: diversity in a dinoflagellate dominated system. *Microbial Ecology* 48: 528–540.

Guiry M.D. 2024. How many species of algae are there? A reprise. Four kingdoms, 14 phyla, 63 classes and still growing. *Journal of Phycology* 60: 214–228.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2026. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <https://www.algaebase.org> (searched on 30 June).

Judd K.E., Adams H.E., Bosch N.S. et al. 2005. A case history: effects of mixing regime on nutrient dynamics and community structure in Third Sister Lake, Michigan during late winter and early spring 2003. *Lake and Reservoir Management* 21(3): 316–329.

Hampton S.E., Galloway A.W.E., Powers S.M. et al. 2017. Ecology under lake ice. *Ecology Letters* 20: 98–111.

Karnaukhov D., Zausaeva N., Ermolaeva Ya. et al. 2019. Features of “outbreaks” in the abundance of *Gymnodinium baicalense* and *Gymnodinium coeruleum* (Dinophyta) in Lake Baikal. *Acta Biologica Sibirica* 5(4): 109–113. DOI: [10.14258/abs.v5.i4.7143](https://doi.org/10.14258/abs.v5.i4.7143)

Katz S.L., Izmet'eva L.R., Hampton S.E. et al. 2015. The “Melosira years” of Lake Baikal: winter environmental conditions at ice onset predict under-ice algal blooms in spring. *Limnology and Oceanography* 60: 1950–1964.

Kelley D. 1997. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension. *Journal of Plankton Research* 19: 1859–1880.

Kirillin G., Leppäranta M., Terzhevik A. et al. 2012. Physics of seasonally ice-covered lakes: a review. *Aquatic Sciences* 74: 659–682.

Kiselev I.A. 1954. Pyrophytic algae. Moscow: Sovetskaya nauka. (Key to freshwater algae of the USSR; issue 6). (in Russian)

Ksendzenko L.S., Boyko L.A., Shishkin A.V. 2025. Elements of correlation theory: a textbook for universities. FEFU Polytechnic Institute. Vladivostok: Dalnevost. Federal. University. 1 CD. Text: electronic. (in Russian)

Lavrentyeva G.M. 1986. Phytoplankton of small fertilized lakes. Moscow: Agropromizdat. (in Russian)

Laybourn-Parry J., Marchant H.J., Brown P. 1991. The plankton of a large oligotrophic freshwater Antarctic Lake.

Journal of Plankton Research 13(6): 1137–1149.

Laybourn-Parry J., Bayliss P. 1996. Seasonal dynamics of the plankton community in Lake Druzhby, Princess Elizabeth Land, Eastern Antarctica. *Freshwater Biology* 35: 57–67.

Laybourn-Parry J., Quayle W.C., Henshaw T. et al. 2001. Life on the edge: the plankton and chemistry of Beaver Lake, ultra-oligotrophic epishelf lake, Antarctica. *Freshwater Biology* 46: 1205–1217.

Lepneva S.G. 1937. Thermals, transparency, color, and chemistry of Lake Teletskoye water. Study of lakes in the USSR. 9. Leningrad, pp. 3–105. (in Russian)

Lepneva S.G. 1950. Life in lakes. Life of fresh waters in the USSR. 3. Moscow–Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, pp. 257–552. (in Russian)

Lizotte M.P., Priscu J.C. 1992. Photosynthesis-irradiance relationships in phytoplankton from the physically stable water column of a perennially ice-covered lake (Lake Bonney, Antarctica). *Journal of Phycology* 28: 179–185.

Matvienko A.M. 1954. Golden algae. Moscow: Sovetskaya nauka. (Key to freshwater algae of the USSR; issue 3). (in Russian)

McKnight D.M., Howes B.L., Taylor C.D. et al. 2000. Phytoplankton dynamics in a stably stratified Antarctic Lake during winter darkness. *Journal of Phycology* 36: 852–861.

Menshutkin V.V., Kozhova O.M., Ashchepkova L. Ya. 1978. Functional model of the Lake Baikal ecosystem. *Hydrobiological Journal* 14(3): 3–10. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu. 2000. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai Mountains, Russia): Cand. Sc. Dissertation. Moscow: Moscow State University. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu. 2003. Preliminary data on the relationship between phyto- and zooplankton in Lake Teletskoye (Altai Mountains, Russia). In: Trophic Relationships in Aquatic Communities and Ecosystems: Proc. Int. Conf. Borok: IBVV Publishing House, pp. 90–91. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu., Kirillov V.V., Kotovshchikov A.V. 2006. Subglacial phytoplankton of a deep oligotrophic lake. *Polzunovsky Vestnik* 2–1: 327–333. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu., Koveshnikov M.I., Krylova E.N. 2024. Composition and abundance of phytoplankton and zoobenthos in the northwestern shallows of Lake Teletskoye during freeze-up. Field studies in the Altai Biosphere Reserve. 6. Gorno-Altaysk: Altai State Nature Reserve, pp. 158–167. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu., Koveshnikov M.I., Krylova E.N. 2025. Hydrobiocenoses under the ice of a large bay of Lake Teletskoye (Altai, Russia) Field studies in the Altai Biosphere Reserve. 7. Gorno-Altaysk: Altai State Nature Reserve, pp. 113–123. (in Russian)

Mitrofanova E.Yu., Sutchenkova O.S., Lovtskaya O.V. 2016. Lake Teletskoye (Altai, Russia): reconstruction of the environment and prediction for its changes according to the composition and quantity of diatoms in the bottom sediment. *Russian Geology and Geophysics* 57: 1243–1255.

Munawar M., Munawar I. 1978. Phytoplankton Lake Superior 1973. *Journal of Great Lakes Research* 4: 415–442.

Obertegger U., Flaim G., Corradini S. et al. 2022. Multi-annual comparisons of summer and under-ice phytoplankton communities of a mountain lake. *Hydrobiologia* 849: 4613–4635. DOI: [10.1007/s10750-022-04952-3](https://doi.org/10.1007/s10750-022-04952-3)

Obolkina L.A., Bondarenko N.A., Doroshchenko L.F. et al. 2000. On the discovery of a cryophilic community in Lake Baikal. *Doklady Akademii nauk SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences] 371(6): 815–817. (in Russian)

Popovskaya G.I. 1978. Phytoplankton. Problems of Baikal. Novosibirsk: Nauka, pp. 158–169. (in Russian)

Popovskaya G.I., Genkal S.I., Likhoshway Ye.V. 2002. Diatoms of the plankton of Lake Baikal. Atlas and Key. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)

- Popovskaya G., Bondarenko N., Usol'tseva M. 2008. Spring diatom plankton of Lake Baikal. In: Central European Diatom Meeting (CEDIATOM2) Trentino Nature & Science Museum, Trento, Italy, 12–15 June 2008. Abstract Book (M. Cantonati, A. Scalfi & E. Bertuzzi Eds.), pp. 50.
- Roberts E.C., Laybourn-Parry J. 1999. Mixotrophic cryptophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica. *Freshwater Biology* 43: 737–746.
- Roberts E.C., Priscu J.C., Laybourn-Parry J. 2004. Microplankton dynamics in a perennially ice-covered Antarctic lake-Lake Hoare. *Freshwater Biology* 49: 853–869.
- Salmaso N., Decet F., Cordella P. 1999. Understanding deep oligotrophic subalpine lakes for efficient management. *Hydrobiologia* 395/396: 253–263.
- Seaburg K.G., Kaspar M., Parker B.C. 1983. Photosynthetic quantum efficiencies of phytoplankton from perennially ice covered antarctic lakes. *Journal of Phycology* 19: 446–452.
- Selegei V.V., Selegei T.S. 1978. Lake Teletskoye. Leningrad: Gidrometeoizdat. (in Russian)
- Selegei V., Dehandschutter B., Klerks J. et al. 2001. Physical and geological environment of Lake Teletskoye. *Annales - Sciences Geologiques* 105.
- Sommer U. 1986. The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. *Hydrobiologia* 138: 1–7.
- Shkundina F.B. 1983. Seasonal Dynamics of Phytoplankton in Some Lakes of the World. *Hydrological Journal* XIX(6): 3–8. (in Russian)
- Singer J.A. 2026. Does Lake Superior Freeze? How Ice Forms on the Great Lakes. URL: <https://daytripper28.com/does-lake-superior-freeze> (дата обращения: 20.07.2026)
- Sukhoparova E.Yu. 1995. Comparative characteristics of winter phytoplankton of Volkhov Bay and Petrokrepost Bay, Lake Ladoga. Collection of scientific papers of GOSNIIORKh 314: 135–145. (in Russian)
- Tranvik L.J., Downing J.A., Cotner J.B. et al. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography* 54(6, part 2): 2298–2314.
- Trifonova I.S. 1990. Ecology and succession of lake phytoplankton. Leningrad: Nauka. (in Russian)
- Unified Methods of Water Quality Study: Part 3. 1977. Methods of Biological Analysis of Water. Appendix 2. Atlas of Saprobic Organisms. Moscow. (in Russian)
- Unified Methods of Water Quality Study: Part 3. 1983. Methods of Biological Analysis of Water. Moscow. (in Russian)
- Vasseur D.A., Gaedke U., McCann K.S. 2005. A seasonal alternation of coherent and compensatory dynamics occurs in phytoplankton. *Oikos* 110: 507–514.
- Verkhovina V.A., Kusner Yu.S., Pavlova T.V. et al. 2000. Manifestation of climatic variability in the periodicity of plankton productivity in Lake Baikal. *Doklady Rossiiskoi Akademii nauk* [Reports of the Russian Academy of Sciences] 374(2): 252–254. (in Russian)
- Votintsev K.K. 1986. Formation of water quality in Lake Baikal. *Hydrobiological journal* 22(4): 3–9. (in Russian)
- Watson S.B., Satchwill T., Dixon E. et al. 2001. Under-ice and source-water odour in a nutrient-poor reservoir: biological, ecological and applied perspectives. *Freshwater Biology* 46: 1553–1567.
- Wright R.T. 1964. Dynamics of a phytoplankton community in ice-covered lake. *Limnology and Oceanography* IX (2): 163–178.
- Wüest A., Pasche N., Ibelings B.W. et al. 2019. Life under ice in Lake Onego (Russia) - an interdisciplinary winter limnology study. *Inland Water Biology* 9(2): 25–129. DOI: [10.1080/20442041.2019.1634450](https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1634450)
- Yasnitsky V.N., Skabichevsky A.P. 1957. Phytoplankton of Lake Baikal. Proceedings of the Baikal Limnological Station XV: 212–261. (in Russian)
- Zavoruev V.V., Levin L.A., Granin N.G. 1995. Distribution of subglacial and ice phytoplankton of Lake Baikal. *Doklady Rossiiskoi Akademii nauk* [Reports of the Russian Academy of Sciences] 344(5): 705–708. (in Russian)
- Zinoviev A.T., Mitrofanova E.Yu., Tretyakova E.I. et al. 2012. Comprehensive Studies of Lake Teletskoye: Thermal Regime, Hydrochemical, and Hydrobiological Characteristics. Water and Environmental Problems of Siberia and Central Asia: Proceedings of the All-Russian Scientific Conf. (August 20–24, 2012, Barnaul) in 3 volumes. Barnaul: Pyat Plus, pp. 42–47. (in Russian)
- Zuikova E.N. 1998. Current state of the zooplankton community of Lake Teletskoye. Cand. Sc. Dissertation. Krasnoyarsk: KSU. (in Russian)

Особенности подледной вегетации водорослей в планктоне глубоких холодноводных озер (на примере Телецкого озера, Алтай, Россия)

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Митрофанова Е.Ю.

Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской Академии наук, ул. Молодёжная, 1, Барнаул, 656038, Россия

АННОТАЦИЯ. Подледный фитопланктон изучали в широтной части Телецкого озера в 1997, 2006, 2018, 2023 и 2024 гг. при различной ледовой обстановке – частичный и полный ледостав. Выявлено, что в подледный период снижается общее разнообразие и обилие фитопланктона по сравнению с периодом открытой воды в вегетационный период весна-лето-осень. При мощном ледовом покрытии и толстом слое снега преимущественное развитие по численности получают диатомеи и флагелляты – группа мелкоклочных центрических *Pantocsekiella teletskoyensis*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus* и *Stephanocostis chantaicus* и криптофитовая водоросль *Komma caudata*. Данные виды доминируют по численности и в период открытой воды. Крупные представители, например, *Mallomonas alpina* из золотистых водорослей периодически вносят значительный вклад в биомассу фитопланктона. В целом, в пелагиали разнообразие и обилие фитопланктона ниже, чем на литоральных участках. При устойчивом ледоставе, но с тонким льдом и незначительным слоем снега в подледном фитопланктоне Телецкого озера преимущественное развитие получают цианобактерии, во всех остальных случаях – диатомовые и криптофитовые водоросли. На литоральных участках (с глубинами до 30 м) донные формы и обитатели перифитона в основном из диатомей вносят существенный вклад в разнообразие и обилие зимнего подледного фитопланктона, особенно в его биомассу. В целом, развитие фитопланктона подо льдом Телецкого озера при различной ледовой обстановке было от предельно низкого до среднего для данного водоема уровня. За период 1989–1997 гг. биомасса фитопланктона изменялась в пределах от 0.5 до 1207.5 мг/м³ при средней за сезон около 150 мг/м³ (Митрофанова, 2000). В зимнем фитопланктоне величина средней биомассы за четыре года исследования составила 94.3 ± 21.3 мг/м³ (для всего массива данных) или 175.3 ± 28.7 мг/м³ (для слоя 0–10 м), из чего следует, что по шкале трофности озер И.С. Трифионовой (1990) Телецкое озеро можно отнести к ультраолиготрофным водоемам (0–500 мг/м³). Высокие значения индекса разнообразия Шеннона-Уивера могут свидетельствовать о сформированности подледного сообщества водорослей.

Ключевые слова: подледный фитопланктон, диатомовые водоросли, криптофитовые и золотистые флагелляты, глубокие холодноводные озера, Телецкое озеро, Алтай

Для цитирования: Митрофанова Е.Ю. Особенности подледной вегетации водорослей в планктоне глубоких холодноводных озер (на примере Телецкого озера, Алтай, Россия) // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 584-620. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-584

1. Введение

В последнее время значительно возрос интерес к ледовому сезону в озерах в связи с изучением реакции водоемов средних и высоких широт на глобальное потепление (Hampton et al., 2017) и в целом изучения жизни подо льдом (Wüest et al., 2019). Существовали даже специальные проекты по изуче-

нию жизни подо льдом, как, например, в Онежском озере, где с 2015 по 2017 гг. исследователи проводили изучение физических, биохимических и биологических процессов в подледный период в проекте «Жизнь подо льдом» («Life Under Ice») (Wüest et al., 2019). В озерах умеренных, субарктических и арктических широт лед может устанавливаться ежегодно полностью или частично, или вовсе не каж-

*Автор для переписки. Адрес e-mail: mitelena-09@mail.ru (Е.Ю. Митрофанова)

Поступила: 01 июля 2026;

Принята после доработки: 20 августа 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



дый год, причем образование льда сильно зависит от региональных климатических условий (Kirillin et al., 2012). Такие водоемы являются важным звеном в глобальном цикле углерода – они через речные системы переносят углерод в океан, депонируют его в своих донных отложениях и выделяют в атмосферу парниковые газы, диоксид углерода и метан (Tranvik et al., 2009). При этом считают, что в период таяния льда из сезонно покрытых льдом озер выделяется примерно 50% годового выброса парниковых газов в атмосферу. В зимний период условия для роста и развития водорослей в водоемах умеренной зоны существенно отличаются от таковых в летний. Но жизнь в водоемах не замирает. Отмечают, что подо льдом в водных экосистемах на границе раздела фаз «вода-лед» формируются особые сообщества, состоящие из микроводорослей, простейших и бактерий (Башенхаева и Захарова, 2017). Специфические сообщества микроорганизмов образуются и в пустотах самого льда как, например, в байкальском льду, где в межкристаллической воде успешно размножаются криофильные организмы (Оболкина и др., 2000). Кроме того, в период между интенсивным намерзанием и таянием пресного льда его нижняя поверхность может обрастать водорослями, что было впервые обнаружено на реке Амур (Бондаренко и др., 2004). Но при всей значимости и большей загадочности ледового периода для озер и Земли в целом этому гидрологическому периоду уделяется не так много внимания и в том числе водорослям.

В разных климатических зонах зимой в фитопланктоне чаще развиваются диатомовые водоросли, а также фитофлагеллаты из золотистых и криптофитовых водорослей (Шкундина, 1983; Obertegger et al., 2022; Bashenkhaeva et al., 2025), в том числе в холодноводных глубоких озерах с длинным периодом перемешивания и коротким интервалом стратификации (Munawar and Munawar, 1978). Причем фитофлагеллаты развиваются в озерах как с ледовым покрытием, так и без него (Salmaso et al., 1999). Сосредоточены водоросли, в том числе фитофлагеллаты, подо льдом в основном в верхних горизонтах, причем на это больше влияют свет и наличие бактерий, чем количество биогенов (Watson et al., 2001), ведь большинство фитофлагеллат способны к гетеротрофному питанию. Подо льдом биомасса водорослей может увеличиваться значительно и создавать эффект цветения, как, например, в Байкале, где весенний максимум, единственный в году (Яснитский и Скабичевский, 1957), обусловлен развитием диатомовых и перидиниевых водорослей (Меншуткин и др., 1978; Поповская, 1978; Katz et al., 2015), чему способствует толстый байкальский лед и пустоты в нем (Карнаухов и др., 2019). Подобное наблюдают и в других глубоких озерах мира (Верхозина и др., 2000), но при меньшем обилии.

В Телецком озере период ледостава относится к периоду зимнего минимума (январь-апрель) (Лепнева, 1937; 1950). В озере отсутствует ежегодное образование сплошного ледового покрова (более чем в 70% случаев за 65 лет наблюдений с 1913 по

1978). При этом широтная часть озера (частично или полностью) замерзает ежегодно, меридиональная – периодически (Селегей и Селегей, 1978). Фитопланктон в подледный период изучали в январе-марте 1997 г., марте 2006, январе и феврале 2018, апреле 2023 и марте 2024 г. Ранее эти материалы были частично представлены в отдельных публикациях (Митрофанова, 2000; Митрофанова и др., 2006; 2024; 2025). Сравнение и обобщение сделано впервые.

Цель работы – выявление особенностей развития фитопланктона в Телецком озере в период ледостава при различной ледовой обстановке.

2. Материалы и методы

Исследование зимнего фитопланктона проводили в январе-марте 1997 г. на ст. 5 (горизонты 0, 10, 50, 100, 200 и 250 м), марте 2006 г. на ст. 5 (0, 5, 10, 30, 50, 100 и 200 м), 8 (0, 5 и 10 м) и 9 (0 м), январе и феврале 2018 г. на ст. 5а (пробы отбирали водолазы вдоль по склону на глубинах 0, 10 и 20 м), апреле 2023 г. на ст. 8 (0,2, 0,6 и 0,8 м), 7 (0,6, 6,5 и 13 м), и 6 (0,6, 4 и 8 м) и марте 2024 г. на ст. 1 (0 м) и 2 (0, 10 и 20 м), 3 (0, 10 и 20 м) и в открытой части озера на выходе из залива – ст. 4. (0, 10 м) (Рис. 1, Таблица 1). В 1997 г. озеро покрылось льдом во всей широтной части озера, 2006 и 2018 гг. – полный ледостав, 2023 и 2024 гг. замерзшими были Камгинский залив и северная широтная часть от истока р. Бии до м. Караташа и м. Ажи при открытой центральной части на стыке широтной и меридиональных частей озера (Рис. 2). Телецкое озеро расположено в горах Алтая на юге Западной Сибири. Это глубоководный (максималь-

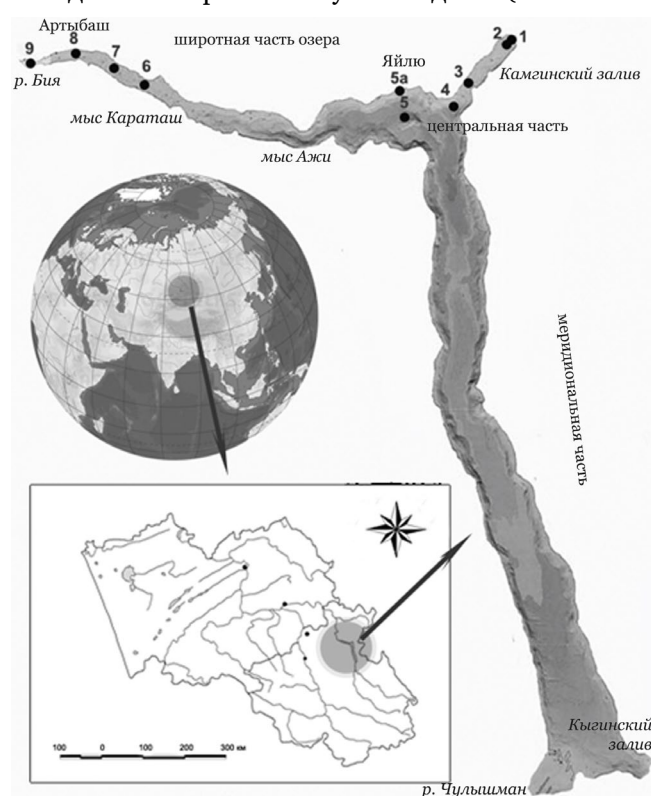


Рис.1. Карта-схема расположения Телецкого озера и точек отбора зимнего фитопланктона в разные годы (расшифровка номеров станций приведена в Таблице 1).

Таблица 1. Время и место отбора проб зимнего фитопланктона в Телецком озере

Время отбора		Станция		Координаты	Общая глубина, м	Толщина льда/ снега, см
год	дата	№	Название			
1997	5 января	5	Яйлю, пелагиаль	51°45'06"N 87°36'43"E	254	-
	10 февраля					-
	15 марта					10-12/0-2
2006	8-10 марта	5	Яйлю, пелагиаль	51°45'06"N 87°36'43"E	254	39/30
		8	Артыбаш, пелагиаль	51°47'28"N 87°17'01"E	12	60/30
		9	Исток р. Бии	51°47'12"N 87°14'45"E	0,3	-
2018	22 января	5a	Яйлю, литораль	51°46'00"N 87°35'59"E	0-20	-
	10 февраля					10/3
2023	9-11 апреля	8	Артыбаш, пелагиаль	51°47'28"N 87°17'01"E	12	48/4
		7	Устье р. Тевенек, пелагиаль	51°46'15"N 87°21'52"E	13,4	41/1
		6	Около устья р. Ойер, ур. Кокаиха, пелагиаль	51°45'33"N 87°23'46"E	8,8	37/3
2024	18-25 марта	1	Камгинский з-в, устье р. Камги	51°48'03"N 87°43'20"E	4,9	25/3
		2	Камгинский з-в, устье р. Камги	51°47'48"N 87°43'08"E	31	35/5
		3	Камгинский з-в, устье р. Турочак	51°46'17"N 87°40'34"E	34	26/2
		4	мыс Айран	51°45'20"N 87°33'96"E	159	-

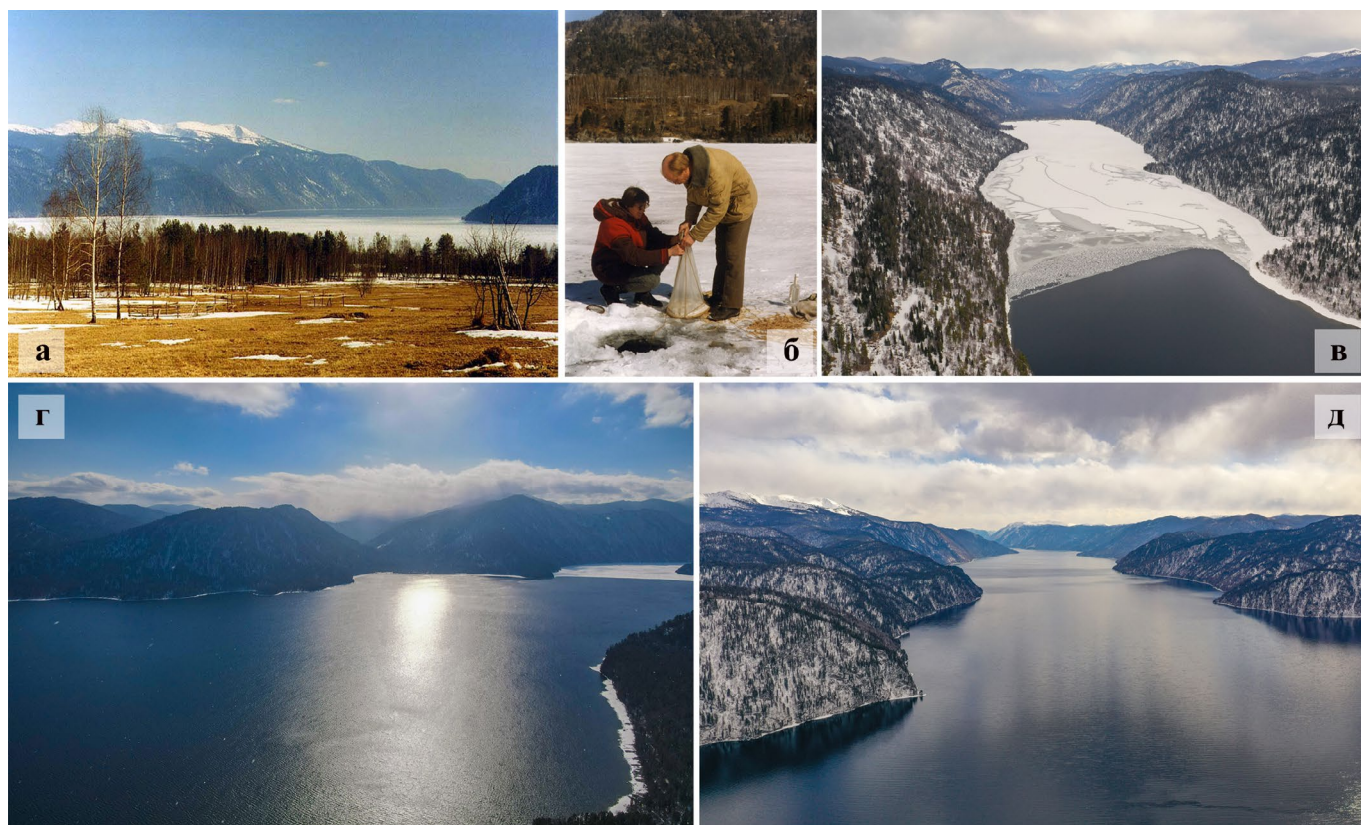


Рис.2. Ледовая обстановка на озере в марте 1997 (а-б) и 2022 (с-е) гг.: а – вид с террасы Яйлю на центральную часть озера (видна кромка льда), б – отбор проб, в – вид на Камгинский залив, г – вид в сторону п. Артыбаш, д – вид на меридиональную часть озера в южном направлении, свободную ото льда. Фото с квадрокоптера Р. Воробьева.

ная глубина до 323.3 м), пресноводный олиготрофный водоем с большим по площади водосборным бассейном (площадь водосборного бассейна превосходит площадь озера в 91 раз), значительным перепадом абсолютных высот (2288–434 м над ур. м., средняя высота бассейна над ур. м. составляет 1940 м), большим количеством притоков (70 постоянных и 150 временных) (Селегей и Селегей, 1978) с учащенной по сравнению с другими крупными и глубокими озерами мира смене воды в озере и значительным колебаниям уровня воды в течение года – максимальная годовая амплитуда колебания уровня может достигать 6 м. Соотношение основного притока и стока по рекам Чулышман (70–75 %) и Бия (98 %), расположенным на противоположных концах озера, соотношение длины и ширины озера определяют уровенный режим Телецкого как типично речной. Все эти факторы создают особый лимноклимат с низкой температурой воды и нестабильностью водных масс. По распределению глубин Телецкое озеро принято разделять на два плеса: глубоководный от устья р. Чулушмана до м. Караташ с глубинами 100–300 м и северо-западный мелководный плес от м. Караташ до истока р. Бии с глубинами 10–40 м. Глубоководный плес озера в поперечнике имеет правильную трапецевидную форму с относительно ровным дном и круто поднимающимися склонами котловины. (Selegei et al., 2001). Озеро вытянуто в меридиональном (часть глубоководного плеса) и широтном (мелководный и часть глубоководного плесов) направлениях, на стыке этих двух частей расположена центральная часть (у пос. Яйлю). В широтной части и исследовали зимний подледный фитопланктон. Меридиональная часть озера в зимний период практически недоступна.

Пробы объемом 1.5 л отбирали путем зачерпывания из-под льда и батометром с разных горизонтов. В 2018 г. пробы отбирали водолазы вдоль по склону. Фиксировали 4%-ным формалином, сгущали отстойным методом, просматривали и подсчитывали в камере Нажотта объемом 0.01 мл. Биомассу фитопланктона определяли счетно-объемным методом. Для электронной микроскопии пробы профильтровывали (объем 10–50 мл) на фильтры Millipore и Владипор диаметром 10 мм с порами около 0.7–0.8 мкм, промывали 70%-ным этиловым спиртом, высушивали, наклеивали с помощью двустороннего скотча на «столики» для электронного микроскопирования, напыляли Au-Pd смесью, просматривали на СЭМ Hitachi S-3400N. Таксономические названия водорослей приведены в соответствии с электронным ресурсом AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2026), но некоторые таксоны, найденные нами в Телецком озере и определенные в начале 2000-х гг., в этой системе в настоящее время отсутствуют. Разделение на крупные таксоны (отделы) сделано по системе, распространенной в альгологии во второй половине XX в. (Водоросли..., 1989), в которой диатомовые, золотистые и т.п. выступают как равновеликие единицы. В настоящее время (Guiry, 2024) многие отделы переведены в разряд клас-

сов. Так, отделы Bacillariophyta и Chrysophyta как классы Bacillariophyceae и Chrysophyceae объединены в отдел Heterocontophyta, Dinophyta – отдел Dinoflagellata, некоторые улотриковые из отдела зеленых водорослей (род *Elakatothrix* Wille) – отдел Charophyta. Альгоиндикация сделана по монографии С.С. Бариновой с соавт. (2019). Сравнение состава зимнего фитопланктона в разные годы исследования сделано по Венну, корреляция с факторами среды (температура, толщина льда и снега) – по Спирмену (в пакете Excel Microsoft Office 2021). Тесноту линейной связи определяли по шкале Чеддока: 0–0.1 – нет, 0.1–0.3 – слабая, 0.3–0.5 – умеренная, 0.5–0.7 – заметная, 0.7–0.9 – высокая, 0.9–0.99 – очень высокая, 1 – функциональная (Ксендзенко и др., 2025). Классификация качества воды, основанная на величинах индекса сапробности по Пантле и Букку (в модификации Сладечека) (Унифицированные методы..., 1977; 1983), произведена по (ГОСТ 17.1.3.07-82).

3. Результаты

1997 год

Исследование фитопланктона проводили только на одной ст. 5, но в течение всего зимнего периода, охватывающего как ледостав (февраль-март), так и его отсутствие (январь). Для сравнения приведены данные за май, когда ледостав закончился и озеро полностью освободилось ото льда. Всего было выявлено 58 таксонов, при этом в пробах было отмечено по 9–15 таксонов. Численность фитопланктона за весь период исследования и для всех глубин изменялась в пределах 3.1–143.0 тыс.кл./л, биомасса – 1.8–105.6 мг/м³ при средних величинах 42.5 ± 10.9 тыс.кл./л и 24.3 ± 8.4 мг/м³, соответственно (Таблица 2). При этом в поверхностном слое диапазон изменения величин был меньше, а средние численность и биомасса – больше: 57.4–143.0 и 108.3 ± 26.0 тыс.кл./л и 10.9–105.6 и 59.1 ± 27.4 мг/м³. Наибольшая численность отмечена именно в поверхностном слое (Рис. 3а) за счет развития цианобактерий (Рис. 3б), в основном из рода *Dolichospermum* (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek (53.8–91.4%), *D. circinale* (Rabenhorst ex Bornet & Flahault) Wacklin, Hoffmann & Komárek (2.2–26.8%), а также *Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti (84.3%) и *Anathece clathrata* (West & G.S. West) Komárek, Kaštovský & Jezberová (5.8–82.6%).

В феврале цианобактерии достигли максимума своего развития в подледном слое (135.1 тыс. кл./л, 94.4%). К середине марта общая численность фитопланктона снизилась, но доля цианобактерий в ней осталась почти на прежнем уровне (94.0%) с теми же доминантами. Субдоминировали в январе и далее в мае криптофитовая водоросль *Komma caudata* (L. Geitler) D.R.A. Hill и группа мелко-клеточных центрических диатомей (*P+S+S*) – *Pantocsekiella teletskoyensis* Genkal et Mitrofanova sp. nov., *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll., *S. binatus* Håkansson et H.J. Kling и *Stephanocostis*

Таблица 2. Таксономическое разнообразие и обилие зимнего фитопланктона в Телецком озере в разные годы

Показатели		Год			
Наименование	Диапазон	1997	2006	2023	2024
Общее число таксонов		58	61	64	54
Число таксонов в пробе		6-23	9-23	9-22	8-25
Численность, тыс. кл./л	пределы	3,1-143,0	5,7-117,7	42,0-206,2	46,0-380,7
	средняя	42,5 ± 10,9	40,8 ± 11,0	141,4 ± 16,4	238,7 ± 36,2
Биомасса, мг/м³	пределы	1,8-105,6	6,1-62,9	176,5-514,5	76,0-344,0
	средняя	24,3 ± 8,4	27,1 ± 5,8	350,0 ± 32,6	195,0 ± 33,0

chantaicus Genkal et Kuzmina. Биомасса фитопланктона в поверхностном горизонте в зимне-весенний период была наибольшей в марте при доминировании цианобактерий (48.9% от общей биомассы). После подледного развития в феврале-марте произошло резкое снижение биомассы фитопланктона в мае (см. Рис. 3а), при этом почти равный вклад в общую биомассу вносили как цианобактерии (35.2%), так и криптофитовые (35.0%) водоросли, но доля в численности цианобактерий была еще большей (см. Рис. 3б). Наибольшая доля диатомей в общей биомассе отмечена в феврале при незначительной роли в сложении общей численности за счет донных форм, например, *Paraplaconeis placentula* (Ehr.) Kulikovskiy & Lang.-Bert.

Максимум биомассы фитопланктона не всегда был приурочен к подледному слою. Например, в феврале подо льдом наибольшая биомасса фитопланктона была зафиксирована на глубине 50 м за счет преобладания диатомовых водорослей (52.8%), в том числе донной формы *Surirella minuta* Bréb. ex Kütz. (46.6%) при совсем невысокой ее численности

(1.2 тыс.кл./л или 3.9%).

При анализе корреляционных связей между численностью и биомассой фитопланктона, а также долей диатомовых водорослей и цианобактерий в общей численности, с одной стороны, и толщиной льда и снега – с другой, выявлена высокая отрицательная зависимость доли цианобактерий от толщины льда и снега (Таблица 3).

2006 год

В подледном фитопланктоне в широтной части озера было выявлено 49 видов (54 вида, разновидности и формы) из 8 отделов при значительном разнообразии диатомовых водорослей – 66%. Вторыми по числу видов были криптофитовые водоросли – 12%. При сравнении состава фитопланктона на разных станциях было отмечено, что соотношение отделов по числу видов имело сходный характер – диатомеи и криптофитовые занимали ведущее положение. Кроме того, таксономический состав фитопланктона на каждой станции имел большое сходство между собой – 55–65%. Причем выделяется ст. 5, в видовой состав фитопланктона которой на 60–65% были

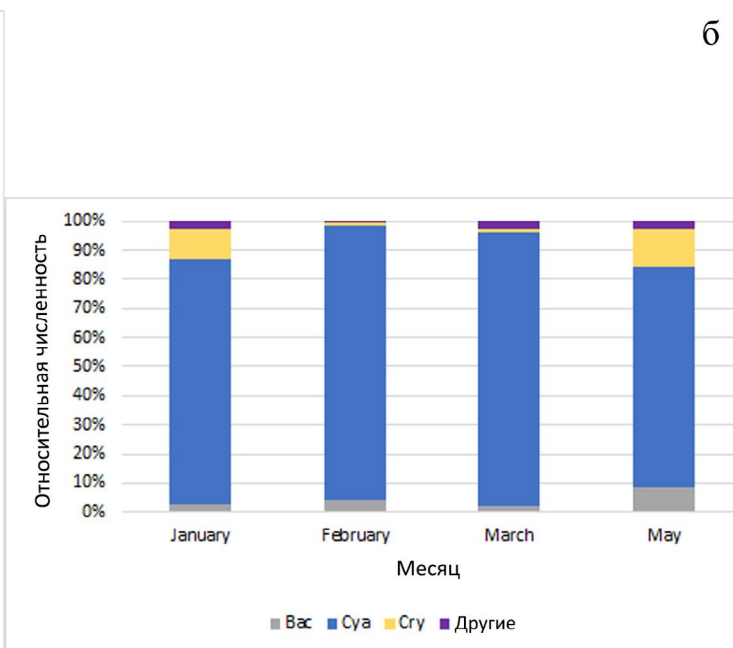
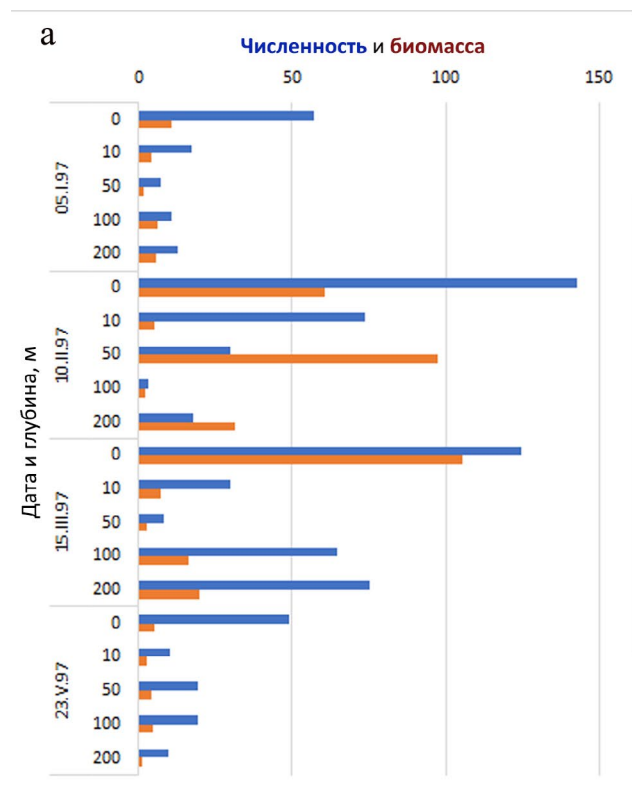


Рис.3. Изменение численности (тыс.кл./л) и биомассы (мг/м³) фитопланктона в Телецком озере (ст. 5) в зимний период 1997 г.: абсолютные значения по датам и глубинам (а) и относительная численность отделов водорослей в поверхностном слое (б). Условные обозначения: Cyb – Cyanobacteria, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta.

Таблица 3. Корреляционные коэффициенты Спирмена между показателями фитопланктона, доли цианобактерий и диатомовых водорослей и некоторых факторов среды в 1997 г. ($p < 0.05$)

Показатели		Фитопланктон		Доля в N	
		N	B	Cya	Bac
Толщина	снега	0.41	0.39	-0.75	0.29
	льда	0.40	0.41	-0.79	-0.44

Примечание: N – численность фитопланктона, B – биомасса, Cya – цианобактерии, Bac – диатомовые водоросли; жирным шрифтом выделены связи равные или выше 0.5

включены водоросли планктона со станций 8 и 9.

Число одновременно вегетирующих видов колебалось от 9 до 23 на разных станциях и глубинах (см. Таблица 2). Наименьшее число видов зафиксировано на ст. 5 у поверхности и в придонном слое на 200 м, наибольшее – на ст. 8 на 10 м. На глубоководной ст. 5 количество видов практически равномерно распределено по столбу воды – 9–15 видов, с максимальным сосредоточением на глубинах 5 и 10 м – 15 и 13 видов соответственно. Из центральных диатомовых водорослей фон планктона определяла группа *P+S+S*. Она встречались на всех станциях и глубинах. На более глубоких горизонтах в фитопланктоне появлялись крупноклеточные центрические водоросли – *Stephanodiscus alpinus* Hust. и *Lindavia bodanica* (Eulens. ex Grun.) T.Nakov, Guillory, Julius, Theriot & Alverson. Так, на ст. 5 на глубине 200 м была обнаружена особенно крупная клетка *L. bodanica* – 45 мкм. Обычно, как в период открытой воды, так и подо льдом, размеры створок этого вида не превышают 30–36 мкм. За весь период исследования фитопланктона в Телецком озере (1989–2025 гг.) только в мае 1997 г. на ст. Яйлю на глубине 270 м была обнаружена створка диаметром 72 мкм, что является почти предельным размером, приводимым в литературе для данного вида – 80 мкм (Диатомовые водоросли..., 1992). На 30 м и ниже в пробах планктона присутствовала толстостенная колониальная диатомовая *Aulacoseira subarctica* (O.Müll.) Naw. Пеннатные диатомовые водоросли тоже появляются в фитопланктоне

пелагиали на более глубоких горизонтах. Из криптофитовых наиболее значимы представители двух родов – *Komma* D.R.A.Hill и *Cryptomonas* Ehr. На горизонте 50 м отмечен бесцветный жгутиконосец *Goniomonas truncata* (Fres.) Stein (= *Cyatomonas truncata* (Fres.) Fisch.). Интересна находка редкого представителя золотистых водорослей *Stylochysallis libera* (Fott) Starm.¹, ранее для Телецкого озера не отмеченного. Эта водоросль отличается очень нежной структурой домика. Отмечен он был только до глубины 10 м на ст. 5 и только у поверхности на ст. 8. Кроме того, в фитопланктоне озера в этот период развивался крупный представитель этого отдела, холодолюбивый вид – *Mallomonas alpina* Pasch. & Rutt. Он был отмечен на ст. 5 на глубине 5 м и ст. 9. Следует отметить, что *Dinobryon divergens* Imh., обычный в планктоне озера на протяжении всего открытого периода, не был встречен в зимнем подледном планктоне. Из зеленых водорослей значительный вклад вносила *Scherffelia incisa* (Nyg.) Masjuk & Lilitsk из зеленых хламидомонад, встречающаяся и в другие сезоны года, как в пелагиали, так и литорали озера.

Численность и биомасса фитопланктона отмечены в пределах 5.7–117.7 тыс.кл./л и 6.1–62.9 мг/м³ (Рис. 4а, см. Таблица 2). Максимальные и минимальные значения численности приурочены к ст. 5 – глубины 5 и 200 м, соответственно. Следует отметить, что доля диатомовых водорослей в пелагиали озера в общей численности фитопланктона

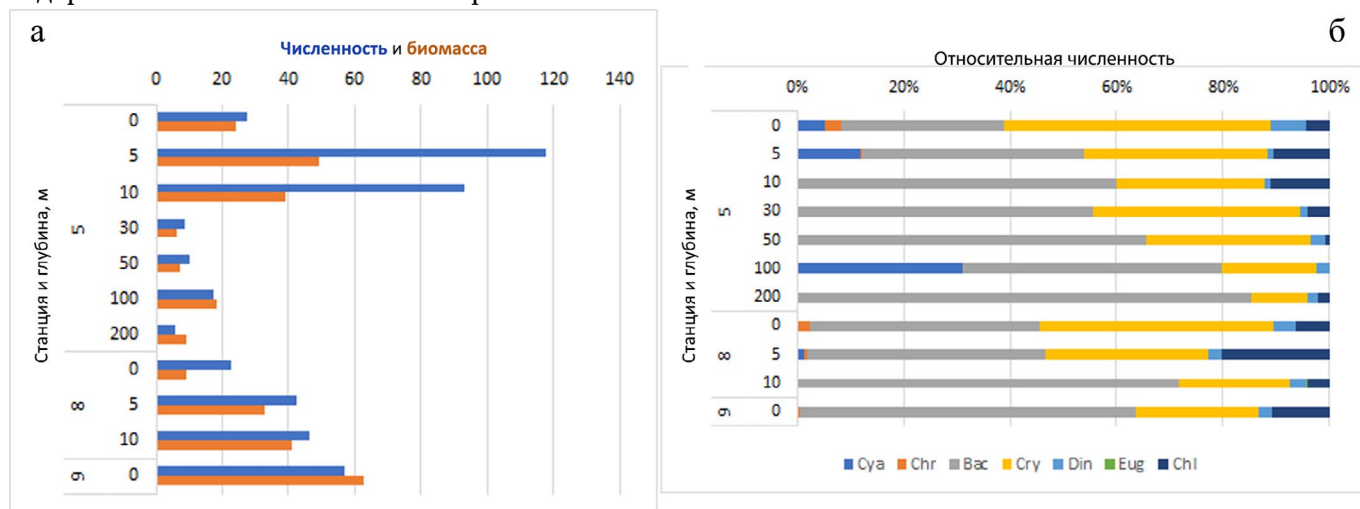


Рис.4. Изменение численности (тыс.кл./л) и биомассы (мг/м³) фитопланктона в Телецком озере (ст. 5) в марте 2006 г.: абсолютные значения (а) и относительная численность отделов водорослей (б) по датам и глубинам. Условные обозначения: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta, Eug – Euglenophyta, Chl – Chlorophyta.

¹ В AlgaeBase этот вид не указан, упоминание о нем есть у (Матвиенко, 1954).

увеличивалась с глубиной – с 30.6 до 85.4%, криптофитовых, соответственно, уменьшалась – 50.2–10.4% (Рис. 46). Основной вклад в численность фитопланктона из диатомовых вносила группа $P+S+S$ – 23.6–47.9%, из криптофитовых *K. caudata* – 10.4–37.7%. Ввиду малых размеров этих диатомей и криптофитовой водоросли их доля в биомассе фитопланктона была незначительная: 1.5–6.0% и 1.1–13.0% соответственно.

Наиболее значимыми по вкладу в общую биомассу фитопланктона были неопределенный до вида представитель динофитовых водорослей (возможно, спора) (11.8–68.6%), крупноклеточные *A. subarctica* (16.1–31.9%) и *L. bodanica* (62.4%) из диатомей. В столбе воды в пелагиали озера биомасса фитопланктона, как и его численность, приурочены в основном к фотическому слою – 5–10 м. На ст. 8 скопление водорослей планктона обнаружено также не у поверхности, а на этих же горизонтах. Наблюдается та же тенденция вклада разных видов в общую численность и биомассу фитопланктона озера.

Анализ корреляционных связей между численностью, биомассой и количеством таксонов в фитопланктоне, а также долей группы $P+S+S$ в общей численности и биомассе, с одной стороны, и общей глубиной на станциях и толщиной льда (толщина снега на разных станциях была одинакова в период отбора) – с другой (Таблица 4) показал, что число таксонов имеет заметную отрицательную зависимость от глубины на станции.

2018 год

В литорали озера на стыке широтной и меридиональной частей озера (ст. 5а) зимой до ледостава и во время его было выявлено 53 таксона водорослей из шести отделов со значительным преобладанием диатомовых водорослей – 55% (Рис. 5а)². На втором ранговом месте были зеленые водоросли (8 таксонов), три отдела (цианобактерии, золотистые и криптофитовые водоросли) имели по 4–6 таксонов, и динофитовые – один.

В планктоне литорали озера присутствовало по несколько видов золотистых и криптофитовых флагеллят. Среди золотистых водорослей было выявлено три вида из рода *Mallomonas* Kristiansen – *M. elongata* Reverd., *M. acaroides* Perty и *M. producta* Iwanh.³. Среди криптофитовых отмечено четыре вида из рода *Cryptomonas* – *C. erosa* Ehr.,

C. gracilis Skuja, *C. marssonii* Skuja и *C. ovata* Ehr., а также *Rhodomonas pusilla* (H.Bachm.) Javornicky и *Komma caudata*, один из доминантов фитопланктона Телецкого озера по численности.

При сравнении состава и количества видов в фитопланктоне озера в январе и феврале следует отметить, что число видов уменьшилось с 39 до 29 видов, когда установилось ледовое покрытие, но соотношение осталось тем же (Рис. 5б). При этом 17 видов встречались в фитопланктоне озера и в январе, и феврале. Вероятно, при только что установившемся ледовом покрытии состав фитопланктона не претерпел еще кардинального изменения.

2023 год

Выявлено 62 таксона водорослей из шести отделов при наибольшем разнообразии диатомовых водорослей – 71.0%. Преобладание по разнообразию бентосных форм и перифитона может свидетельствовать о мелководности водоема на исследованном участке и большой значимости его литоральных участков, а также о большом вкладе береговых обрастаний его притоков. Второе ранговое место по разнообразию принадлежало зеленым водорослям, среди которых отмечены вольвоксовые и улотриковые (представитель рода *Elakatothrix*), а также неопределенные до рода хлорококковые. В остальных отделах было выявлено по 2–3 таксона, т.е. зимний подледный фитопланктон был малоразнообразен по составу, что было отмечено ранее и подтверждено при настоящем исследовании.

Таксономическое разнообразие фитопланктона Телецкого озера на разных станциях и различных глубинах отмечено в пределах 9–22 при средней величине 16 ± 1 таксонов (см. Таблица 2). При этом на каждой станции в общем отмечено по почти одинаковому числу таксонов и почти одинаковому вкладу отдельных отделов водорослей в общий состав (Рис. 6а), т.е. подледный фитопланктон северной широтной части озера сходен по составу на разных станциях. Диатомовые водоросли составляли 70–71% от общего состава водорослей фитопланктона, зеленые – 9.7–20.0%. Выявлено, что в поверхностных горизонтах на двух станциях (8 и 7) число таксонов меньше, чем в более глубоких слоях воды, в то время как на ст. 6 наименьшее число таксонов было обнаружено в среднем горизонте.

Таблица 4. Корреляционные коэффициенты Спирмена между показателями фитопланктона, доли мелкоклеточных центрических диатомовых водорослей и некоторых факторов среды в марте 2006 г. ($p < 0.05$)

Показатели	Фитопланктон			Доля $P+S+S$ в	
	N	B	n	N	B
Общая глубина	-0.03	-0.40	-0.59	-0.20	0.32
Толщина льда	-0.14	-0.42	-0.22	-0.20	-0.06

Примечание: N – численность фитопланктона, B – биомасса, n – число таксонов; жирным шрифтом выделены связи равные или выше 0.5

² Данные по этому году не приведены в Таблице 2, так как был изучен состав и структура фитопланктона без его количественных характеристик.

³ В настоящее время это название вида не валидное.

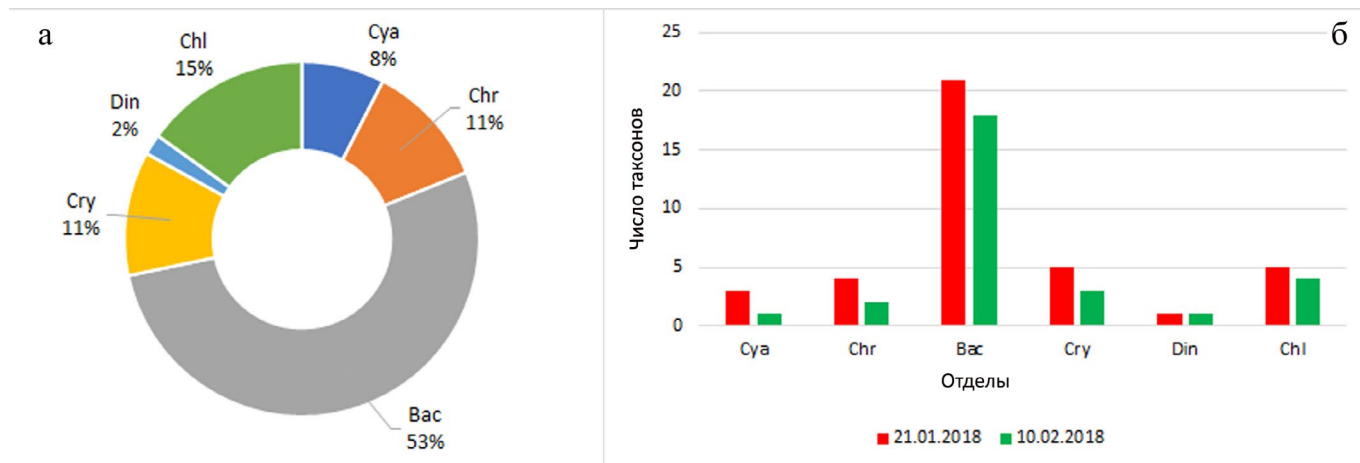


Рис.5. Доля отделов водорослей (а) в целом и распределение по срокам отбора (б) в фитопланктоне Телецкого озера (Яйлю, литораль) в 2018 г., число видов, %. Условные обозначения: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta и Chl – Chlorophyta.

Численность фитопланктона в Телецком озере в подледный период была невысокая и изменялась в пределах 42.0–206.2 тыс.кл./л, тогда как его биомасса достигала и более высоких значений – 176.5–514.5 мг/м³ при средних 141.4 ± 16.4 тыс. кл./л и 350.0 ± 32.6 мг/м³, соответственно (Рис. 6б, см. Таблица 2). Доля диатомовых водорослей в численности фитопланктона составила 20.00–90.98% при средней для всего объема данных величине 59.08 ± 9.81%, в биомассе – 4.17–85.63% при средней 63.96 ± 10.24%. Зеленые водоросли занимали второе ранговое место по вкладу в численность и биомассу фитопланктона: доля в численности 1.01–68.57% при средней 21.46 ± 8.53% и доля в биомассе 3.71–87.18% при средней величине 23.71 ± 8.62%. На отдельных станциях и горизонтах значительным был вклад криптофитовых водорослей: доля в численности 1.45–34.07% при средней 13.36 ± 4.76% и доля в биомассе 0.89–37.54% при средней величине 7.91 ± 3.84%. Из диатомовых доминировал по численности комплекс мелкоклеточных диатомей *P+S+S*, имеющий 100%-ную встречаемость и 55.6% частоту доминирования, в то время как у криптофитовой водоросли *K. caudata* при 100%-ной встречаемости частота доминирования составляла 22.2%, т.е. значимость этих доминантов по числен-

ности сохранялась и в подледном фитопланктоне озера. В доминантном комплексе по биомассе были отмечены как мелкоклеточные представители планктона при их большом вкладе в численность, так и водоросли с более крупными по размеру клетками, в основном донные диатомеи. Так, комплекс мелкоклеточных *P+S+S*, имеющий 100%-ную встречаемость, доминировал по биомассе в 22.2% случаев, а *K. caudata* – в 11.1%, как и зеленая хламидомонада *Scherffelia incisa*. Средняя для станции численность фитопланктона увеличивается от 8 к 6 станции, т.е. по мере увеличения глубин, а средняя биомасса фитопланктона практически одинакова на всех станциях.

Исследовано развитие группы *P+S+S* в подледном фитопланктоне озера перед снеготаянием. В целом для всего обследованного участка озера вклад группы *P+S+S* составлял в численности от 8.6 до 57.7% при средней величине 30.3 ± 6.1%, биомассе – 2.3–24.1% при средней величине 14.1 ± 2.4%. При этом наибольший вклад группы *P+S+S* как в численность, так и биомассу фитопланктона был отмечен на ст. 8 (как максимальные, минимальные, так и средняя величины) (Рис. 7), т.е. на самой мелководной станции. Анализ корреляционных зависимостей показал, что число таксонов

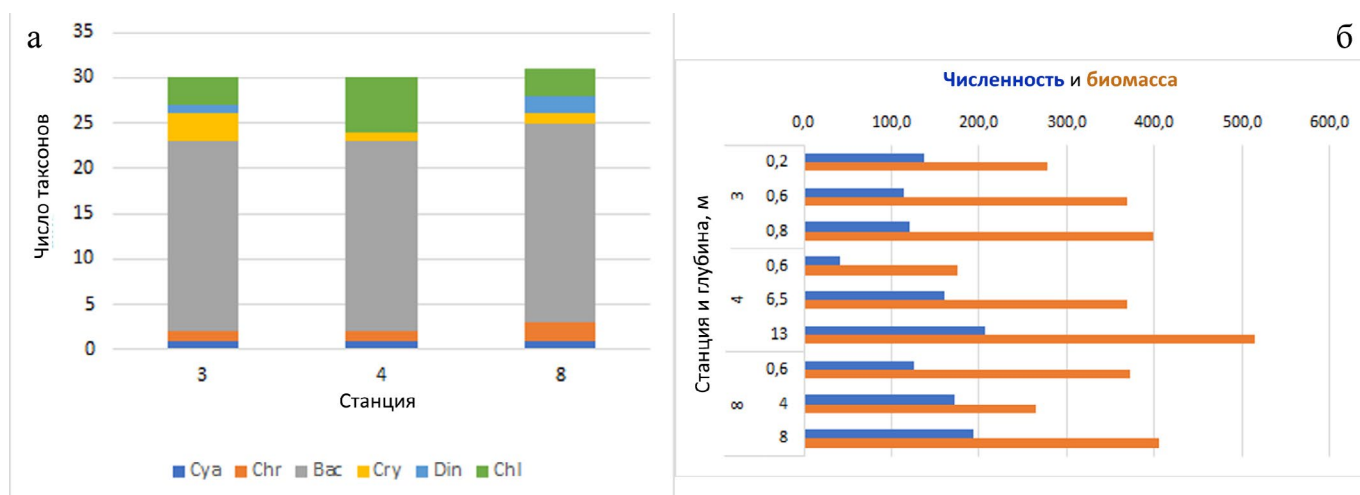


Рис.6. Соотношение отделов водорослей (а) и обилие (б) фитопланктона (численность (тыс.кл./л) и биомасса (мг/м³)) в Телецком озере в апреле 2023 г. Условные обозначения: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta и Chl – Chlorophyta.

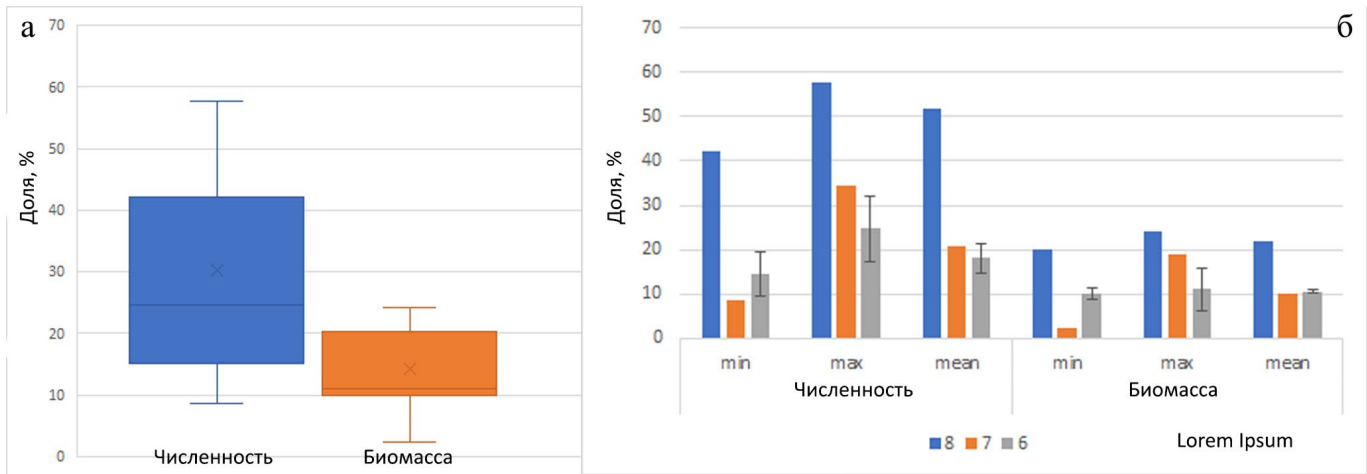


Рис.7. Максимальная, минимальная и средняя величины вклада группы мелкоклеточных центрических диатомей в численность и биомассу фитопланктона Телецкого озера в апреле 2023 г. в целом (а) и по станциям (б).

в фитопланктоне в подледный период находится в прямой зависимости от общей глубины на станции и толщины снега, а численность и биомасса фитопланктона – в обратной от глубины и прямой от толщины снегового покрова. Доли группы $P+S+S$ в численности и биомассе фитопланктона коррелируют отрицательно с температурой воды и положительно с толщиной снега и льда в разной степени (Таблица 5).

2024 год

Выявлено 53 таксона водорослей из шести отделов при наибольшем разнообразии диатомовых водорослей – 56.6%. Второе ранговое место по разнообразию принадлежало зеленым водорослям, среди которых отмечены вольвоксовые (представители родов *Chlamydomonas* Ehr. и *Scherffelia* Pasch.), а также хлорококковые, типичные планктеры (представители родов *Monoraphidium* Kom.-Legn. и *Tetrastrum* Chod.), и десмидиевые (представитель рода *Closterium* Nitzsch ex Ralfs). Разнообразно были представлены жгутиковые формы из криптофитовых родов *Komma* и *Cryptomonas*. В остальных отделах было выявлено по 1–4 таксона, т.е. зимний подледный фитопланктон был малоразнообразен по составу.

Наиболее разнообразный, но меньший по количеству выявлен состав фитопланктона в устье р. Камги (ст. 1), в литорали Камгинского залива на двух станциях был отмечен примерно одинаковый по составу и количеству фитопланктон (ст. 2 и 3), в то время как в пелагиали озера на выходе из залива (ст. 4) фитопланктон был и менее разнообразный

и менее обильный при наибольшем вкладе диатомовых водорослей (Рис. 8а). В целом, диатомовые водоросли на разных участках акватории залива составляли 27.8–66.7% от общего состава водорослей планктона, зеленые – 6.9–22.2%. Выявлено, что на ст. 2 у поверхности больше таксонов, чем на глубине 10 м, но меньше, чем на 20 м. На ст. 3, напротив, у поверхности самое наименьшее число таксонов, а наибольшее – на глубине 10 м в то время, как, на 20 м эта величина снижается. Вполне возможно, что воды крупного притока озера р. Камги, поступающая в залив, способствуют перемешиванию водной массы и определенных тенденций в распределении водорослей в толще воды не выявлено. В пелагиали водоросли более сосредоточены не у поверхности, а на глубине 10 м, что вполне согласуется с тем, что поверхность пелагиали больше подвержена ветро-волновому воздействию при отсутствии льда.

Численность фитопланктона в подледный период была от низких до средних значений для данного водоема, и изменялась в пределах 46.0–380.7 тыс.кл./л, также как и его биомасса – 76.0–344.0 мг/м³ при средних 238.7 ± 36.2 тыс.кл./л и 195.0 ± 33.0 мг/м³, соответственно (Рис. 8б, см. Таблица 2). Доля диатомовых водорослей в численности фитопланктона составила 35.4–78.2% при средней для всего объема данных величине $57.6 \pm 5.1\%$, биомассе – 1.9–86.3% при средней $50.4 \pm 10.9\%$. На отдельных станциях и горизонтах в марте значительным был вклад криптофитовых водорослей: доля в численности 7.6–42.8% при средней $22.7 \pm 4.3\%$ и доля в биомассе 2.6–25.9%

Таблица 5. Корреляционные коэффициенты Спирмена между показателями фитопланктона, доли мелкоклеточных центрических диатомовых водорослей и некоторых факторов среды в апреле 2023 г. ($p < 0.05$)

Показатели		Фитопланктон			Доля $P+S+S$ в	
		N	B	n	N	B
Температура		-0.29	0.31	0.22	-0.67	-0.75
Общая глубина		-0.66	-0.97	0.94	-0.28	-0.17
Толщина	снега	0.97	0.67	0.74	0.98	0.95
	льда	0.25	-0.34	-0.25	0.65	0.73

Примечание: N – численность фитопланктона, B – биомасса, n – число таксонов; жирным шрифтом выделены связи равные или выше 0.5

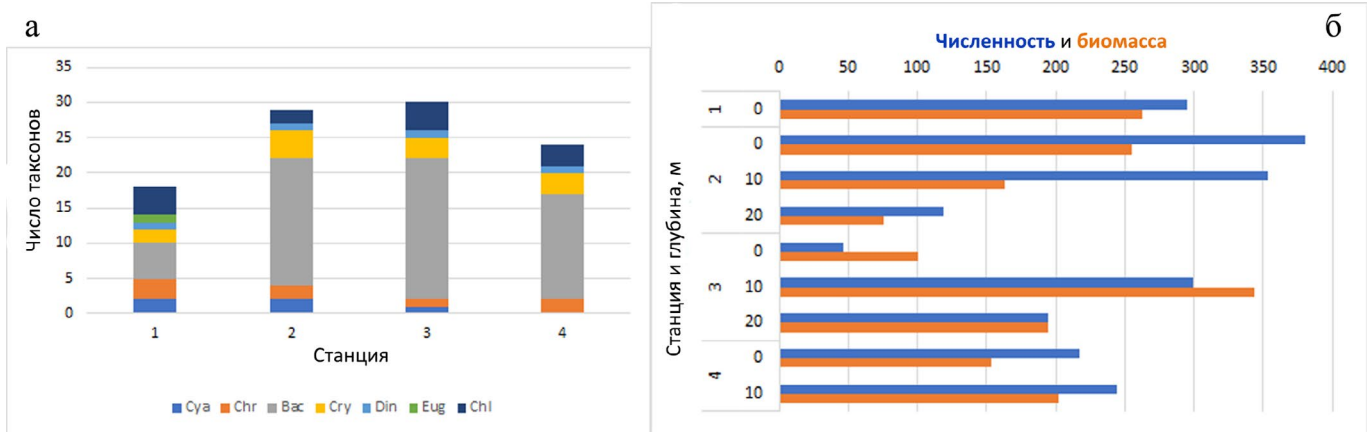


Рис.8. Соотношение отделов водорослей (а) и обилие (б) фитопланктона (численность, тыс.кл./л и биомасса, мг/м³) в Телецком озере в марте 2024 г. Условные обозначения: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta и Chl – Chlorophyta.

при средней величине $9.2 \pm 2.4\%$. Из диатомовых доминировал по численности комплекс мелкоклеточных диатомей $P+S+S$, имеющий 100%-ную встречаемость и 55.6% частоту доминирования, в то время как у криптофитовой водоросли *K. caudata* при 88.9%-ной встречаемости частота доминирования составляла 33.3%.

В доминантном комплексе по биомассе у комплекса мелкоклеточных $P+S+S$ при 11.1% встречаемости доминирования не выявлено, а *K. caudata* – при 22.2% встречаемости также в качестве доминантов не отмечен. Динофитовая водоросль *Glenodinium quadridens* (Stein) Schill. доминировала только в одной пробе – в р. Камге (частота встречаемости – 44.4%, частота доминирования – 11.1%), в пелагиали она в доминантном комплексе не отмечена. Средняя для станции численность фитопланктона уменьшается от 2 к 3 станции и увеличивается к 4, пелагиальной станции.

Вклад группы $P+S+S$ составлял в численности от 21.9 до 67.1% при средней величине $35.0 \pm 4.7\%$, в биомассе – 1.9–11.7% при средней величине 6.3 ± 1.0 . При этом наибольший вклад группы $P+S+S$ в численность фитопланктона был выявлен на ст. 1 в поверхностном слое, а биомассу – на ст. 2 на глубине 10 м. Анализ корреляционных связей между численностью, биомассой и количеством таксонов фитопланктона, а также долей группы $P+S+S$ в общей численности и биомассе, с одной стороны, и температурой воды, общей глубиной на станциях и толщиной снега и льда – с другой (Таблица 6), показал, что для доли $P+S+S$ в

численности фитопланктона была выявлена очень высокая отрицательная зависимость от температуры воды, умеренная положительная – от толщины снега и льда. Для доли $P+S+S$ в биомассе фитопланктона наблюдалась заметная положительная зависимость от толщины снега и умеренная положительная зависимость от толщины льда. Для фитопланктона в целом значимая (умеренная отрицательная) корреляционная зависимость отмечена только для числа таксонов, т.е. чем больше снега, тем меньше видов в фитопланктоне.

В дополнении был проанализирован вклад каждого из четырех видов, составляющих группу $P+S+S$, в фитопланктоне Камгинского залива в подледном слое. Выявлено, что *P. teletskoyensis* преобладает по количеству среди других видов. Ее относительная численность изменялась от 73.3 до 87.8% в группе при среднем значении $81.9 \pm 1.4\%$, вторым по значимости является *S. chantaicus* – 6.8–17.3% и $13.1 \pm 1.1\%$, соответственно. Остальные два вида хотя и встречаются в каждой пробе, но в незначительных количествах.

Эколого-географический анализ состава водорослей планктона в подледный период

Анализ таксономического состава и экологических характеристик водорослей показал, что в планктоне Телецкого озера в период ледостава преобладали обитатели дна и перифитона (33.6% от общего числа выявленных таксонов и 48.5% от числа таксонов с известной экологической характеристикой), космополиты по географической приуроченности (43.6 и 62.9), алкалифилы и индиф-

Таблица 6. Корреляционные коэффициенты Спирмена между показателями фитопланктона, доли мелкоклеточных центрических диатомовых водорослей и некоторых факторов среды в марте 2024 г. ($p < 0.05$)

Показатели		Фитопланктон			Доля $P+S+S$ в	
		N	B	n	N	B
Температура		-0.13	-0.07	0.27	-0.97	-0.49
Общая глубина		-0.08	-0.15	0.57	-0.52	-0.18
Толщина	снега	0.29	-0.10	-0.32	0.38	0.61
	льда	0.13	0.00	0.19	0.33	0.31

Примечание: N – численность фитопланктона, B – биомасса, n – число таксонов; жирным шрифтом выделены связи равные или выше 0.5

ференты по отношению к рН среды (17.9 и 39.1, 19.3 и 42.2, соответственно) и индифференты по отношению к минерализации воды (48.6 и 71.6), а также бетамезосапробионты по отношению к содержанию органических соединений (25.7 и 48.7%) (Таблица 7).

4. Обсуждение

Влияние ледовой обстановки на доминирующий комплекс и количественные характеристики фитопланктона в Телецком озере

Телецкое озеро, расположенное в горах Алтая на юге Западной Сибири, относится к водоемам с ежегодно замерзающей только северной широтной частью и редким полным ледоставом (Селегей и Селегей, 1978). В последние десятилетия полный ледостав отличается отсутствием какой-либо регулярности. Ранее повторяемость полного ледостава отмечали каждые 8–13 лет. В 2006 г. озеро полностью покрылось льдом после более чем 15 лет его отсутствия. Далее полное замерзание наблюдали в 2010 и 2018 гг. Особенности термического и гидрологического режимов озера обусловлены его большой глубиной (323 м), господством почти постоянных горных ветров в его долине, коротким периодом внешнего водообмена (5.6 лет) (Селегей и Селегей, 1978; Selegei et al., 2001). Эти факторы приводят к непостоянному, позднему или непро-

должительному ледоставу. Открытая вода в зимний период при сильных постоянно дующих ветрах в долине озера оказывает негативное влияние на развитие водорослей, развивающиеся в толще воды озера.

Отбор проб подледного фитопланктона в 1997, 2006, 2018, 2023 и 2024 гг. совпал с различной ледовой обстановкой на озере (Рис. 9).

В 1997 г. озеро встало всей широтной частью, т.е. с востока на запад от Камгинского залива (ст. 1–4) до истока р. Бии, включая и пелагиаль напротив пос. Яйлю (ст. 5–9). На ст. 5 лед был толщиной 10–12 см и практически без снега (см. Рис. 2). В 2006 и 2018 гг. наблюдали полный и продолжительный ледостав на всем озере, что бывает очень редко. Лед был толстый с мощным снежным покровом – более 30 см. Обычно установившийся тонкий лед разбивается ветрами, которые дуют в узкой озерной долине то с северо-запада, то с юго-востока. В 2023 г. ледостав в северной широтной части озера затронул Камгинский залив и участок от истока р. Бии до м. Караташ, а в 2024 г. – немного дальше на восток до м. Ажи (перед центральной частью). В эти два года пелагиаль у пос. Яйлю (ст. 5) оставалась свободной ото льда. Подобная 2024 г. ледовая обстановка была отмечена в марте 2022 г., что представлено на Рис. 2в-д. Такое разное покрытие льдом озера способствовало формированию различий в составе подледного фитопланктона.

Таблица 7. Экологические характеристики водорослей подледного планктона Телецкого озера

Экология		Географическое распространение	
Группа	Число таксонов	Группа	Число таксонов
планктонные	38	аркто-альпийские	14
бентосные	47	бореальные	22
планкто-бентосные	11	космополитные	61
эпибионтны	1		
число таксонов с известной характеристикой (% от общего числа таксонов)	97 (69.3)		97 (69.3)
Галобность		рН-приуроченность	
Группа	Число таксонов	Группа	Число таксонов
галофоб	10	ацидофил	5
галофил	15	алкалибионт	7
индифферент	68	алкалифил	25
мезогалоф	1	индифферент	27
олигогалоф	1		
число таксонов с известной характеристикой (% от общего числа таксонов)	95 (67.9)		64 (45.7)
Сапробность			
Группа	Число таксонов	Группа	Число таксонов
ксеносапробы (0-0.5)	7	бетамезосапробы (1.5-2.5)	36
олигосапробы (0.5-1.5)	20	альфамезосапробы (2.5-3.5)	11
число таксонов с известной характеристикой (% от общего числа таксонов)		74 (52.9)	



Рис.9. Ледовая обстановка на Телецком озере в периоды исследования подледного фитопланктона (голубой цвет – ледовый покров, серый – открытая вода).

Всего за период исследования в зимнем фитопланктоне Телецкого озера выявлено 140 таксонов с преобладанием диатомовых, зеленых водорослей и цианобактерий: Cyanobacteria – 16, Chrysophyta – 9, Bacillariophyta – 79, Cryptophyta – 9, Dinophyta – 5, Euglenophyta – 3 и Chlorophyta – 19. Цианобактерии всегда присутствуют в планктоне озера, особенно мелкоклеточные кокковые формы – за период исследования фитопланктона с 1989 по 1997 гг. цианобактерии составляли 10.6% от общего числа таксонов (Митрофанова, 2000). В зимнем планктоне доля цианобактерий оказалась практически в тех же пределах – 11.4%. По доле цианобактерий в общем составе фитопланктона озера выделяется фитопланктон 1997 г. – 21.1%, в то время как в другие годы исследования доля цианобактерий находилась в пределах 4.9-7.7% от общего состава (Рис. 10). Тонкий прозрачный лед с небольшим количеством снега на его поверхности обеспечили проникновение в толщу воды достаточного количества света и создали благоприятные условия для развития цианобактерий в 1997 г., в основном видов *Dolichospermum flos-aquae*, *D. circinale*, а также *Microcystis pulvereae* и *Anathece clathrata*. Это хорошо подтверждается корреляционными связями для цианобактерий и толщины льда – высокая отрицательная корреляционная зависимость, т.е. при уменьшении мощности льда увеличивается доля цианобактерий в численности фитопланктона (см. Таблица 3). И для всего массива данных, представленных в настоящей публикации, также отме-

чена подобная отрицательная зависимость, но не высокая, а заметная (Таблица 8).

Если обобщить и проанализировать все значимые (более 0.5) линейные связи в исследованные годы, то 1997 г. выделяется только высокими отрицательными зависимостями доли цианобактерий в численности фитопланктона от толщины льда и снега, 2006 г. – заметной отрицательной зависимостью числа таксонов от общей глубины, а в 2023 и 2024 гг. спектр зависимостей намного шире, что, вероятно, связано с исследованиями на литоральных участках озера, на которых условия среды более разнообразны (влияние притоков). Графически это представлено на Рисунке 11.

Интенсивный и продолжительный период перемешивания водной толщи, короткий период стагнации, повышенная проточность водоема не позволяют этой группе водорослей достигать высоких значений обилия в озере в летний период, в то время как подо льдом, в условиях низких температур и отсутствия турбулентности, они могут значительно увеличивать свою численность. В то же время, при толстом слое льда и снега как в пелагиали (2006 г.), так и на более мелководных участках (2018, 2023–2024 гг.) в фитопланктоне наиболее значимым становится диатомово-криптофитовый компонент – группа P + S + S и криптофитовая водоросль *Komma caudata*. Известно, что криптофитовые составляют типичный холодноводный комплекс видов, характерный для подледного и ранневесеннего планктона озер (Трифорова, 1990; Бондаренко

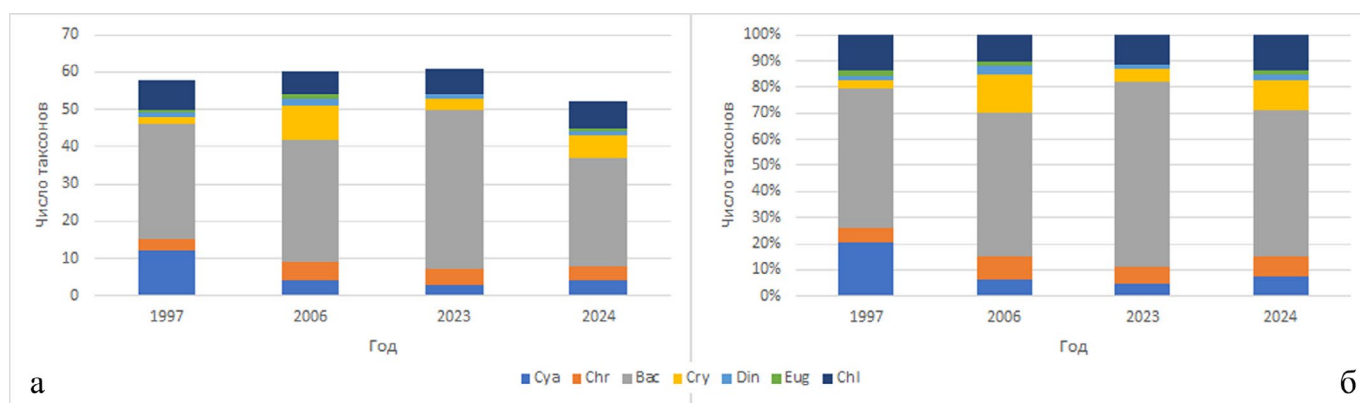


Рис.10. Абсолютное (а) и относительное (б) число таксонов водорослей в зимнем фитопланктоне Телецкого озера. Условные обозначения: Cya – Cyanobacteria, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta и Chl – Chlorophyta.

Таблица 8. Корреляционные коэффициенты Спирмена между показателями фитопланктона, доли цианобактерий и диатомовых водорослей и некоторых факторов среды в разные годы исследования зимнего фитопланктона в Телецком озере, поверхностный слой ($p < 0.05$)

Показатели		Фитопланктон		Доля в N	
		N	B	Суа	Вас
Толщина	снега	-0.38	0.22	-0.30	0.02
	льда	-0.44	0.22	-0.62	0.34

Примечание: N – численность фитопланктона, B – биомасса, Суа – цианобактерии, Вас – диатомовые водоросли; жирным шрифтом выделены связи равные или выше 0.5

и Щур, 2008). В оз. Байкал встречается несколько видов криптофитовых водорослей, среди которых *Cryptomonas gracilis* Skuja и *C. ovata* Ehr. обитают здесь круглогодично. В подледном планктоне в значительных количествах развиваются *C. reflexa* (Marsson) Skuja, *C. marssonii* Skuja и *Rhodomonas pusilla* (Bachm.) Javornicky. *K. caudata* – также, как и в Телецком озере, является постоянным компонентом планктона в Байкале. Весной и осенью этот вид становится одним из доминирующих, встречаясь во всей толще воды (Атлас и определитель..., 1995).

Отличительной особенностью флагеллят, относящихся к золотистым и криптофитовым водорослям, является их способность переходить на гетеротрофное питание при неблагоприятных по освещенности условиям. Это свойство вполне оправдано в зимний период, когда при установлении ледостава резко сокращается поступление солнечной радиации в водные слои. Найденные среди золотистых водорослей *Mallomonas elongata*, *M. acaroides*, *M. producta* нередко встречаются в озерах поздней осенью, зимой или весной, как, например, в мелководных озерах Катунских Белков (Матвиенко, 1954). А большинство выявленных криптофитовых водорослей (*Cryptomonas erosa*, *C. gracilis*, *C. marssonii*, *C. ovata*, *Rhodomonas pusilla* и *Komma caudata*), широко распространены в озерах и других водных объектах. Они также предпочитают холодное время года или часто встречаются в высокогорных олиготрофных озерах (Киселев, 1954).

Сравнительный анализ разнообразия водорослей в подледном фитопланктоне Телецкого озера (Рис. 12) показал, что в каждый из исследованных годов в зимний период вегетирует сходное число таксонов и примерно одинаковое число является общими для смежных годов – 36-57%. Несколько сниженное число таксонов, выявленное в 2024 г., возможно, связано с обособленностью Камгинского залива, где были отобраны пробы. Высокое разнообразие водорослей планктона зимой в разные годы может свидетельствовать о значительном постоянстве состава данной экологической группы в озере в разные годы при различной ледовой обстановке.

Сравнение доминирующих комплексов в озерах различных климатических зон в зимний период

В зимний период в фитопланктоне различных климатических зон наряду с криптофитовыми и золотистыми флагеллятами, также развиваются и диатомовые водоросли (Шкундина, 1983), которые выделяются устойчивостью к динамическим условиям и могут развиваться даже в условиях

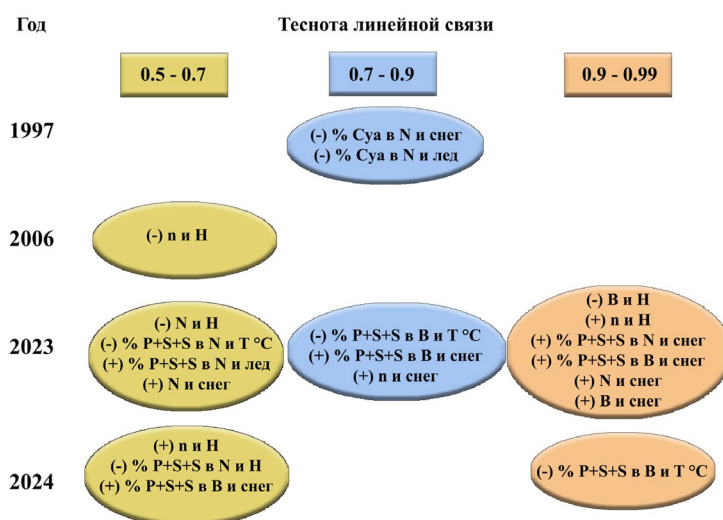


Рис.11. Корреляционные зависимости между показателями планктона и факторами среды в разные годы исследования.

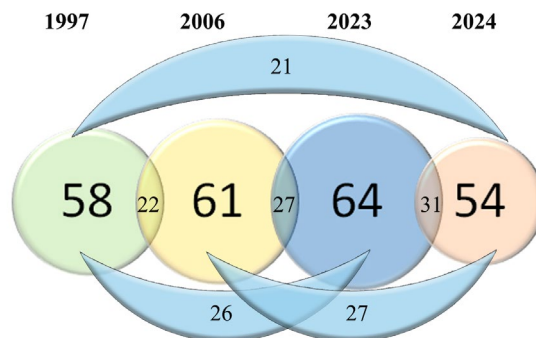


Рис.12. Разнообразие подледного фитопланктона в разные годы исследования (дополненная линейная диаграмма Венна): цифры крупным шрифтом – число таксонов в исследованные годы, мелким шрифтом – число общих таксонов в смежные годы.

отсутствия ледового покрова. Так, мелкоклочные центрические диатомеи и криптофитовые преобладают в зимнем планктоне оз. Верхнее (США–Канада) (Munawar and Munawar, 1978), которое, также как и Телецкое, относится к холодноводным, глубоководным, имеет длительный период перемешивания и короткий интервал стратификации. Озеро Superior редко покрывается льдом полностью (примерно раз в 20 лет), обычно около 23%

его акватории покрыты льдом с февраля по апрель (Singer, 2026). Преобладание флагеллят отмечают и в мелководных водоемах с более высоким уровнем трофности, например, зимой подо льдом в мелководном гуминовом оз. Хрустальное болото (штат Висконсин, США), в планктоне также доминируют криптомонады, эвгленовые, а также цилиаты из простейших (Graham et al., 2004). В небольшом оз. Третьей Сестры (штат Мичиган, США) ледникового происхождения в подледный период в фитопланктоне доминируют диатомовые водоросли, причем пеннатные формы более обильны, чем центрические. Другой многочисленной группой являются золотистые водоросли (род *Dinobryon* Ehr.) и цианобактерии (род *Planktothrix* Anagnostidis & Komárek) (Judd et al., 2005). В мелководных водоемах в подледный период тоже обильны флагелляты, но кроме криптофитовых, которые характерны для Телецкого, в таких водоемах к ним добавляются динофитовые и эвгленовые жгутиконосцы, как, например, в эвтрофных и олиготрофных озерах Швеции (Danilov and Ekelund, 2001). Интересно, что криптофитовые присутствовали всегда и в озерах Швеции, но *Cryptomonas erosa* и *C. reflexa* были обильны в эвтрофных, в то время как *C. marssonii* только иногда появлялся в олиготрофных озерах. Для озера Констанц (Бодензее, Германия-Швейцария-Австрия) в зимний период отмечают слабое развитие водорослей. При низком прессинге зоопланктона и высоком содержании биогенов в это время года преимущественное развитие в фитопланктоне получают криптофитовые и мелкие центрические водоросли, как и в многочисленных разных по величине альпийских озерах (Sommer, 1986), также как и в Телецком озере. В целом, обилие фитопланктона в проанализированных выше олиготрофных озерах существенно ниже, чем в эвтрофных, даже в зимних условиях ввиду низкого количества биогенов. Таким образом, в разных климатических зонах зимой в фитопланктоне озер часто встречается комбинация видов из диатомей и фитофлагеллят, относящихся к золотистым и криптофитовым водорослям. Сходное распределение мы наблюдали в зимнем фитопланктоне Телецкого озера.

Для подледного фитопланктона Телецкого озера характерно большее развитие на мелководьях, где его обилие выше по сравнению с пелагиальными участками. Так, в пелагиали Яйлю (ст. 5) в 1997 г. среднее значение индекса разнообразия Шеннона по численности было 1.08 ± 0.13 , биомассе – 1.59 ± 0.17 , в 2006 г. в пелагиали – 1.83 ± 0.05 и 1.60 ± 0.14 , литорали – 1.88 ± 0.13 и 2.00 ± 0.19 соответственно. И если в период открытой воды развитие фитопланктона в пелагиали лимитирует в основном гидродинамический фактор (ветро-волновое перемешивание), то в подледный – толщина льда и снега на нем. Так, в 1997 и 2006 гг. численность и биомасса фитопланктона в пелагиали Яйлю (ст. 5) ниже, чем в 2006 и 2023–2024 гг. на литоральных участках. Кроме того, на мелководных участках озера и подо льдом, как и в период открытой воды, отмечено преобладание по разнообразию

бентосных и перифитонных форм, что может свидетельствовать о большом влиянии литорали в формировании планктонного звена в озере. Например, в апреле 2023 г. в фитопланктоне на участке ст. 6–8 вклад бентосных форм в общее разнообразие составил более 70%. В Байкале, напротив, байкальские эндемики, в основном истинно планктонные водоросли, в пелагиали обуславливают резкие межгодовые колебания численности фитопланктона. С учетом биомассы весеннего диатомового планктона (биомасса более 1000 мг/м^3) выделяют высокопродуктивные, среднепродуктивные (от 500 до 1000 мг/м^3) и низкопродуктивные (ниже 500 мг/м^3) годы. Максимальные значения биомассы в этот период могут достигать $5\text{--}7 \text{ г/м}^3$. В высокопродуктивные годы численность диатомовых водорослей может составлять 90% в общей численности фитопланктона, а биомасса – 95% (без пикопланктона) (Поповская и др., 2002; Popovskaya et al., 2008).

Одной из особенностей развития фитопланктона в Камгинском заливе Телецкого озера в марте 2024 г. можно отметить развитие на некоторых станциях, в основном у поверхности, динофитовой водоросли *Glenodinium quadridens*. Ее доля в численности фитопланктона была невысокая и изменялась в пределах 1.7–11.5% при средней величине 5.0 ± 1.0 , в то время как доля в биомассе составила от 3.8 до 89.1% при средней $32.0 \pm 11.0\%$. В другие периоды исследования подледного фитопланктона такого развития динофитовых мы не отмечали. «Цветение» динофитовых в зимний период характерно, например, для Байкала, когда эти водоросли развиваются в полостях льда и после таяния ледяного панциря выходят в планктон и обуславливают весеннее «цветение». Этим отличается *Gymnodinium baicalense* Antipova (Карнаухов и др., 2019).

В целом, развитие фитопланктона подо льдом Телецкого озера в разные периоды отбора было от предельно низкого до среднего уровня для данного водоема. Так, за период 1989–1997 гг. биомасса фитопланктона изменялась в пределах от 0.5 до 1207.5 мг/м^3 при средней за сезон около 150 мг/м^3 (Митрофанова, 2000). По величине средней биомассы подледного фитопланктона за четыре года исследования для всего массива данных ($94.3 \pm 21.3 \text{ мг/м}^3$) или средней биомассе в слое 0–10 м ($175.3 \pm 28.7 \text{ мг/м}^3$) по шкале трофности озер И.С. Трифионовой (1990) Телецкое озеро можно отнести к ультраолиготрофным водоемам ($0\text{--}500 \text{ мг/м}^3$). В самом глубоком и древнем озере на Земле весенний максимум подо льдом может превышать летнее развитие фитопланктона и быть единственным в году (Яснитский и Скабичевский, 1957), что обусловлено развитием диатомовых и перидиниевых водорослей (Меншуткин и др., 1978; Поповская, 1978; Katz et al., 2015). Этому во многом способствует прозрачный, хотя и толстый (около 1 м) байкальский лед, а также пустоты (каверны) в нем (Заворуев и др., 1995; Карнаухов и др., 2019). В Телецком озере льда такой мощности обычно не бывает. Только особенно холодной зимой 1968–1969 гг. за 50 лет наблюдений была отмечена максимальная толщина

льда на стыке широтной и меридиональной частей озера (ст. 5) в 102-105 см. И продолжительность ледостава в Телецком озере гораздо меньше, чем в Байкале по времени – средняя продолжительность ледостава в широтной части составляет 69-155 дней в зависимости от участка, в меридиональной части – 36-45 дней (Селегей и Селегей, 1978). Все это не способствует массовому развитию водорослей подо льдом Телецкого озера.

По развитию флагеллят в зимнем фитопланктоне Телецкое озеро сходно с полярными и арктическими водоемами. При этом, свет, как отвечают некоторые авторы, не является лимитирующим фактором для пелагического сообщества водорослей в таких водных объектах. Более значимы здесь биогенные элементы, которых поступает недостаточно с водосборного бассейна (Bonilla et al., 2005). В Телецкое озеро, на водосборе которого много площадей, занятых гольцами (коэффициент загольцованности бассейна озера составляет 44.3% (Селегей и Селегей, 1978)), биогенов привносится также немного, особенно фосфора. Содержание фосфат-ионов в водах Телецкого озера незначительно и находится на уровне предела обнаружения (Зиновьев и др., 2012), что делает фосфор лимитирующим фактором для развития фитопланктона. А преобладающие в некоторые периоды года в Телецком озере флагеллаты, в том числе и подо льдом, способны к миксотрофии. Кроме того, при общем низком уровне развития фитопланктона в Телецком озере большее его развивается на мелководьях и бентосный элемент вносит значительный вклад в разнообразие фитопланктона. Это делает Телецкое озеро похожим на полярные и арктические водоемы, где бентос и перифитон особенно значимы, ведь большинство фототрофной биомассы в таких водных объектах сосредоточено не в планктоне, а бентосных группировках водорослей – около 98% общего пигментного запаса (Bonilla et al., 2005). По развитию в фитопланктоне флагеллят Телецкое озеро имеет черты сходства с антарктическими озерами, полностью и постоянно покрытых ледяным панцирем (до 4 м и более (Laybourn-Parry et al., 2001)). Для таких водоемов отмечают, что среди флагеллят очень часто в них преобладают криптофитовые водоросли, например, в озерах Фрикселл и Хоар (Сухая долина МакМурдо, Антарктика) это *Rhodomonas lacustris* Pascher & Ruttner (= *Chroomonas lacustris*), который составляет до 90% численности фототрофного наннофлагеллятного сообщества (Roberts and Laybourn-Parry, 1999) или более 87% фототрофной наннофлагеллятной биомассы. При незначительном увеличении концентраций биогенов (особенно азота) вместе с флагеллатами начинают развиваться зеленые хлорококковые водоросли, как, например, в оз. Транквил (западное побережье острова Сигни в Антарктике) доминировал *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs (Bulter et al., 2000). Как известно, для антарктических озер характерны периоды полной темноты во время полярной ночи (147 дней) и постоянной инсоляции во время полярного дня (147 дней), в остальные периоды года эти озера сходны

с озерами умеренной зоны в период зимнего ледостава, так как температура в близком ко льду слое близка к 0 и повышается с глубиной (Roberts and Laybourn-Parry, 1999). В период полярной ночи свет является лимитирующим фактором, в остальные периоды года – наличие биогенов определяет развитие и сосредоточение водорослей на разных глубинах (Bayliss et al., 1997). В Телецком озере биогенный фон низкий, поэтому в зимних условиях большее значение имеет «спокойствие» водного столба, т.е. ледовое покрытие и его толщина, которые это обеспечивают. В сезонном аспекте, по разнообразию зимний фитопланктон Телецкого озера, естественно, беднее летнего. Число одновременно вегетирующих видов в нем бывает достигает 25 таксонов при общем разнообразии в отдельные годы до 64 таксонов. Но и другие крупные и глубокие озера умеренной зоны отличаются незначительным разнообразием зимнего фитопланктона. Так, сходное количество видов и разновидностей выявлено в зимнем фитопланктоне южной Ладоги – 13-45 видов и разновидностей водорослей (Сухопарова, 1995). В подледном фитопланктоне Байкала развиваются в основном эндемики из диатомей и сопутствующие им криптофитовые и зеленые водоросли (Атлас и определитель..., 1995; Popovskaya et al., 2008).

Во многих больших озерах в период ледостава характерными представителями зимнего фитопланктона, доминирующими и по численности, и по биомассе, являются диатомовые рода *Aulacoseira*. Так, в южной Ладоге это – *A. islandica* (O.Müll.) Sim. и *A. islandica* ssp. *helvetica* (O.Müll.) Sim., *A. italica* (O.Müll.) Sim. В некоторых случаях в комплекс доминирующих по численности входят цианобактерии родов *Microcystis* и *Gomphosphaeria* Kütz., благодаря их способности к гетеротрофному питанию. Максимальная биомасса фитопланктона в Ладожском озере зарегистрирована на более глубоководных станциях – до 0.373 мг/л в Волховской губе и до 0.005 мг/л в бухте Петрокрепость. По вертикали водоросли планктона в основном сосредоточены в приповерхностном слое и у дна (глубина до 6 м) (Сухопарова, 1995). В Байкале биомасса диатомового планктона в высокоурожайные годы достигает весной в трофогенном слое воды 5-7 г/м³, перидиней – до 100 г/м³ и более. Общая биомасса фитопланктона весной в урожайные годы может достигать в озере в целом 1000 тыс. т в сырой массе (Вотинцев, 1986). В условиях обилия биогенных элементов эти виды даже при незначительной температуре воды развиваются в значительном количестве. Максимум их численности приходится на конец периода ранней весны – перед вскрытием озера (Меншуткин и др., 1978). В Телецком озере из колониальных диатомей была отмечена *Aulacoseira subarctica*, она встречается в основном глубже 30 м в пелагиали и ее вклад в биомассу фитопланктона может быть значительным, но в численность – нет, хотя в донных отложениях этот вид преобладает среди всех других диатомей ввиду его хорошей сохранности, возможно, из-за толстостенного панциря (Mitrofanova et al., 2016).

По вертикали в Телецком озере водоросли в основном приурочены к верхним 5–10 м. Слой воды, непосредственно прилегающий ко льду, вероятно, ввиду особенно низких температур (около 0 °C) не привлекателен для развития водорослей. Если флагеллы способны самостоятельно регулировать свое нахождение в столбе воды, то для неподвижных форм фитопланктона этому способствует конвективное перемешивание в озерах, покрытым льдом. Так, например, *Aulacoseira baicalensis* в Байкале благодаря этому явлению может сохраняться в верхних слоях от нескольких дней до более месяца (Kelley, 1997). Отмечено, что в слое воды, получающем 0.5–20% солнечной радиации, сосредоточено до 95% водорослей планктона. Исследования проводили на мелководном Бобровом пруду в городе Линкольн (Массачусетс, США) с декабря 1961 г. по февраль 1962 г. Наибольшее развитие фитопланктона отмечено было в близком к поверхности слою воды – 1–2 м. Наиболее разнообразны и обильны были флагеллы из криптофитовых, динофитовых, золотистых, эвгленофитовых. Встречались также диатомовые водоросли (Wright, 1964). Водоросли должны быть достаточно мобильны, чтобы занять лучшую позицию по отношению к свету. Так, в антарктических озерах зачастую максимум обилия фитопланктона фиксируется в более глубоких горизонтах при повышенной инсоляции – например, ниже 25 м в оз. Бобровое (Laybourn-Parry et al., 2001) или между 6 и 12 м в оз. Хоар (Roberts et al., 2004). Но в период полной темноты криптофитовые водоросли и другие флагеллы ввиду их активной способности к движению мигрируют в верхние ко льду слои, чтобы при первой же возможности аккумулировать солнечный свет (McKnight et al., 2000). В тоже время, при воздействии светового и температурного факторов водоросли выбирают менее освещенные, но более нагретые слои воды, так как при температуре, близкой к 0 °C, реакции с участием ферментов внутри клеток водорослей замедляются (Lizotte and Priscu, 1992). С другой стороны, отмечают случаи, когда максимум биомассы водорослей приурочен к слою с наибольшим количеством биогенов, т.е. важную роль играет хемоклин. Так, в озерах Фрикселл и Бонни (Антарктика) он расположен на глубине 9–10 м, а в оз. Ванда – ниже 50 м. (Seaburg et al., 1983).

Периодическое преобладание в зимнем фитопланктоне Телецкого озера (например, в 1997 г.) цианобактерий может свидетельствовать о многолетних сукцессиях цианобактерий и флагелл, происходящих в планктонном сообществе. Для антарктических озер также отмечают преобладание цианобактерий в фитопланктоне. Например, в оз. Дружбы цианобактерии доминируют в фитопланктоне в течение всего года, в том числе и подо льдом, но наибольшего обилия достигают осенью (Laybourn-Parry and Bayliss, 1996). Возможно, вскрытие озера на короткий период летом создает подходящие условия для вегетирования цианобактерий. Кроме того, в летний период, когда некоторые озера Антарктики свободны ото льда на короткий

период, флагеллы из криптофитовых, динофитовых и зеленых играют важную роль в фитопланктоне таких водоемов (Laybourn-Parry et al., 1991).

Кроме света и температуры одним из важных экологических факторов, влияющих на развитие фитопланктона в озерах, является выедание его зоопланктоном. Даже в зимних подледных условиях для некоторых групп водорослей (подходящих по размеру для поедания) существует опасность уменьшения их численности за счет выедания (Vasseur et al., 2005). У представителей зоопланктона нет избирания в пищу – они захватывают или фильтруют те водоросли, которые могут по размерам войти в их глотку. В Телецком озере при исследовании содержимого желудков зоопланктеров обнаружены именно подходящие им по размерам водоросли, которые в момент отбора вегетировали в озере (Митрофанова, 2003). Обилие зоопланктона в Телецком озере невысокое (Зуйкова, 1998). Скорее всего, зоопланктон в данном водоеме не является фактором, существенно влияющим на численность фитопланктона в подледный период.

Индикационная значимость подледного фитопланктона

Анализ эколого-географических характеристик выявленных в подледном фитопланктоне видов показал, что в нем преобладают обитатели дна и перифитона (33.6% от общего числа выявленных таксонов), космополиты по географической приуроченности (43.6), алкалифилы и индифференты по отношению к pH среды (17.9 и 19.3) и индифференты по отношению к минерализации воды (48.6), а также бетамезосапробионты по отношению к содержанию органических соединений (25.7%), что может свидетельствовать о типичности состава фитопланктона Телецкого озера в подледный период. Большая доля истинно планктонных обитателей (27.1%), а также водорослей, которые часть своего жизненного цикла проводят в бентосе, а затем планктоне (7.9%) может свидетельствовать о значительной пелагиальной части в водоеме. В неспокойной по ветро-волновым условиям пелагиали преимущественное развитие получают водоросли наиболее устойчивые к таким динамическим условиям, в большей степени диатомеи, а также флагеллы, в число которых входят жгутиковые формы из золотистых и криптофитовых водорослей.

Индекс видового разнообразия Шеннона, показывающий степень доминантности, определяемый по численности, не превышал 2.16, по биомассе – 2.43, т.е. находится в середине диапазона, отмеченного для Телецкого озера в результате многолетних исследований его фитопланктона – 0.35–3.01 и 0.23–3.20, соответственно (Митрофанова, 2000). Это может свидетельствовать о сформированном планктонном сообществе в условиях даже зимнего минимума. Чем ниже значения индекса, тем меньшее число видов входит в число доминантов. Высокие индексы разнообразия характерны, как правило, для больших по площади озер, независимо от степени их трофии, потому что с возрастанием площади водоема увеличивается разноо-

бразии экологических ниш. Кроме того, величина индекса изменяется по сезонам. Например, самый высокий индекс разнообразия в Телецком озере был отмечен в конце лета-начале осени 1989 г. за счет полидоминантности ценоза, что характерно и для других менее трофных озер (Лаврентьева, 1986).

Значения индекса сапробности, свидетельствующего об органическом загрязнении воды озера, не превышали 1.85. По многолетним данным индекс сапробности изменялся в пределах 0.20–2.33 при средней многолетней за период вегетации величине для озера 1.57 и соответствовал изменениям от ксеносапробной зоны до bb-мезосапробной (Митрофанова, 2000). В зимний период развитие в планктоне холодолюбивых видов водорослей, в большинстве своем индикаторов чистых вод, свидетельствует о низком органическом загрязнении озера. По классификации качества воды водоемов и водотоков вода Телецкого озера относится к классам очень чистые (менее 1.00), чистые (1.00–1.50) и лишь в отдельных случаях умеренно загрязненные воды (1.51–2.50), что связано скорее не с непосредственным антропогенным загрязнением озера, а с некоторым снижением процессов самоочищения в зимний период.

5. Заключение

Исследование подледного фитопланктона в Телецком озере в разные годы при различной ледовой обстановке позволило выявить следующие особенности в его развитии, с одной стороны, при экстремальных (по температуре и освещенности), с другой – комфортных (по ветро-волновой нагрузке) условиях:

- Общее разнообразие фитопланктона снижается по сравнению с периодом открытой воды, особенно с летними месяцами в период максимального прогрева, но фитопланктон достаточно разнообразный (присутствуют водоросли из 6-8 отделов, до 25 таксонов в пробе). В пелагиали разнообразие и обилие фитопланктона ниже, чем на литоральных участках;
- Преимущественное развитие получают диатомовые водоросли и флагеллаты из криптофитовых и золотистых водорослей. Диатомово-криптофитовый планктон состоит из группы мелкоклеточных центрических диатомей *P+S+S* (*Pantocsekiella teletskoyensis*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus* и *Stephanocostis chantaicus*) и криптофитовой водоросли *Komma caudata*, которые преобладают по численности при устойчивом и продолжительном ледоставе. Преобладание диатомовых и криптофитовых водорослей характерно для крупных и глубоких озер умеренной зоны и полярных арктических и антарктических водоемов с кратковременным периодом открытой воды или постоянно находящихся под ледяным панцирем;
- При устойчивом ледоставе, но с тонким льдом и незначительным слоем снега в подледном

фитопланктоне Телецкого озера отмечено развитие цианобактерий, в основном в приповерхностных горизонтах. Выявлена высокая отрицательная корреляционная зависимость доли цианобактерий в численности фитопланктона с толщиной льда;

- На литоральных участках донные формы и обитатели перифитона в основном из диатомовых водорослей вносят существенный вклад в разнообразие и обилие зимнего подледного фитопланктона, особенно в его биомассу. Доля донного компонента в фитопланктоне озера значительна как зимой подо льдом, так и в другие периоды года в связи с особенностями морфометрического строения водоема (узкая горная долина), большого по площади и высоко расположенного над уровнем моря водосборного бассейна, значительное число постоянных и временных притоков. Ускоренный водообмен в озере и, как следствие, нестабильность водных масс обеспечивают большее вовлечение водорослей бентоса и перифитона в сообщество планктона;
- Высокие значения индекса разнообразия Шеннона-Уивера (до 2.16 по численности и до 2.43 по биомассе), находящиеся в середине диапазона, отмеченного для Телецкого озера в результате многолетних исследований его фитопланктона (0.35–3.01 и 0.23–3.20, соответственно), могут свидетельствовать о сформированности подледного сообщества водорослей.

Благодарности

Работы выполнены по госзаданию № FUFZ-2026-0005. Автор признателен сотрудникам лабораторий водной экологии и гидрологии и информатики ИВЭП СО РАН В.В. Кириллову, М.И. Ковешникову, А.В. Дьяченко и И.А. Суторихину за организацию и проведение отбора зимних проб фитопланктона на Телецком озере в разные годы, а также дайверам Алтайского государственного биосферного заповедника Р. Воробьеву и Т. Клименко.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). 1995. Тимошкин О.А., Мазепова Г.Ф., Мельник Н.Г. и др. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН.
- Барина С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М. 2019. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа, Киев: Издательство Университета Хайфы.
- Башенхаева М.В., Захарова Ю.Р. 2017. Культивируемые бактерии из подледных альго-бактериальных сообществ озера Байкал. Acta Biologica Sibirica 3(3): 76–85.

- Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А. 2004. Лёд – хранитель жизни. Наука из первых рук 1 (2): 77–82.
- Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2008. Cryptophyta водоемов и водотоков Восточной Сибири (Россия). Альгология 18(4): 408–422.
- Верхозина В.А., Куснер Ю.С., Павлова Т.В. и др. 2000. Проявление климатической изменчивости в периодичности урожайности планктона озера Байкала. Доклады Академии Наук 374(2): 252–254.
- Водоросли. Справочник. 1989. В: Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. (ред.). Киев: Наук. Думка.
- Вотинцев К.К. 1986. Формирование качества воды озера Байкал. Гидробиол. журн. 22(4): 3–9.
- ГОСТ 17.1.3.07-82. 1982. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков. М.: Изд-во стандартов.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). 1992. В: Глезер З.И., Макарова И.В., Моисеева А.И. и др. (ред.). Т. II, вып. 2. СПб.: Наука.
- Заворуев В.В., Левин Л.А., Гранин Н.Г. 1995. Распределение подледного и ледового фитопланктона озера Байкал. Доклады РАН 344(5): 705–708.
- Зиновьев А.Т., Митрофанова Е.Ю., Третьякова Е.И. и др. 2012. Комплексные исследования Телецкого озера: термический режим, гидрохимические и гидробиологические характеристики. В: Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Труды Всероссийской научной конференции (20-24 августа 2012 г., Барнаул) в 3 т., Барнаул: Пять плюс, 1, С. 42–47.
- Зуйкова Е.Н. 1998. Современное состояние зоопланктонного сообщества Телецкого озера. Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск: КГУ.
- Карнаухов Д., Заусаева Н., Ермолаева Я. и др. 2019. Особенности «вспышек» численности *Gymnodinium baicalense* и *Gymnodinium coeruleum* (Dinophyta) в оз. Байкал. Acta Biologica Sibirica 5(4): 109–113. DOI: [10.14258/abs.v5.i4.7143](https://doi.org/10.14258/abs.v5.i4.7143)
- Киселев И.А. 1954. Пиропитовые водоросли. М.: Советская наука: 212. (Определитель пресноводных водорослей СССР; вып. 6).
- Ксендзенко Л.С., Бойко Л.А., Шишкин А.В. 2025. Элементы теории корреляции: учебное пособие для вузов. Политехнический институт ДВФУ. Владивосток: Дальневост. Федерал. Ун-т. 1 CD. Текст: электронный.
- Лаврентьева Г.М. 1986. Фитопланктон малых удобряемых озер. М.: Агропромиздат.
- Лепнева С.Г. 1937. Термика, прозрачность, цвет и химизм воды Телецкого озера. Исследование озер СССР 9: 3–105.
- Лепнева С.Г. 1950. Жизнь в озерах. Жизнь пресных вод СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР 3, С. 257–552.
- Матвиенко А.М. 1954. Золотистые водоросли. М.: Советская наука: 187. – (Определитель пресноводных водорослей СССР; вып. 3).
- Меншуткин В.В., Кожова О.М., Ащепкова Л.Я. 1978. Функциональная модель экосистемы оз. Байкал. Гидробиологический журнал XIV(3): 3–10.
- Митрофанова Е.Ю. 2000. Фитопланктон Телецкого озера (Горный Алтай, Россия): Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ.
- Митрофанова Е.Ю. 2003. Предварительные сведения о взаимоотношении фито- и зоопланктона в Телецком озере (Горный Алтай, Россия). В: Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Мат. междунар. конф. Борок: Изд-во ИБВВ РАН, С. 90–91.
- Митрофанова Е.Ю., Кириллов В.В., Котовщиков А.В. 2006. Подледный фитопланктон глубокого олиготрофного озера. Ползуновский вестник 2–1: 327–333.
- Митрофанова Е.Ю., Ковешников М.И., Крылова Е.Н. 2024. Состав и обилие фитопланктона и зообентоса Северо-западного мелководья Телецкого озера в период ледостава. Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. 6. Горно-Алтайск: ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», С. 158–167.
- Митрофанова Е.Ю., Ковешников М.И., Крылова Е.Н. 2025. Гидробиоценозы подо льдом крупного залива Телецкого озера (Алтай, Россия). Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. 7. Горно-Алтайск: ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», С. 113–123.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорошенко Л.Ф. и др. 2000. О находке криофильного сообщества в озере Байкал. Доклады Академии Наук 371(6): 815–817.
- Поповская Г.И. 1978. Фитопланктон. В: Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, С. 158–169.
- Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. 2002. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас - определитель. Новосибирск: Наука.
- Селегей В.В., Селегей Т.С. 1978. Телецкое озеро. Л.: Гидрометеиздат.
- Сухопарова Е.Ю. 1995. Сравнительная характеристика зимнего фитопланктона Волховской губы и бухты Петрокоспесь Ладожского озера. Сборник научных трудов ГОСНИИОРХа 314: 135–145.
- Трифанова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука.
- Унифицированные методы исследования качества вод: Часть 3. 1977. Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов. Москва.
- Унифицированные методы исследования качества вод: Часть 3. 1983. Методы биологического анализа вод. Москва.
- Шкундина Ф.Б. 1983. Сезонная динамика фитопланктона в некоторых озерах мира. Гидробиологический журнал XIX(6): 3–8.
- Яснитский В.Н., Скабичевский А.П. 1957. Фитопланктон Байкала. Труды Байкальской лимнологической станции XV: 212–261.
- Bashenkhaeva M.V., Zakharova Y.R., Galachyants Y.P. et al. 2025. High abundance and diversity of flagellates under ice cover in Lake Baikal revealed by microscopy and metabarcoding. Journal of Great Lakes Research 51(3): 102545. DOI: [10.1016/j.jglr.2025.102545](https://doi.org/10.1016/j.jglr.2025.102545)
- Bayliss P., Ellis-Evans J.C., Laybourn-Parry J. 1997. Temporal patterns of primary production in a large ultra-oligotrophic Antarctic freshwater lake. Polar Biology 18: 363–370.
- Bonilla S., Villeneuve V., Vincent W.F. 2005. Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: pigment structure and constricting responses to nutrient enrichment. Journal of Phycology 41: 1120–1130.
- Bulter H.G., Edworthy M.G., Ellis-Evans J.C. 2000. Temporal plankton dynamics in an oligotrophic maritime Antarctic Lake. Freshwater Biology 43: 215–230.
- Danilov R.A., Ekelund N.G.A. 2001. Phytoplankton communities at different depths in two eutrophic and two oligotrophic temperate lakes at higher latitude during the period of ice cover. Acta Protozoologica 40: 197–201.
- Graham J.M., Kent A.D., Lauster G.H. et al. 2004. Seasonal dynamics of phytoplankton and planktonic protozoan communities in a Northern temperate humic lake: diversity in a dinoflagellate dominated system. Microbial Ecology 48: 528–540.
- Guiry M.D. 2024. How many species of algae are there? A reprise. Four kingdoms, 14 phyla, 63 classes and still growing. Journal of Phycology 60: 214–228.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2026. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland,

Galway. URL: <https://www.algaebase.org> (дата обращения: 30 июня 2026).

Judd K.E., Adams H.E., Bosch N.S. et al. 2005. A case history: effects of mixing regime on nutrient dynamics and community structure in Third Sister Lake, Michigan during late winter and early spring 2003. *Lake and Reservoir Management* 21(3): 316–329.

Hampton S.E., Galloway A.W.E., Powers S.M. et al. 2017. Ecology under lake ice. *Ecology Letters* 20: 98–111.

Katz S.L., Izmet'seva L.R., Hampton S.E. et al. 2015. The "Melosira years" of Lake Baikal: winter environmental conditions at ice onset predict under-ice algal blooms in spring. *Limnology and Oceanography* 60: 1950–1964.

Kelley D. 1997. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension. *Journal of Plankton Research* 19: 1859–1880.

Kirillin G., Leppäranta M., Terzhevik A. et al. 2012. Physics of seasonally ice-covered lakes: a review. *Aquatic Sciences* 74: 659–682.

Laybourn-Parry J., Marchant H.J., Brown P. 1991. The plankton of a large oligotrophic freshwater Antarctic Lake. *Journal of Plankton Research* 13(6): 1137–1149.

Laybourn-Parry J., Bayliss P. 1996. Seasonal dynamics of the plankton community in Lake Druzhby, Princess Elizabeth Land, Eastern Antarctica. *Freshwater Biology* 35: 57–67.

Laybourn-Parry J., Quayle W.C., Henshaw T. et al. 2001. Life on the edge: the plankton and chemistry of Beaver Lake, ultra-oligotrophic epishelf lake, Antarctica. *Freshwater Biology* 46: 1205–1217.

Lizotte M.P., Priscu J.C. 1992. Photosynthesis-irradiance relationships in phytoplankton from the physically stable water column of a perennially ice-covered lake (Lake Bonney, Antarctica). *Journal of Phycology* 28: 179–185.

McKnight D.M., Howes B.L., Taylor C.D. et al. 2000. Phytoplankton dynamics in a stably stratified Antarctic Lake during winter darkness. *Journal of Phycology* 36: 852–861.

Mitrofanova E.Yu., Sutchenkova O.S., Lovtskaya O.V. 2016. Lake Teletskoye (Altai, Russia): reconstruction of the environment and prediction for its changes according to the composition and quantity of diatoms in the bottom sediment. *Russian Geology and Geophysics* 57: 1243–1255.

Munawar M., Munawar I. 1978. Phytoplankton Lake Superior 1973. *Journal of Great Lakes Research* 4: 415–442.

Obertegger U., Flaim G., Corradini S. et al. 2022. Multi-annual comparisons of summer and under-ice phytoplankton communities of a mountain lake. *Hydrobiologia*

849: 4613–4635. DOI: [10.1007/s10750-022-04952-3](https://doi.org/10.1007/s10750-022-04952-3)

Popovskaya G., Bondarenko N., Usol'tseva M. 2008. Spring diatom plankton of Lake Baikal. In: Central European Diatom Meeting (CEDIATOM2) Trentino Nature & Science Museum, Trento, Italy, 12–15 June 2008. Abstract Book (M. Cantonati, A. Scalfi & E. Bertuzzi Eds.), pp. 50.

Roberts E.C., Laybourn-Parry J. 1999. Mixotrophic cryptophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica. *Freshwater Biology* 43: 737–746.

Roberts E.C., Priscu J.C., Laybourn-Parry J. 2004. Microplankton dynamics in a perennially ice-covered Antarctic lake-Lake Hoare. *Freshwater Biology* 49: 853–869.

Salmaso N., Decet F., Cordella P. 1999. Understanding deep oligotrophic subalpine lakes for efficient management. *Hydrobiologia*. 395/396: 253–263.

Seaburg K.G., Kaspar M., Parker B.C. 1983. Photosynthetic quantum efficiencies of phytoplankton from perennially ice covered antarctic lakes. *Journal of Phycology* 19: 446–452.

Selegei V., Dehandschutter B., Klerks J. et al. 2001. Physical and geological environment of Lake Teletskoye. *Annales - Sciences Geologiques* 105.

Singer J.A. 2026. Does Lake Superior Freeze? How Ice Forms on the Great Lakes. URL: <https://daytripper28.com/does-lake-superior-freeze> (дата обращения: 20.07.2026)

Sommer U. 1986. The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. *Hydrobiologia* 138: 1–7.

Tranvik L.J., Downing J.A., Cotner J.B. et al. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography* 54(6, part 2): 2298–2314.

Vasseur D.A., Gaedke U., McCann K.S. 2005. A seasonal alternation of coherent and compensatory dynamics occurs in phytoplankton. *Oikos* 110: 507–514.

Watson S.B., Satchwill T., Dixon E. et al. 2001. Under-ice and source-water odour in a nutrient-poor reservoir: biological, ecological and applied perspectives. *Freshwater Biology* 46: 1553–1567.

Wright R.T. 1964. Dynamics of a phytoplankton community in ice-covered lake. *Limnology and Oceanography*. IX (2): 163–178.

Wüest A., Pasche N., Ibelings B.W. et al. 2019. Life under ice in Lake Onego (Russia) - an interdisciplinary winter limnology study. *Inland Water Biology* 9(2): 25–129. DOI: [10.1080/20442041.2019.1634450](https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1634450)