

Phytoplankton development in a floodplain water body during winter and ice-free periods under different winter phenology conditions (Lake Lunscoe, Middle Volga basin, Russia)

Vodeneeva E.L.^{1*}, Sharagina E.M.¹, Zhurova D.A.^{1,2}, Startseva N.A.¹, Kulizin P.V.¹

¹ National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (UNN), pr. Gagarin, 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia

² Water Problems Institute of the Russian Academy of Sciences, Gubkina str., 3, Moscow, 119333, Russia

ABSTRACT. Climate change is transforming the winter regime of water bodies—reduced ice cover and increased thaws and winter floods require a reassessment of the role of the under-ice period in phytoplankton life. Floodplain water bodies remain especially poorly studied, as their response to winter phenological anomalies can be unpredictable. This study analyzes the seasonal dynamics of phytoplankton in the small eutrophic oxbow Lake Lunscoye (Middle Volga basin) in years with different winter phenology (2023 and 2025–2026). The lake experiences significant anthropogenic pressure and regular outbreaks of cyanobacterial blooms. Winter is demonstrated to be an active period for phytoplankton development. During the cold, snowy winter of 2023, an under-ice bloom (biomass up to 11.8 g/m³) of the non-heterocyst cyanobacteria, *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (up to 86% of total values) and *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert (up to 55%), was recorded, remaining dominant throughout the summer. These algal blooms occurred both in the under-ice water and within the ice (especially in the crystalline part), exceeding the growth rates in the under-ice layer by up to twice. During the abnormally warm “Atlantic” winter of 2025, mixotrophic cryptomonads (*Cryptomonas* spp. and *Komma caudata* (Geitler) D.R.A. Hill) dominated, creating a winter flood biomass peak of up to 21 g/m³, comparable to summer data. In the winter of 2026, which was similar in phenology to 2023, under-ice phytoplankton was diatom-dominated. Algal development was weak in the ice but more active in the upper snow fraction, which periodically melted during thaws. A seasonal succession was revealed in the ice structure: from a heterogeneous “predecessor” community to monodominance of green algae in white ice, a cryptophyte complex in crystal ice, or complete dominance of diatoms. The obtained results refute the simplified idea that any warming stimulates cyanobacteria and demonstrate that the “atlantization” of winter can lead to the replacement of cyanobacteria by cryptophytes.

Keywords: phytoplankton, ice algae, under-ice communities, cyanobacteria, cryptophytes, winter phenology, Middle Volga basin

For citation: Vodeneeva E.L., Sharagina E.M., Zhurova D.A., Startseva N.A., Kulizin P.V. Phytoplankton development in a floodplain water body during winter and ice-free periods under different winter phenology conditions (Lake Lunscoe, Middle Volga basin, Russia) // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 632-658. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-632

1. Introduction

Climate fluctuations are among the most important factors driving changes in various ecosystems, as well as in the structural organization of their inhabiting communities (Bogatov and Fedorovskiy, 2016; Golubkov, 2021). Most climate models predict a significant increase in temperature, especially in middle and high latitudes. According to projections, by the

end of the 21st century, sea surface temperature may rise by 1.1–6.4 °C, and that of large freshwater bodies—by up to 10 °C (Thompson et al., 2005; Huertas et al., 2011). These events will inevitably entail transformations in hydrological regimes, water mass stratification, and biogeochemical cycles, ultimately leading to shifts in food web structure and ecosystem productivity (Salmaso and Cerasino, 2012).

*Corresponding author. E-mail address: vodeneeva@mail.ru (E.L. Vodeneeva)

Received: July 03, 2026;

Accepted after revised: August 24, 2026;

Available online: August 28, 2026

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



Climate change often triggers the development of anomalous weather events. Sharma et al., (2020) indicated that lakes in Northern Europe show a trend towards a shorter icecover period and later ice formation dates. The number of abnormally warm winters is increasing, which is associated with the processes of “Atlantification”—enhanced transport of moist and warm air masses from the Atlantic (Salmaso and Cerasino, 2012). Rising winter temperatures and abundant rainfall are reflected in the winterspring dynamics of surface runoff. Increased surface runoff leads to a greater input of nutrients into water bodies and the risk of their further eutrophication (Golubkov, 2021).

Phytoplankton, as a key component of aquatic food webs and a contributor to about half of global primary production, can serve as an indicator and “harbinger” of climate change (Huertas et al., 2011). The study of phytoplankton’s ability to adapt to projected warming has become a pressing issue. However, given the polyphyletic complexity of the phytoplankton community, different responses and development scenarios in reaction to climatic anomalies are expected.

Cyanobacterial blooms and earlier timing of their peak development are among the most anticipated consequences of rising temperatures and shortening ice-cover periods in lakes (Snitko, 2006; Babanazarova et al., 2011; Downing et al., 2001; Ho and Michalak, 2017; Macário et al., 2017). The high ecological plasticity of cyanobacteria, characterized by their morphological features (such as gas vacuoles and mucous colony formation), and physiological traits (including the use of a broad light spectrum for photosynthesis, low susceptibility to grazing pressure, toxin production, etc.) (Codd et al., 2005; Carey et al., 2012) give these phototrophic prokaryotes a competitive advantage during warm periods compared to other phytoplankton counterparts (Lenard et al., 2019). In colder months in temperate lakes, the role of cyanobacteria may decline, while that of diatoms, dinoflagellates, and cryptomonads increases (Nöges et al., 2010). However, recent studies convincingly demonstrate that this view is oversimplified. For instance, the review article “Blooms also like it cold” (Reinl et al., 2023) summarizes data on more than thirty cases of cyanobacterial blooms at water temperatures below 15°C. The authors distinguish three types of such blooms: those initiated and sustained in cold water; metalimnetic blooms (brought to the surface from deeper layers); and “relic” blooms—those that started in warm weather and persisted into cold conditions.

Recently, the role of the winter in shaping lake phytoplankton communities for the entire subsequent year has been widely discussed. Summer and winter environmental conditions differ markedly, especially in terms of temperature and light, and these differences are partly reflected in algal parameters (Obertegger et al., 2022). When comparing summer with the under-ice period, total phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* (chl-*a*) as a proxy for phytoplankton biomass are typically lower in winter than in summer, although exceptions exist (Dokulil, 2014; Hampton et al., 2017). Furthermore, winter usually favors small algae

(<100 µm³) due to less mixing compared to summer (Dokulil, 2014). However, a largescale analysis of data from over 100 lakes revealed no common trends in phytoplankton community composition from summer to winter, except for a tendency towards more cyanobacteria and fewer chlorophytes in summer than in winter (Hampton et al., 2017). An analysis of winter climatic fluctuations (Lenard et al., 2019) revealed that cold or mild winters affect both abiotic and biotic parameters of phytoplankton in the studied lakes during the growing season. Concentrations of dissolved and total nitrogen, chlorophyll-*a* concentration, total phytoplankton biomass, and biomasses of cyanobacteria and cryptophytes were significantly higher in growing seasons following mild winters, whereas dissolved and total phosphorus concentrations, and phytoplankton diversity could be significantly lower in those years. Longterm observations in a shallow Austrian lake (Dokulil and Herzig, 2009) indicated that mean winter phytoplankton biomass increased by an order of magnitude over recent decades, and community composition shifted substantially towards Cyanobacteria. At the same time, winter plankton development critically depends on the duration of ice cover, which in turn is linked to climatic signals (such as the North Atlantic Oscillation), and on the biomass accumulated in the preceding autumn. Thus, climate warming combined with frequent mild winters may promote massive phytoplankton development, which could indirectly affect the biodiversity of algal communities in temperate lakes.

The formation of ice cover is one of the key factors regulating phytoplankton development in winter. Light penetration, an essential factor for phototrophs, can vary depending on ice quality and quantity, as described in the lake ice continuum concept (Cavaliere et al., 2021). Reinl et al. (2023) reported that increased winter algal biomass was largely associated with either milder winters, shorter icecover duration, or better light conditions under transparent ice. On the other hand, ice is a specific habitat for living organisms—almost devoid of nutrients, with temperatures below zero and limited mobility for organisms. The biota of freshwater ice remains poorly studied. Freshwater ice exists for a much shorter time than sea ice; it is a monolithic formation with a poorly developed channel system (Salonen et al., 2009). Therefore, there are only algae frozen into the ice (anabiocenosis), and they resume active life only after ice melting (Afonina et al., 2017). The composition of the phytoplankton from which the ice was formed primarily determines the composition of ice algae (Bazhenova and Korzhova, 2014). However, not all species can withstand the stressful conditions of prolonged ice residence, so the cryophyton may acquire specific features (Slastina et al., 2011; Tashlykova, 2012; Bazhenova and Korzhova, 2014). In this regard, during monitoring activities, alongside phytoplankton studies, the ice community should also be investigated, as the processes occurring there may be no less significant for the lake’s functioning.

In recent years, the Middle Volga basin has been characterized by high interannual variability of winter conditions (Kitaev, 2014), so assessing the effect of win-

ter type (with pronounced “atlantification” vs. classical winter) on the seasonal development of phytoplankton in lakes that experience regular cyanobacterial blooms remains a highly relevant task. The aim of our study was to evaluate the seasonal and interannual dynamics of phytoplankton and ice algae in the floodplain eutrophic Lake Lunscoe (an oxbow of the Volga River), situated in an urbanized watershed, during years with different winter types—one with pronounced “atlantification” (anomalously warm with a winter flood in 2024–2025) and one with a traditional winter regime (2022–2023 and 2025–2026). Understanding the revealed patterns is necessary for forecasting the risks of water “blooms”, water resource quality, and ecosystem sustainability under conditions of climatic instability.

2. Materials and methods

The floodplain Lake Lunscoe is a cutoff meander (oxbow) of the Volga River, situated within the boundaries of the large metropolis of Nizhny Novgorod (56°23'23.93"N, 43°47'56.60"E). According to its morphometric characteristics, Lake Lunscoe belongs to the category of small to very small water bodies. The lake area is 0.37 km²; length—1188 m; maximum width—438 m; mean depth—2.8 m; and maximum depth—7.0 m. Bottom sediments are sandysilty. Several streams flow into the lake, and a channel enclosed in a steel pipe exits from its eastern end (Startseva et al., 2026). The lake water belongs to the bicarbonate class, CaNa + K group of type I; it is oligoalkaline by pH, of predominantly moderate mineralization, and rich in nutrients (Gelashvili et al., 2005). The physicochemical parameters of water and the level of phytoplankton quantitative development characterize the water body as highly eutrophic (Startseva and Okhapkin, 2003; Startseva et al., 2026). City residents actively use the lake for recreational purposes. For many years, cyanobacterial “blooms” have been recorded in the lake during summer.

The studies were conducted in 2023 and 2025–2026. Integrated phytoplankton samples were collected from the pelagic part of the lake (stations 1–3) (Fig. 1) using a 1L Ruttner bottle sampler. In 2023, sampling was carried out once a month from June to September, and once in March from underice water and from ice. In 2025–2026, regular monthly surveys were conducted from January 2025 to March 2026. Ice core samples for subsequent cryophyton analysis were taken with a ring ice auger of 150 mm diameter. The ice cores were preliminarily sawn into fractions—snow (white) and transparent (crystal) ice. They were then thawed at room temperature in tightly closed containers. The volume of melted water was 0.5–0.8 L.

Algal material was preserved using a 40% iodine-formalin fixative (plankton 0.5 L samples were fixed in the field; ice samples—in the laboratory). Simultaneously with sampling, temperature (T), electrical conductivity (EC), pH, as well as ice and snow cover thickness, were measured; during the icefree period, water transparency (by Secchi disk) was measured. Water samples for hydrochemical analysis were also collected (except for the period from June to September 2025).

Phytoplankton samples were concentrated by direct filtration through membrane filters of the “Vladipor” brand with a pore diameter of 1.5–3.0 µm. Microscopic examination of the samples was carried out using MeijiTechno 4200L (Japan) and Olympus (CX31) light microscopes. The following biotic parameters were analyzed: number of species per sample, total abundance (N_{total} , million cells/L) and biomass (B_{total} , g/m³), contribution of the main algal taxa to abundance (N , %) and biomass (B , %), and the composition of dominant species. A detailed description of the sample preparation procedure for microscopy and counting of algal abundance and biomass is given in our previous works (Vodeneeva et al., 2020; Okhapkin et al., 2022; Sharagina et al., 2024), and the most comprehensive list of identification guides used for species determination is provided in Vodeneeva and Kulizin (2019). Taxon names are given in accordance with current nomenclatural changes presented on the AlgaeBase website (Guiry and Guiry, 2026). Phytoplankton species with a biomass ≥ 10% of the total were considered dominant.

In the laboratory, a hydrochemical analysis of the water was conducted. The following parameters were determined: total (TP), mineral (TIP), and organic (TOP) phosphorus; concentrations of nitrites (NO_2^-), nitrates (NO_3^-), silicon (Si), and major ions (bicarbonates (HCO_3^-), sulfates (SO_4^{2-}), calcium (Ca^{2+}), magnesium (Mg^{2+})); as well as hardness, turbidity, and color indices. A detailed description of the procedure for determining the hydrochemical parameters has been provided previously (Vodeneeva et al., 2024). The East Atlantic (EA) oscillation index was used as a characteristic of weather. EA index data for the study period were obtained from the website <http://seakc.meteoinfo.ru>.

To assess the relationships, Spearman's rank correlation coefficient (ρ) was used because of the abnormal distribution of the data (normality was tested using the Shapiro–Wilk test). Correlations with $p < 0.05$ were considered statistically significant. To assess interannual differences in phytoplankton biomass, the non-parametric Kruskal–Wallis test was used. Calculations and graphing were performed using Excel and Python.

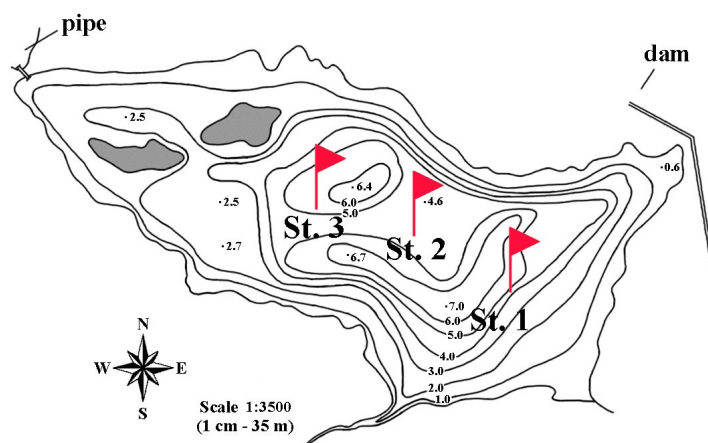


Fig.1. Schematic map of Lake Lunscoe showing phytoplankton sampling stations.

3. Results and discussion

3.1. Climatic and abiotic conditions during the study period

The studies were conducted during years that differed in winter phenology. The main climatic parameters of the winter period in the years of the study are presented in Table 1.

The winter of 2022–2023 was characterized by moderately cold temperatures (February average of -6.4°C against the norm of -8.0°C ; deviation $+1.6^{\circ}\text{C}$), but abundant precipitation (December–148% of normal; March–155% of normal), which led to the formation of a thick snow cover (30 cm) at the end of winter and thick ice (70 cm). The EA atmospheric circulation index showed sharp fluctuations: from strongly negative values in December (-0.99) to positive ones in February (1.02), which is typical for unstable circulation with intrusions of Arctic air.

In contrast, the winter of 2024–2025 was characterized by milder conditions: ice thickness was half as much (in March 2025–31–40 cm vs. 70 cm in 2023), and snow cover was thin (10 cm). The EA index remained consistently positive throughout the season (0.29 – 0.77), which is characteristic of the “Atlantic” type of winters with an influx of warm and moist air, frequent thaws, and rain (Salmaso and Cerasino, 2012; Golubkov, 2021). In the European part of Russia, the winter of 2025 was marked by weather anomalies such as high temperatures, rainfall, and early ice melt (ice breakup in river ecosystems began in late January, and on lakes—in mid-March).

The winter of 2025–2026 can be described as the most severe: the average February temperature (-10.1°C) was 2.1°C below normal, while January and February were characterized by extreme precipitation (251% and 229% of normal, respectively). Ice thickness reached 33–54 cm, with the proportion of crystal ice being minimal (6–17 cm), indicating a significant snow cover that formed a considerable white ice fraction (up to 30 cm) (Table 1). The EA index fluctuated from positive values in December (0.65) to near-zero values in February (0.12), reflecting a less pronounced Atlantic influence. The main changes in the hydrochemical and

hydrophysical parameters of Lake Lunscoe water are presented in Table 2.

According to the results of hydrochemical analysis, the ionic composition of the lake waters showed relative constancy both spatially (throughout the entire water area) and interannually, including data from earlier studies (Startseva, 2002). Following the classification of natural waters by O.A. Alekin (1946), the lake belongs predominantly to the class of bicarbonate waters of the calcium group, type III. However, in autumn, a shift towards type II may occur, mainly due to an increase in sulphate concentrations. Moreover, in January 2026, an increase in Mg^{2+} ions (by a factor of 1.5–3 compared to December 2025 values) and their predominance in the ionic composition of the lake water were recorded, without a significant change in total water hardness.

Lake Lunscoe was characterized by weakly expressed summer thermal stratification. Its waters warmed uniformly throughout the entire ice-free period. During the ice-cover period, the highest temperatures were recorded in the bottom layers (2 – 4°C), while the underice layer was 0 – 1°C . No oxygen limitation was observed in the lake; oxygen saturation normally exceeded 100%, which was recorded both in the surface and bottom layers.

The water color of Lake Lunscoe varied within the range of 3 – 55°Pt-Co , and for most of the year the value did not exceed 15 – 20°Pt-Co , which allows the water body to be characterized, on the whole, as oligohumic (Kitaev, 1984). More intense water coloration was observed in certain months: for example, the maximum color was recorded in January 2025 (52 – 55°Pt-Co), while in July and September it reached 30 – 35°Pt-Co .

Total phosphorus concentration in Lake Lunscoe did not exceed 70 – $80\text{ }\mu\text{g/L}$. During the growing season, phosphorus predominated in organic form (65–90%) due to active consumption of mineral compounds and the die-off of aquatic organisms. Towards winter, the proportion of mineral phosphorus increased: in December, it accounted for $\sim 60\%$, and in February 2026, it reached 90% (Fig. 2).

Table 1. Main climatic parameters of winter during the study period (I–III, XII–months)

Parameters	2022–2023 winter	2024–2025 winter	2025–2026 winter
Temperature, $^{\circ}\text{C}$ min/max	-29.8 (I) / $+10.2$ (III)	-16.5 (I) / $+17.0$ (III)	-25.4 (II) / $+16.5$ (III)
Temperature deviation from normal min/max	-0.5 (I) / $+3.0$ (III)	-2.2 (II) / $+5.0$ (III)	-2.1 (II) / $+4.3$ (III)
Precipitation max, mm	87 (XII)	60 (I)	125 (I)
% of the precipitation norm (maximum excess)	155 (III)	120 (I)	251 (I)
Ice thickness*, cm (white/crystal)	20 / 50	13 / 20	29 / 12
Snow thickness*, cm	30	5	Absence of snow
Atmospheric Circulation Index EA** (December/January/February)	-0.99 (XII) / -0.54 (I) / 1.02 (II)	0.73 (XII) / 0.29 (I) / 0.77 (II)	0.65 (XII) / -0.04 (I) / 0.12 (II)

Note:

* Data are given only for March.

** According to the data from <http://seakc.meteoinfo.ru/>.

Table 2. Hydrochemical and hydrophysical parameters of Lake Lunscoe water during the study period (above the line – the range of average (3 stations) data for the winter period; below the line – during the openwater period)

Parameters	2023	2025	2026*
T, °C	0.8–1.6	0–0.8	0–1.4
(min–max)	16.8–22.1	2.9–24.3	
pH	7.9–8.1	7.3–7.7	7.6–7.8
(min–max)	8.2–9.1	7.–8–8.5	
O ₂ , %	no data	72.8–148	51.1–128.6
(min–max)	78.6–140	37.5–141	
EC, µSm/cm	252–264	280–505	451–470
(min–max)	262–415	216–478	
TP, µg/L	59	33–64	28–67
(min–max)	no data	42–68	
NO ₃ [–] , mg/L	2.1	1.9–5.8	3.9–5.7
(min–max)	no data	0.8–2.8	
Si, mg/L	3.5	1.1–3.1	1.6–2.0
(min–max)	no data	0.6–1.2	
SO ₄ ^{2–} , mg/L	48.3	27.1–67.8	62.9–94.3
(min–max)	no data	25.4–57.7	
HCO ₃ [–] , mEq/L	1.5	1.5–1.9	1.6–2.2
(min–max)	no data	1.1–1.7	
Ca ²⁺ , mg/L	37.4	22.6–89.7	6.0–27.1
(min–max)	no data	3.0–64.3	
Mg ²⁺ , mg/L	17.2	3.6–31.7	11.4–23.8
(min–max)	no data	0.9–26.5	
Water hardness, mEq/L	3.3	1.9–6.0	2.1–2.6
(min–max)	no data	0.2–4.2	
Turbidity, FTU	6.6	6.6–7.9	5.3–7.6
(min–max)	no data	6.3–7.6	
Water chromaticity, °Pt-Co	4	3–55	1–10
(min–max)	no data	6–33	

Note: * For 2026, data are given for the period of December 2025 – March 2026

The nitrate concentrations in the upper layers of the water mass varied from trace amounts of 0.4–0.7 mg/L, mainly in the second half of summer, to 5–7 mg/L in winter (Fig. 3). Significant nitrite concentrations (> 300 µg/L) were not detected during the study period.

The concentration of silicon compounds in the surface horizon during the entire 2025–2026 study period ranged from 0.5 mg/L to 2.7 mg/L. The minimum concentration of the element in the water was recorded in April–May and August, which was due to active phytoplankton development, while concentration peaks were mainly confined to the winter months.

3.2. Phytoplankton development during the winter and icefree periods

The number of species and intraspecific taxa in the phytoplankton communities of Lake Lunscoe varied from 6 to 56 in winter and from 25 to 105 in the icefree period. The dynamics of phytoplankton development were characterized by marked interannual variability (Fig. 4).

In 2023, phytoplankton development indices in

Lake Lunscoe ranged from mesotrophic (2–5 g/m³) to eutrophichypertrophic (10–31 g/m³) values. During the winterspring period of 2023 (March), despite a thick snow cover and considerable ice thickness, under-ice “blooming” of cyanobacteria was recorded (Fig. 4). The abundance of underice phytoplankton across the lake area varied from 70 to 294 million cells/L, with biomass ranging from 1.62 to 11.81 g/m³.

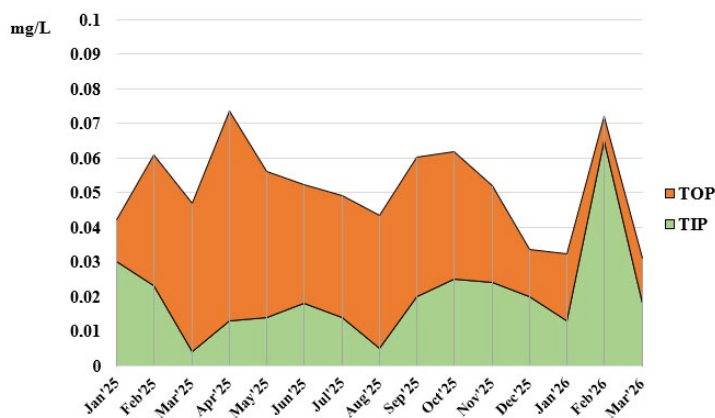


Fig.2. Concentrations of inorganic (TIP) and organic (TOP) phosphorus forms in the surface waters of Lake Lunscoe, January 2025–February 2026.

Cyanobacterial blooms can be successfully initiated and maintained at temperatures below 15 °C, including under the ice, as demonstrated by numerous studies (Toporowska et al., 2010; Babanazarova et al., 2013; Wejnerowski et al., 2018). Changes in factors such as light, thermal structure, and nutrient availability determine the impact of climate change on coldwater cyanobacterial blooms. For example, precipitation on snowcovered ice was found to cause the formation of white ice, which reduces light penetration through the ice and may promote the development of cyanobacterial species adapted to low light quantity and quality (Reuter and Müller, 1993).

In 2023, nonheterocystous cyanobacteria predominated in the underice horizon—*Planktothrix agardhii* (47–86% of total values) and *Limnothrix redekei* (13–55%) (Fig. 5). According to the functional classification, this species complex belongs to codon S1 (Padisák et al., 2009), which prefers turbid, nutrient-rich eutrophic water bodies (like Lake Lunscoe).

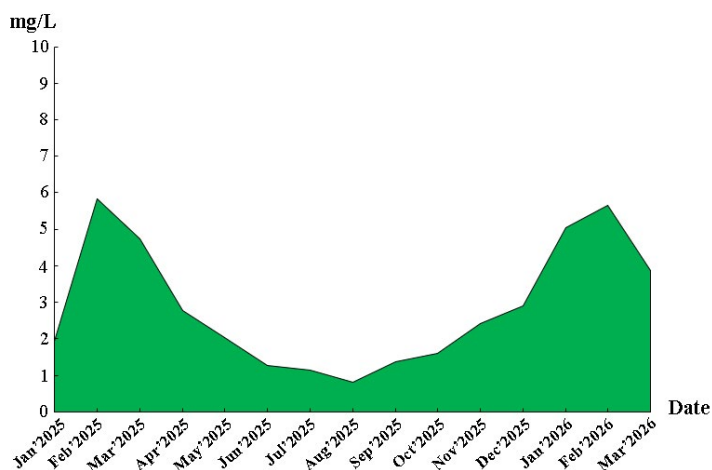


Fig.3. Nitrate (NO_3^-) concentrations in the surface waters of Lake Lunscoe (January 2025–March 2026).

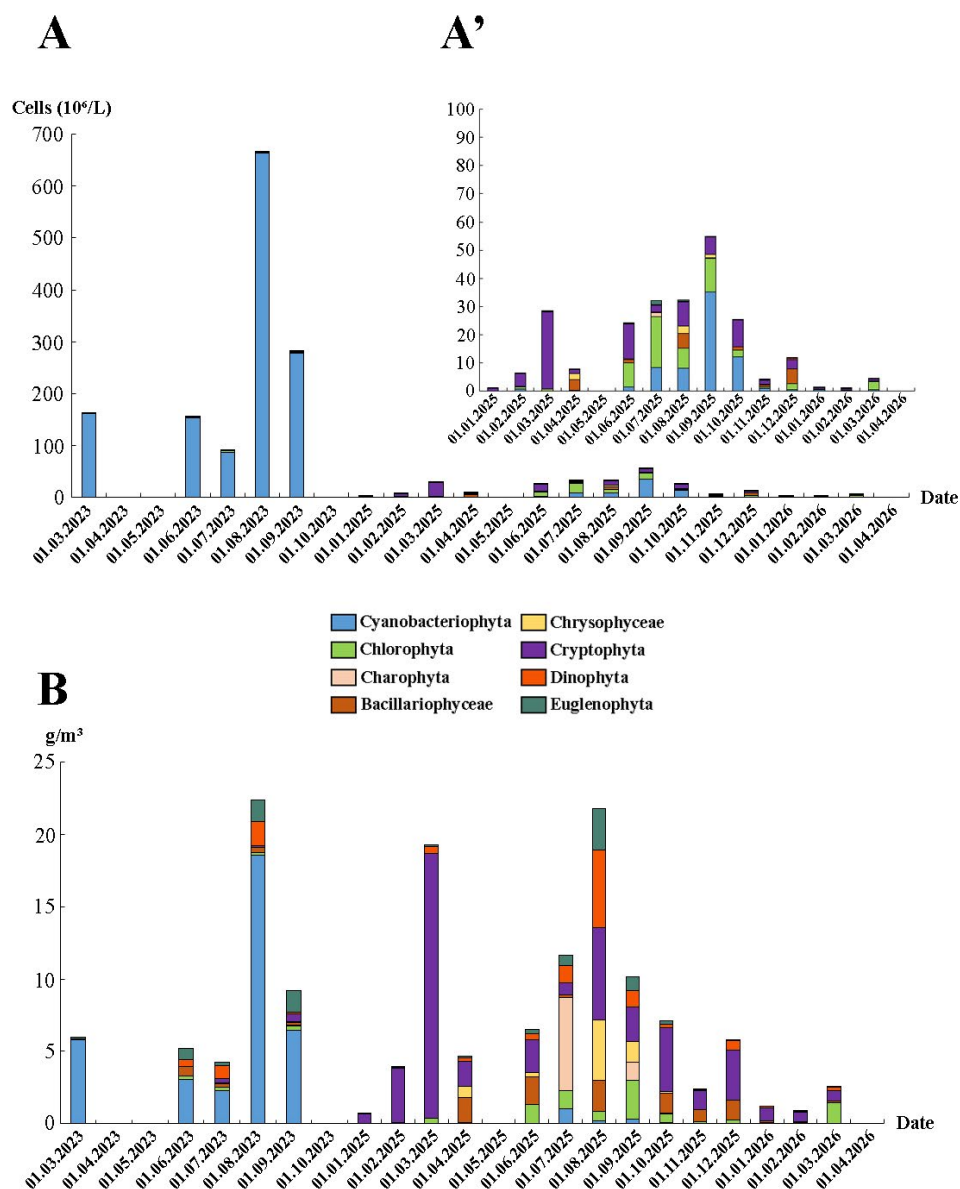


Fig.4. Seasonal dynamics of phytoplankton abundance (A, A'—detailed view for the period of January 2025–February 2026) and biomass (B) in Lake Lunscoe during the study period.

P. agardhii and *L. redekei* are regarded as common bloomforming algae in shallow lakes and reservoirs, including at low temperatures (Rücker et al., 1997; Pelechata et al., 2006; Wejnerowski et al., 2018). Several studies demonstrated the physiological adaptation of *P. agardhii* and *L. redekei* to low light and temperature (Rücker et al., 1997; Bonilla et al., 2012). For instance, the ability of *P. agardhii* to grow under extremely low light (down to $10 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) was demonstrated experimentally (Weenink et al., 2015). Furthermore, various morphological features of *P. agardhii* (increased filament length and width, mucous development in winter, and presence of gas vacuoles) confer resistance of this species to grazing pressure compared to several other cyanobacteria (Wejnerowski et al., 2018). These adaptations not only ensure the survival of these species in winter but also facilitate their mass development in the absence of competition from other organisms. Despite similar adaptations to winter conditions in both representatives, *L. redekei* shows reduced development under conditions of significant mixing and nitrogen limitation, unlike *P. agardhii* (Rücker et al., 1997). In the under-ice water, the dominance of *P. agardhii* and *L. redekei* occurred in nearly equal proportions, which may indicate the formation of conditions favorable for both species in the lake (absence of pronounced stratification on the one hand, and absence of nitrogen limitation on the other).

During the icefree period of 2023 (June to September), the structure of the phytoplankton community of Lake Lunscoe at the level of major taxa changed little, with cyanobacteria still dominating in the lake plankton (95–98% of total abundance; 40–83% of biomass). The highest biomass values (over 20 g/m^3) were recorded in August–September (Fig. 4). In early summer (June), representatives of the underice plankton (*L. redekei* and *P. agardhii*) remained dominant, along with the diazotrophic cyanobacterium, *Raphidiopsis raciborskii* (Woloszynska) Aguilera & al., which is considered an invasive species (Korneva, 2014). However, its role in the community was minor, with an average biomass of $0.41 \pm 0.27 \text{ g/m}^3$ over the study period (Startseva et al., 2026). In August and September, the sole dominant became another representative of codon S1, *Limnothrix planctonica* (Wołoszyńska) Meffert, which accounted for 12.8 to 95.0% of total abundance and 53.3 to 82.7% of total phytoplankton biomass, with dominance frequencies of 58–65%, respectively. Permanent components of the summer plankton, playing a subdominant role, were also phytoflagellates from dinophytes and euglenoids.

Analysis of the longterm phytoplankton succession in Lake Lunscoe (over a 30year period) (Startseva, 2002; Startseva and Okhapkin, 2003; Startseva et al., 2026) confirmed the high trophic status of the water body based on phytoplankton development indicators but demonstrated a shift in dominant complexes from the prevalence of codon H1 (*Aphanizomenon* + *Anabaena*) to codon S1 (*Planktothrix* + *Limnothrix*), which allows Lake Lunscoe to be classified as a “Planktothrixtype” lake.

Using the example of eutrophic lakes in Poland, Lenard et al. (2019) indicated that mild winters con-

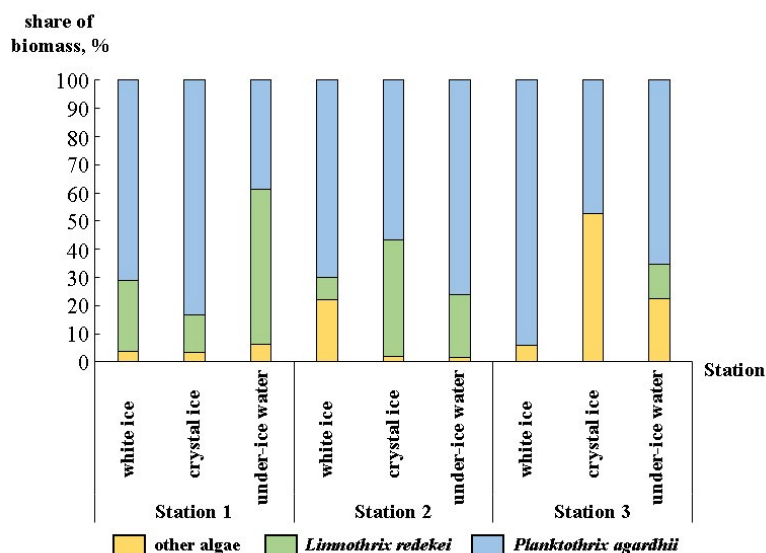


Fig.5. The share of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei* in the biomass of under-ice phytoplankton and ice-associated algae in Lake Lunscoe during March 2023.

tribute to an increase in total biomass, as well as the biomass of cyanobacteria and cryptophyte algae, during the icefree period. However, our expectation that the winter of 2025, characterized by a pronounced “Atlantic” type, frequent thaws, replacement of spring floods by strong winter rain floods, and early ice breakup in water bodies, would promote the active development of cyanobacteria of the “Planktothrix” complex in the lake was not confirmed.

In the underice phytoplankton community of Lake Lunscoe, cyanobacteria were practically absent, and mixotrophic cryptophyte algae became absolute dominants (up to 80–97% of biomass) (Fig. 4). The lowest abundance and biomass values were recorded in early January ($0.89\text{--}0.92$ million cells/L and $0.05\text{--}0.07 \text{ g/m}^3$, respectively) (Fig. 6). However, after the January flood and complete snowmelt from the ice surface, optimal light conditions were established, which stimulated the growth of underice phytoplankton and led to an early peak. The winter peak of phytoplankton development was comparable to the summer maximum

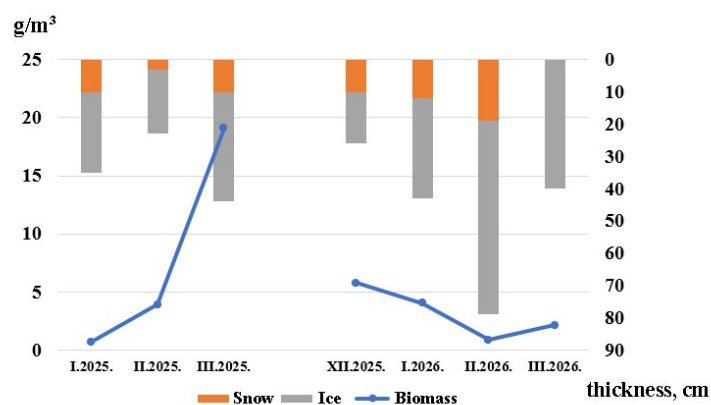


Fig.6. Dynamics of underice phytoplankton biomass, ice and snow thickness in winters of 2025 and 2026.

(Fig. 4). Maximum values were recorded in March—up to 28.17–35.46 million cells/L for abundance and 19.09 and 20.93 g/m³ for biomass. Dokulil and Herzig (2009) revealed that under conditions of winter “atlantification”, the classical spring flood may shift or weaken, giving way to winter rain floods, which alters the input of nutrients and resuspension of sediments, and is of critical importance for the early development of phytoplankton.

Species of the genus *Cryptomonas* and *Komma caudata* determined the basis of the winter dominant complex. Among cyanobacteria, *P. agardhii* and species of the genera *Microcystis* and *Aphanocapsa* were recorded but did not occupy dominant positions. Eukaryotic algae are well known to often outcompete cyanobacteria during winter, but the literature also reports their co-dominance and coexistence under ice, especially in eutrophic and hypertrophic waters with other taxa (Reinl et al., 2023). For example, the simultaneous under-ice “bloom” of centric diatoms (*Cyclotella*) and non-heterocystous cyanobacteria (*P. agardhii* and *L. redekei*) in eutrophic polish lakes (Toporowska et al., 2010) was associated with high phosphorus levels and active water mixing, which first promoted diatom growth and subsequently that of blue-green algae. On the other hand, Salmaso and Cerasino (2012) indicated that warm winter phases of the East Atlantic (EA) atmospheric circulation type can slow down the process of phosphorus release from the hypolimnion and attenuate eutrophication.

In 2023 and 2025, the total phosphorus concentration in the water was similar, so there was no limitation by this parameter. Among the various adaptations of algae to sub-ice conditions, mixotrophy (which occurs in diverse algal groups) was reported to be a key survival strategy under low temperatures and light limitation (Søgaard et al., 2021; Obertegger et al., 2022). The cryptophyte “bloom” in Lake Lunskeye in March 2025 was likely favored by weak snow cover, optimal light availability, and the additional nutrient supply during the flood period. Moreover, the ability of cryptophytes to actively migrate within the water column, owing to their flagella, gave them a competitive edge over other taxa.

The subsequent seasonal succession of phytoplankton development proceeded as follows. In early spring, coldwater chrysophytes (up to 16–20% of total biomass) developed with dominance of species of the genus *Dinobryon*, as well as small centric diatoms of the genus *Cyclotella* (up to 40%) (Fig. 4). During summer, the composition of dominant species was richer. In terms of biomass, coccoid green and charophyte algae (*Oocystis lacustris* Chodat, *Pediastrum*, and *Staurostrum* consequently), chrysophytes (*Mallomonas*), euglenoids (*Trachelomonas*), and dinophytes (*Gymnodinium*, *Peridinium*) stood out. In terms of abundance, cyanobacteria of the genera *Microcystis* and *Dolichospermum* were significant. The summer biomass peak (22 g/m³) was recorded in August. However, throughout the entire openwater period, cryptophyte algae remained the main component of phytoplankton. Their contribution to biomass decreased only in the summer months

to 20–30%, and increased in autumn to 60–70%. Species of the genus *Cryptomonas* and *Komma caudata* determined the dominant species complex. At the end of autumn (November), the role of diatoms and green volvocacean algae increased. The autumn dominant complex (*Cyclotella* sp. and species of the genus *Ulnaria* among diatoms; *Chlamydomonas* among green algae) subsequently became incorporated into the ice structure during its formation.

The phytoplankton biomass level (over 5 g/m³) during ice formation (third decade of January) corresponded to the eutrophic level. In early 2026, underice phytoplankton was extremely poor (abundance 0.8–4.3 million cells/L; biomass 0.84–2.30 g/m³) (Fig. 6). The lowest development values were recorded in February, when a substantial layer of white ice formed in the ice cover as a result of extremely high precipitation. In the underice layer, cryptophytes still dominated (up to 79% of biomass). However, in early spring, the active development of green volvocacean algae formed an upward trend in biomass, which might later create a spring bloom peak.

To assess the relationships between hydrochemical parameters and phytoplankton development indicators, Spearman’s correlation analysis was performed. Among the abiotic parameters, strong ($\rho > 0.7$) positive correlations with most of the studied groups were observed for temperature and pH (Fig. 7), which may indicate more favorable conditions for development during summer, a period of maximum warming of water masses. Negative correlations with temperature were detected for the proportion of cryptophyte algae, emphasizing the strong cenosisforming role of this group in winter. A negative correlation with almost all phytoplankton groups was demonstrated for nitrates (the highest correlations (–0.81; –0.77; –0.79; and $p < 0.01$) were identified for euglenoids), which may be a sign of nitrogen limitation due to its active consumption. The proportion of cryptophyte algae showed a statistically significant positive correlation with nitrates, which, under conditions of low temperatures in winter and high nitrogen saturation at that time, could use this resource for active growth.

The influence of silicon proved to be selective, demonstrating moderate negative correlations (–0.57 to –0.66) with diatoms. The revealed negative correlation between silicon content and diatom development likely reflects not the limiting role of silicon, but its active consumption by diatoms (for frustule construction) during periods of mass development (Fig. 8). This effect is known as the “silicon paradox” and was described for many lake ecosystems (Reynolds, 2006). A negative relationship was also found between diatoms and water hardness parameters.

Phosphorus concentrations showed weak correlations with phytoplankton. Most correlation coefficients were around zero, and none reached high significance, except for a few values: 0.58 for mineral phosphorus ($p < 0.05$) with diatoms, and 0.64 for organic phosphorus ($p < 0.05$) with cyanobacteria. This may indicate that phosphorus does not limit phytoplankton in this lake.

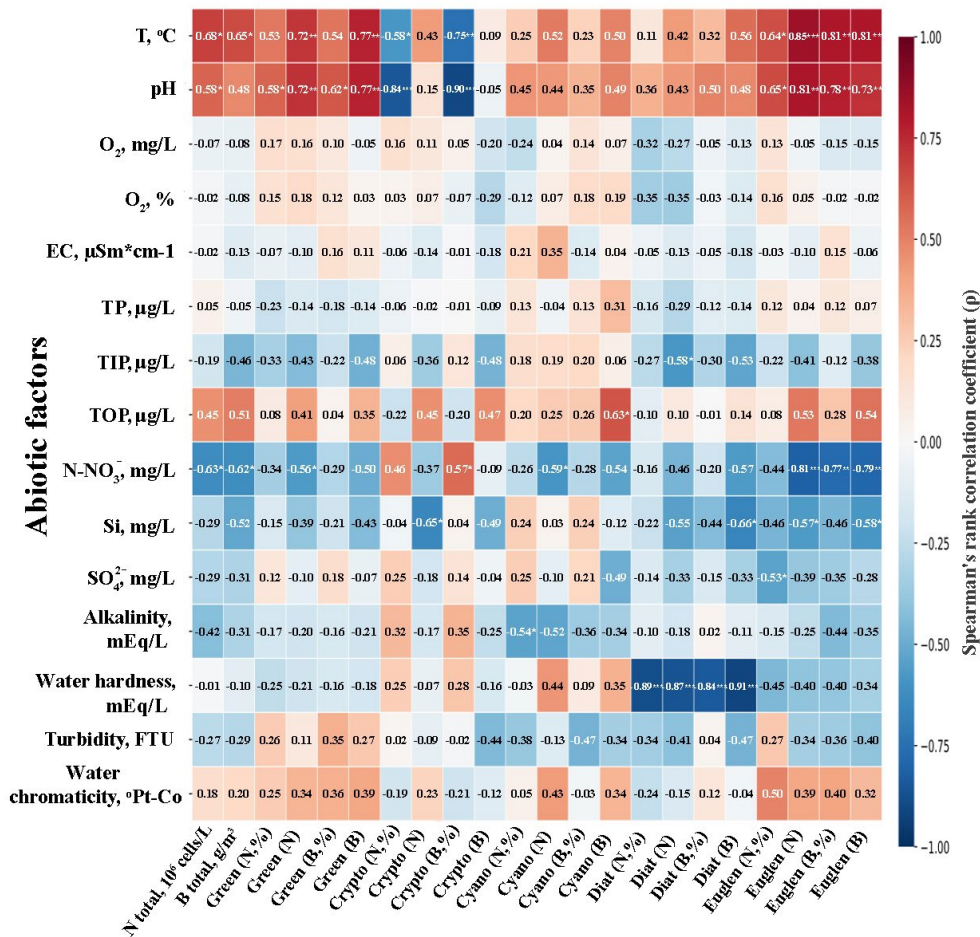


Fig.7. Heat map of Spearman correlations between abiotic environmental factors and phytoplankton characteristics in Lake Lunscoe. **Note:** Chloro, Crypto, Cyano, Bacill, and Euglen denote green algae, cryptophytes, cyanobacteria, diatoms, and euglenophytes, respectively.

3.3. Development of ice algae

Ice is an important specific structural component of the biosphere, which regulates conditions in the water column and provides a wellprotected dynamic ecological niche (Genkal and Komulaynen, 2020). Therefore, in our study, we also investigated the development of algae in the ice column.

The taxonomic diversity of algae inhabiting the ice varied from 4 to 62 taxa. In 2023, mass development of cyanobacteria was observed both in the under-ice water and within the ice column, with maximum concentrations most frequently recorded in the lower crystalline layer of ice (Table 3), sometimes exceeding those in the underice layer by 1.5–2 times.

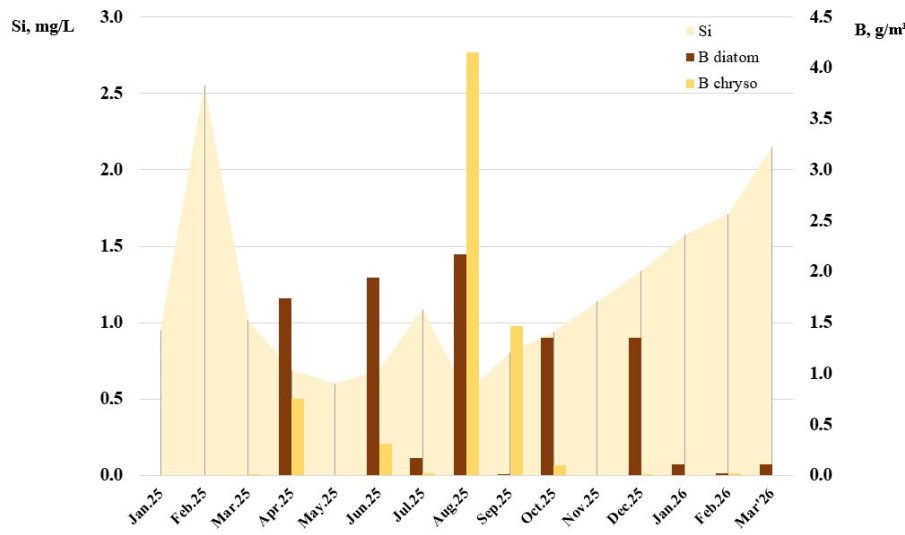


Fig.8. Lake Lunscoe's diatom and chrysophyte biomass (g/m³) and silicon content (mg/L) dynamics.

Table 3. Abundance, biomass, and dominant algal species in different ice fractions of Lake Lunscoe

Parameters	March 2023		March 2025		March 2026	
Ice fraction	white	crystal	white	crystal	white	crystal
Abundance, million cells/L	29.96 ± 9.20	166.92 ± 118.76	2.08 ± 0.71	1.03 ± 0.39	6.05 ± 0.93	1.35 ± 0.26
Biomass, g/m ³	1.20 ± 0.4	7.94 ± 6.59	0.50 ± 0.15	0.26 ± 0.09	3.26 ± 1.1	0.42 ± 0.10
Abundance dominants	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp.	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Romeria</i> sp.,	<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Ulnaria</i> sp.	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Aphanothece clathrata</i> , <i>Cyclotella</i> sp., <i>Ulnaria</i> sp.
Biomass dominants	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Trachelomonas volvocina</i>	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Phacus caudatus</i>	<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Cryptomonas</i> spp.	<i>Cryptomonas</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp.	<i>Ulnaria</i> sp.	<i>Ulnaria</i> sp., <i>Cyclotella</i> sp.

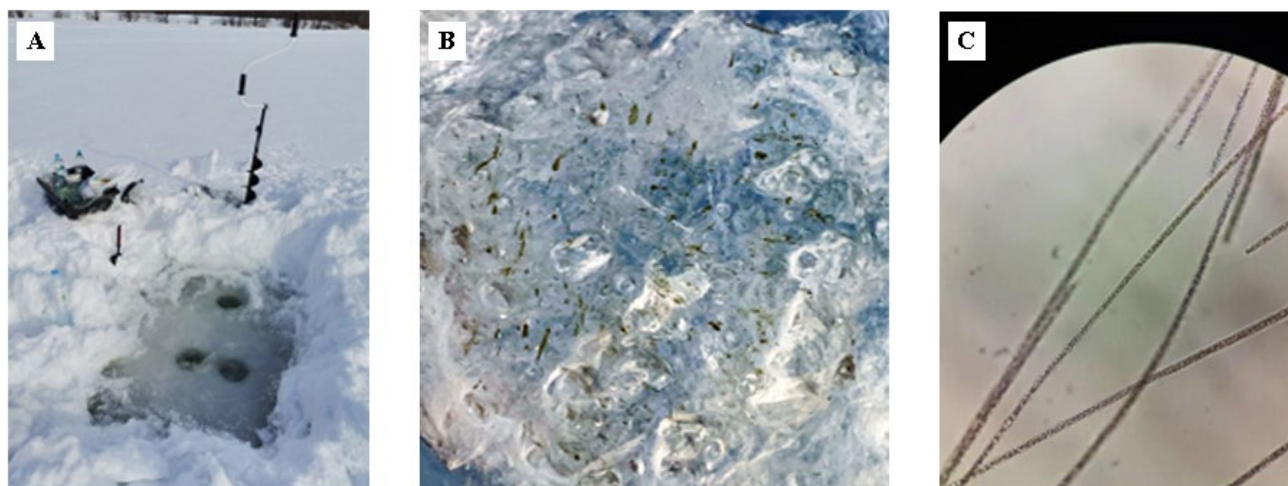
In contrast to the underice layers, where the *Planktothrix agardhii* + *Limnothrix redekei* complex prevailed, the dominance of *P. agardhii* in the ice was more pronounced (80–90% of total values) (Figs. 5, 9). The thin filaments of *L. redekei* are characterized by sensitivity to mechanical stress (Rücker et al., 1997), which may limit the growth of this cyanobacterium under water crystallization conditions. In addition to cyanobacteria, phytoflagellates from the green, euglenoid, and dinophyte algae were also found in the ice; however, they rarely achieved dominance.

During the mild winter of 2025, algal development in the ice was poor and occurred more actively in the upper snow (white) fraction, which periodically melted during thaws. The abundance of ice algae in the white ice increased sixfold by March (from 0.35 to 2.08 million cells/L), and biomass increased eightfold (from 0.06 to 0.50 g/m³) (Table 3).

Freshwater ice exists for a much shorter time than sea ice; it is monolithic, its interstices occupy a small volume, and a developed system of pores and

channels appears only in spring (Salonen et al., 2009). Apparently, the development of interstices in March, as well as the winter flood, contributed to algal development at the end of the winter period.

Over the three winter months, there was a consistent succession of dominant groups. In January, a heterogeneous community was formed, represented by cryptophytes (30–50% of biomass), green algae (30–40%), and diatoms and chrysophytes (together 20%). In February, in the white ice fraction (after the flood), members of the genus *Chlamydomonas* (up to 30–40% of biomass) developed, whereas in the crystal fraction they were inferior to cryptomonads (their contribution was >40–50%). Together with green volvocalean algae, coccoid and rodshaped algae of the genus *Monoraphidium* (up to 60%) developed. Such cell morphology provides preferences in ice colonization (Bashenkhaeva et al., 2015). In March, the separation of algae between ice fractions (snow ice with dominance of *Chlamydomonas*; crystal ice with *Cryptomonas*) became more distinct.

**Fig.9.** Sampling station on Lake Lunscoe in March 2023 (A), crystalline fraction of the ice core with cyanobacterial inclusions (B), and *Planktothrix agardhii* in microscopic samples (C).

Ice formation in 2025–2026 began in midDecember (thickness of 6 cm), and its separation into fractions started in January. Across the pelagic area, algal abundance in the ice ranged from 1.06 to 2.31 million cells/L; biomass—from 0.25 to 0.67 g/m³. The “initial” ice algal community, as also reported for other water bodies (Dokulil and Herzig, 2009; Bazhenova and Korzhova, 2014), was formed by representatives of the autumn plankton—cryptophytes and diatoms (species of the genera *Cyclotella*, *Ulnaria*).

Low temperatures and the formation of a thick snow cover due to anomalously high precipitation limited active algal growth in the winter of 2026. In January, biomass did not exceed 0.6 g/m³. At that time, the basis of the cryophyton was diatoms, whose share in crystal ice reached 70% of biomass and 80% of abundance, and in white ice—39% and 59%, respectively. Small centric diatoms *Cyclotella* sp. and large pennate diatoms of the genus *Ulnaria* were the dominant species. Under the cold January conditions, diatoms, possessing high cold tolerance and the ability to efficiently harvest light at low irradiance, acted as a pioneer community, forming the basis of the ice algal assemblage, which is consistent with the literature data (Obertegger et al., 2022; Zhang et al., 2025). In the white (snow) ice fraction, where the light regime was most limited, the community structure proved to be more balanced. Along with diatoms (39% of biomass), there were various groups of phytoflagellates—cryptophytes, primarily *Cryptomonas* cf. *curvata* Ehrenberg (22.5% of biomass), dinophytes (*Gymnodinium simile* Skuja—19.0% of biomass), and green algae (*Chlamydomonas* sp.—10.6% of biomass).

In the following months, algal biomass increased to >3 g/m³ in the white fraction (Table 4) in March. The cryophyton became more diverse, with the number of species per sample increasing to 50–55 taxa. At the same time, diatoms still determined the dominant species complex, as well as phytoflagellates—the white fraction.

The nonparametric Kruskal–Wallis test assessed interannual differences in cryophyton biomass. There were significant differences between years for both white ($H=10.74$; $p=0.005$) and crystal ice ($H=6.29$; $p=0.043$). Dunn’s pairwise comparisons (Dunn, 1961) demonstrated the main difference between 2023 and 2025 ($p<0.05$ for both ice types), indicating a decrease in biomass in 2025. Within each year, there were no differences between crystal and white ice ($p>0.05$ in all cases). However, the vertical discreteness in algal distribution within the ice column found in our study was also reported in other freshwater lakes, e.g., urban lakes of Petrozavodsk, Karelia (Slastina et al., 2011), with maximum algal densities in both the upper and lower ice core sections.

4. Conclusions

The conducted studies of phytoplankton in the floodplain Lake Lunskeye during years with different winter phenology (2023, 2025, and 2026) demonstrated the ambiguous responses of algal communities

to climatic anomalies. Despite the absence of a universal succession scheme for underice phytoplankton across all winter regime types, the icecovered period plays a significant role in the functioning of the lake ecosystem. Winter phenology is a complex process depending on a combination of factors: light conditions determined by ice transparency and snow depth, gas regime, and nutrient availability. The winter plankton composition is represented by a complex of species possessing similar adaptations to extreme conditions (low temperature and light deficiency), allowing them to survive under such conditions and, in the absence of competition, to form bloom outbreaks. In the severe and snowy winter of 2023, we observed coldwater cyanobacterial blooms of the S1 complex (*Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei*). The “atlantification” of winter (exemplified by 2025, with a positive East Atlantic atmospheric circulation index and little snow cover) does not always stimulate cyanobacterial blooms and may trigger a winter flood peak of mixotrophic cryptomonads (*Cryptomonas* spp., *Komma caudata*), reaching up to 20 g/m³, comparable in biomass to summer maxima. In years with stable snow cover and low light transmittance (2026), the productivity of underice phytoplankton was minimal.

Ice cover acts not only as a physical barrier but also as a filter of the light regime and as a specific ecological niche for algal development. Within the ice structure, a seasonal succession occurs: from the “preceding” heterogeneous community of autumn plankton at the beginning of ice cover to the formation of distinct dominant complexes by the end of winter. Ice algae are characterized by high interannual variability and seasonal succession. In mild winters, in contrast to cold ones, stratification of communities across ice horizons occurs, which is caused by the appearance of an aquatic environment in the upper (snow) fractions during floods, where flagellate forms (green algae of the genus *Chlamydomonas*) actively develop.

Acknowledgements

The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation No. 252400573.

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest

References

- Alekin O.A. 1946. On the issue of chemical classification of natural waters. Trudy NIU GUGMS. IV (32). L.: Gidrometeoizdat. (in Russian)
- Afonina E.Yu., Tashlikova N.A., Tsybekmitova G.Ts. et al. 2017. Algae and invertebrates in freshwater ice (Zabaikalsky krai). Kriosfera Zemli [Earth’s Cryosphere] 21(5): 60–68. DOI: [10.21782/EC1560-7496-2017-5\(60-68\)](https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5(60-68)) (in Russian)
- Babanazarova O.V., Karmayer R., Sidelev S.I. et al. 2011. Phytoplankton structure and microcystin content in the highly eutrophic Lake Nero. Vodnye Resursy [Water Resources] 38(2): 223–231. (in Russian)

- Babanazarova O., Sidelev S., Schischeleva S. 2013. The structure of winter phytoplankton in Lake Nero, Russia, a hypertrophic lake dominated by Planktothrix-like cyanobacteria. *Aquatic Biosystems* 9: 18. DOI: [10.1186/2046-9063-9-18](https://doi.org/10.1186/2046-9063-9-18)
- Bashenkhayeva M.V., Zakharova Yu.R., Petrova D.P. et al. 2015. Sub-ice microalgal and bacterial communities in freshwater Lake Baikal, Russia. *Microbial Ecology* 70(3): 751–765. DOI: [10.1007/s00248-015-0619-2](https://doi.org/10.1007/s00248-015-0619-2)
- Bazhenova O.P., Korzhova L.V. 2014. Cryophyton of Lake Kalach (Omsk region). *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal [Siberian Journal of Ecology]* 1: 61–68. (in Russian)
- Bogatov V.V., Fedorovskiy A.S. 2016. Freshwater ecosystems of the southern region of the Russian Far East are undergoing extreme environmental change. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 417: 34. DOI: [10.1051/kmae/2016021](https://doi.org/10.1051/kmae/2016021)
- Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C.S. et al. 2012. What drives the distribution of the bloom-forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? *FEMS Microbiology Ecology* 79(3): 594–607. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2011.01242.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01242.x)
- Carey C.C., Ibelings B.W., Hoffmann E.P. et al. 2012. Ecophysiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research* 46: 1394–1407.
- Cavaliere E., Fournier I.B., Hazuková V. et al. 2021. The lake ice continuum concept: influence of winter conditions on energy and ecosystem dynamics. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 126(11): e2020JG006165. DOI: [10.1029/2020JG006165](https://doi.org/10.1029/2020JG006165)
- Codd G.A., Morrison L.F., Metcalf J.S. 2005. Cyanobacterial toxins: Risk management for health protection. *Toxicology and Applied Pharmacology* 203: 264–272.
- Dokulil M.T. 2014. Predicting summer surface water temperatures for large Austrian lakes in 2050 under climate change scenarios. *Hydrobiologia* 731: 19–29.
- Dokulil M.T., Herzig A. 2009. An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria. *Aquatic Ecology* 43(3): 715–725.
- Downing J.A., Watson S.B., McCauley E. 2001. Predicting cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(10): 1905–1908.
- Dunn O.J. 1961. Multiple comparisons among means. *Journal of the American Statistical Association* 56(293): 52–64.
- Gelashvili D.B., Okhapkin A.G., Doronina A.I. et al. 2005. Ecological state of water bodies of Nizhny Novgorod. Nizhny Novgorod: N.N. Novgorod State University Publishing House. (in Russian)
- Genkal S.I., Komulaynen S.F. 2020. Diatom algae of ice and under-ice water of some lakes in Karelia. *Botanicheskii Zhurnal [Botanical Journal]* 105(2): 159–168. (in Russian)
- Golubkov S.M. 2021. Influence of climatic fluctuations on the structure and functioning of ecosystems of continental water bodies. *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal [Siberian Ecological Journal]* 1: 1–12. (in Russian)
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2026. *AlgaeBase*. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org>
- Hampton S.E. et al. 2017. Ecology under lake ice. *Ecology Letters* 20(1): 98–111.
- Ho J.C., Michalak A.M. 2017. Phytoplankton blooms in Lake Erie impacted by both long-term and springtime phosphorus loading. *Journal of Great Lakes Research* 43(3): 221–228.
- Huertas I.E., Rouco M., López-Rodas V. et al. 2011. Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3534–3543.
- Kitaev L.M. 2014. Variability of ice phenomena characteristics in the Middle Volga basin. In: *Proceedings of the VIII Conference “Dynamics and Thermal Regime of Rivers, Reservoirs and Coastal Zone of Seas”*. Moscow: IVP RAN, pp. 411–423. (in Russian)
- Kitaev S.P. 1984. *Ecological foundations of bioproduktivty of lakes in different natural zones*. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Korneva L.G. 2014. Invasions of alien planktonic algae in fresh waters of the Holarctic (Review). *Rossiiskii Zhurnal Biologicheskikh Invazii [Russian Journal of Biological Invasions]* 1: 9–37. (in Russian)
- Lenard T., Ejankowski W., Poniewozik M. 2019. Responses of phytoplankton communities in selected eutrophic lakes to variable weather conditions. *Water* 11: 1207. DOI: [10.3390/w11061207](https://doi.org/10.3390/w11061207)
- Macário I.P.E., Castro B.B., Nunes M.I.S. et al. 2017. Stepwise strategy for monitoring toxic cyanobacterial blooms in lentic water bodies. *Environmental Monitoring and Assessment* 189(12): 620. DOI: [10.1007/s10661-017-6292-9](https://doi.org/10.1007/s10661-017-6292-9)
- Nöges P., Adrian R., Anneville O. et al. 2010. The impact of variations in the climate on seasonal dynamics of phytoplankton. In: George D.G. (Ed.). *The Impact of Climate Change on European Lakes*. *Aquatic Ecology Series* 4. London: Springer Science + Business Media B.V., pp. 253–274.
- Obertegger U., Flaim G., Corradini S. et al. 2022. Multiannual comparisons of summer and underice 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)
- Okhapkin A.G., Sharagina E.M., Kulizin P.V. et al. 2022. Phytoplankton Community Structure in Highly-Mineralized Small Gypsum Karst Lake (Russia). *Microorganisms* 10: 386.
- Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1–19.
- Pełechata A., Pełechaty M., Pukacz A. 2006. Cyanoprokaryota of shallow lakes of Lubuskie Lakeland (mid-western Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 35(1): 3–14.
- Reinl K.L., Harris T.D., North R.L. et al. 2023. Blooms also like it cold. *Limnology and Oceanography Letters* 8(4): 546–564. DOI: [10.1002/lol2.10316](https://doi.org/10.1002/lol2.10316)
- Reuter W., Müller C. 1993. New trends in photobiology: Adaptation of the photosynthetic apparatus of cyanobacteria to light and CO₂. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 21: 3–27. DOI: [10.1016/1011-1344\(93\)80159-7](https://doi.org/10.1016/1011-1344(93)80159-7)
- Reynolds C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rücker J., Wiedner C., Zippel P. 1997. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnithrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia* 342: 107–115.
- Salmaso N., Cerasino L. 2012. Long-term trends and fine year-to-year tuning of phytoplankton in large lakes are ruled by eutrophication and atmospheric modes of variability. In: *Phytoplankton responses to human impacts at different scales*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 17–28.
- Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M. et al. 2009. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology* 43: 609–616. DOI: [10.1007/s10452-009-9278-z](https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z)
- Sharagina E.M., Kulizin P.V., Startseva N.A. et al. 2024. Dominant species and functional complexes of phytoplankton in some unique karst lakes of the Middle Volga basin. *Limnology and Freshwater Biology* 3: 195–220. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-3-195](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-3-195)
- Sharma S., Blagrove K., Watson S.R. et al. 2020. Increased winter drownings in ice-covered regions with warmer winters. *PLoS ONE* 15(11): e0241222. DOI: [10.1371/journal.pone.0241222](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241222)

[pone.0241222](#)

Slastina Yu.L., Komulainen S.F., Potakhin M.S. et al. 2011. Structure of cryophyton in lakes of the city of Petrozavodsk. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences] 4: 138–141. (in Russian)

Snitko L.V. 2006. Dynamics of mass species of phytoplankton in Lake Bolshoy Kisegach (Southern Urals). *Izvestiya Chelyabinskogo Nauchnogo Tsentra UrO RAN* [Proceedings of the Chelyabinsk Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences] 3: 6–10. (in Russian)

Søgaard D.H., Sorrell B.K., Sejr M.K. et al. 2021. An under-ice bloom of mixotrophic haptophytes in low nutrient and freshwater-influenced Arctic waters. *Scientific Reports* 11: 2915. DOI: [10.1038/s41598-021-82001-y](#)

Startseva N.A. 2002. Composition and structure of phytoplankton of small water bodies of urbanized landscape: on the example of Nizhny Novgorod. *Cand. Sc. Dissertation*, Nizhny Novgorod, Russia. (in Russian)

Startseva N.A., Okhapkin A.G. 2003. Composition and structure of phytoplankton of some floodplain lakes of cultural landscape (on the example of Nizhny Novgorod). *Biology of Inland Waters* 4: 35–42. (in Russian)

Startseva N.A., Gavrilko D.E., Okhapkin A.G. et al. 2026. Cyanobacteria in algocenoses of a small water body of an urbanized landscape (on the example of Lake Lunskoe, Nizhny Novgorod). *Biology of Inland Waters* 19(3): 490–502. (in Russian)

Tashlykova N.A. 2012. Algae of ice communities of Lake Arakhley. *Vestnik KrasGAU* [Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University] 1: 87–90. (in Russian)

Thompson R., Kamenik C., Schmidt R. 2005. Ultra-sensitive Alpine lakes and climate change. *Journal of Limnology* 64(2): 139–152.

Toporowska M., Pawlik-Skowrońska B., Krupa D. et al. 2010. Winter versus summer blooming of phytoplankton in a shallow lake: effect of hypertrophic conditions. *Polish Journal of Ecology* 58(1): 3–12.

Vodeneeva E., Pichugina Y., Zhurova D. et al. 2024. Epiplastic Algal Communities on Different Types of Polymers in Freshwater Bodies: A Short-Term Experiment in Karst Lakes. *Water* 16(22): 3288. DOI: [10.3390/w16223288](#)

Vodeneeva E.L., Kulizin P.V. 2019. *Algae of the Mordovian Reserve (annotated list of species)* Moscow: Flora and Fauna of Nature Reserves. 134. (in Russian)

Vodeneeva E.L., Okhapkin A.G., Genkal S.I. et al. 2020. Composition, structure and distribution of the phytoplankton of highly mineralized karst lake. *Inland Water Biology* 13: 576–584. DOI: [10.1134/S1995082920040136](#)

Weenink E.F.J., Luimstra V.M., Schuurmans J.M. et al. 2015. Combatting cyanobacteria with hydrogen peroxide: a laboratory study on the consequences for phytoplankton community and diversity. *Frontiers in Microbiology* 6:714. DOI: [10.3389/fmicb.2015.00714](#)

Wejnerowski Ł., Rzymiski P., Kokociński M. et al. 2018. The structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone. *Ecotoxicology* 27: 752–760.

Zhang X., Wang Y., Li Z. et al. 2025. Substantial role of underice limnological processes in diatom dynamics in the alpine lakes of the Chinese Loess Plateau. *Ecosphere* 16(2): e70199. DOI: [10.1002/ecs2.70199](#)

Развитие фитопланктона пойменного водоема в зимний и безледный периоды в условиях разной фенологии зимы (озеро Лунское, бассейн Средней Волги, Россия)

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Воденеева Е.Л.^{1*}, Шарагина Е.М.¹, Журова Д.А.^{1,2},
Старцева Н.А.¹, Кулизин П.В.¹

¹Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (ННГУ), пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950, Россия

²Институт водных проблем Российской академии наук, ул. Губкина, д. 3, Москва, 119333, Россия

АННОТАЦИЯ. Изменение климата приводит к трансформации зимнего режима водоемов — сокращению ледостава, увеличению числа оттепелей и зимних паводков, что требует переоценки роли подледного периода в жизни фитопланктона. Особенно малоизученными остаются пойменные водоемы, реакция которых на фенологические аномалии зимы может быть непредсказуемой. В настоящей работе проведен анализ сезонной динамики фитопланктона малого эвтрофного озера-старицы Лунское (бассейн Средней Волги) в годы с разной фенологией зимы (2023, 2025–2026 гг.). Водоем испытывает сильную антропогенную нагрузку и регулярные вспышки «цветения» цианобактериями. Показано, что зима является активным период в развитии фитопланктона. В холодную снежную зиму 2023 г. зафиксировано подледное «цветение» (биомасса до 11,8 г/м³), безгетероцистных цианобактерий *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (до 86% общих значений) и *Limnotherix redekei* (Van Goor) Meffert (до 55%), которые оставались в доминантах и в летний сезон. Массовое развитие этих водорослей происходило как в подледной воде, так и в толще льда (особенно в кристаллической части), превышая показатели развития в подледном горизонте до 2 раз. В аномально теплую «атлантическую» зиму 2025 г. доминировали миксотрофные криптомонады (*Cryptomonas* spp., *Komma caudata* (Geitler) D.R.A. Hill, которые создавали зимний пик биомассы до 21 г/м³, сопоставимый с данными летнего сезона. В схожую по фенологии с 2023 г. зиму 2026 г. подледный фитопланктон имел диатомовый характер. Во льду развитие водорослей было слабым, которое более активно шло в верхней снеговой фракции, периодически таявшей в период оттепелей. В структуре льда выявлена сезонная сукцессия: от гетерогенного «предшествующего» сообщества к монодоминированию зеленых водорослей в непрозрачном льду или криптофитовому комплексу – в прозрачном, либо полному доминированию диатомей. Полученные результаты опровергают упрощенное представление о стимуляции цианобактерий любым потеплением и демонстрируют, что «атлантизация» зимы может приводить к замещению цианобактерий криптомонадами.

Ключевые слова: фитопланктон, водоросли льда, подледные сообщества, цианобактерии, криптомонады, зимняя фенология, бассейн Средней Волги

Для цитирования: Воденеева Е.Л., Шарагина Е.М., Журова Д.А., Старцева Н.А., Кулизин П.В. Развитие фитопланктона пойменного водоема в зимний и безледный периоды в условиях разной фенологии зимы (озеро Лунское, бассейн Средней Волги, Россия) // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 632-658. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-632

1. Введение

Климатические колебания относятся к важнейшим факторам, вызывающим изменения в раз-

ных экосистемах, а также в структурной организации заселяющих их сообществ (Голубков, 2021; Bogatov and Fedorovskiy, 2016). Большинство климатических моделей предсказывают значительное

*Автор для переписки. Адрес e-mail: vodeneeva@mail.ru (Е.Л. Vodeneeva)

Поступила: 03 июля 2026;

Принята после доработки: 24 августа 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

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



увеличение температуры, особенно в средних и высоких широтах. Согласно прогнозам, к концу XXI века температура поверхности моря может повыситься на 1,1–6,4°C, а крупных пресноводных водоемов – до 10°C (Thompson et al., 2005; Huertas et al., 2011). Эти события неизбежно повлекут за собой трансформацию гидрологического режима, стратификации водных масс и биогеохимических циклов, что в конечном итоге приведет к сдвигам в структуре пищевых сетей и продуктивности экосистем (Salmaso and Cerasino, 2012).

Изменение климата часто вызывает развитие аномальных погодных условий. Отмечается, что в озерах Северной Европы идет тенденция к сокращению периода ледостава (Sharma et al., 2020) и более позднему сроку становления льда. Возрастает число аномально теплых зим, что связывают с процессами «атлантизации» – усиления переноса влажных и теплых воздушных масс с Атлантики (Salmaso and Cerasino, 2012). Повышение зимних температур и обильные осадки в виде дождя отражаются на зимне-весенней динамике поверхностного стока. Возрастание поверхностного стока приводит к росту поступления биогенных веществ в водоемы и риску их дальнейшего эвтрофирования (Голубков, 2021).

Фитопланктон как основной компонент водных пищевых сетей, обеспечивающий около половины глобальной первичной продукции, может быть индикатором и «предвестником» климатических изменений (Huertas et al., 2011). Исследование способности фитопланктона адаптироваться к прогнозируемому потеплению стало актуальной проблемой. Однако, учитывая полифилетическую сложность сообщества фитопланктона, ожидаются различные реакции и сценарии их развития на климатические аномалии.

Одними из наиболее ожидаемых последствий повышения температуры и сокращения периода ледостава в озерах часто рассматривается цианобактериальное «цветение» (Снитко, 2006; Бабаназарова и др., 2011; Downing et al., 2001; Ho and Michalak, 2017; Macário et al., 2017) и более ранние сроки пиков его развития. Высокая экологическая пластичность цианобактерий, их морфологические (наличие газовых вакуолей, формирование слизистых колоний) и физиологические особенности (использование широкого светового спектра для фотосинтеза, низкая восприимчивость к пастбищному давлению, продуцирование токсинов и др.) (Codd et al., 2005; Carey et al., 2012) дают этим фототрофным прокариотам конкурентное преимущество в теплое время по сравнению с другими представителями фитопланктона (Lenard et al., 2019). В более холодные месяцы года в озерах умеренной зоны роль цианобактерий может снижаться, тогда как представителей диатомовых водорослей, динофитовых и криптонад возрастать (Nöges et al., 2010). Однако современные исследования убедительно демонстрируют, что такая точка зрения является упрощенной. Так, в обзорной статье «*Blooms also like it cold*» (Reinl et al., 2023) обобщены данные о более тридцати случаях «цветения» циано-

бактерий при температурах воды ниже 15°C. Авторы выделяют три типа таких «цветений»: инициированные и сохраняющиеся в холоде; металимнические (вынесенные на поверхность из глубинных слоев); а также остаточные — начавшиеся в теплую погоду и сохранившиеся до наступления холодов.

В последнее время широко обсуждается роль зимнего сезона в формировании сообществ фитопланктона в озерах на весь последующий год. Летние и зимние условия окружающей среды различны, особенно в отношении температуры и освещенности, и эти различия частично отражаются в параметрах водорослей (Obertegger et al., 2022). При сравнении лета с подледным периодом общая биомасса фитопланктона и хлорофилл-а (chl-а) как показателя биомассы фитопланктона обычно ниже зимой, чем летом, хотя существуют исключения (Dokulil, 2014; Hampton et al., 2017). Кроме того, зимой обычно преобладают мелкие водоросли (< 100 мкм³) из-за меньшего перемешивания по сравнению с летом (Dokulil, 2014). Однако крупномасштабный анализ данных из более чем 100 озер не выявил общих тенденций в составе сообщества фитопланктона от лета к зиме, за исключением тенденции к большему количеству цианобактерий и меньшему количеству зеленых летом, чем зимой (Hampton et al., 2017). Анализ колебаний климатических условий зим показал (Lenard et al., 2019), что холодные или мягкие зимы отражаются как на абиотических показателях среды, так и на характеристиках фитопланктона озер в период его вегетации. Содержание растворимого и общего азота, концентрация хлорофилла а, общая биомасса фитопланктона, биомасса цианобактерий и криптофитовых водорослей были значительно выше в вегетационные периоды после мягкой зимы, тогда как содержание растворимого и общего фосфора, а также биоразнообразие фитопланктона в эти годы могли быть значительно ниже. Многолетние наблюдения на мелководном озере в Австрии показали (Dokulil and Herzig, 2009), что средняя зимняя биомасса фитопланктона увеличилась на порядок за последние десятилетия, а состав сообщества существенно сдвинулся в сторону цианобактерий. При этом развитие планктона зимой критически зависит от продолжительности ледового покрова, которая, в свою очередь, связана с климатическими сигналами (такими как Североатлантическое колебание), и от биомассы, накопленной в предыдущую осень (Dokulil and Herzig, 2009). Таким образом, потепление климата в сочетании с частыми мягкими зимами может способствовать массовому развитию фитопланктона, что может косвенно сказаться на биоразнообразии альгоценозов в озерах умеренного пояса.

Одним из ключевых факторов, регулирующих развитие фитопланктона зимой, является развитие ледового покрова. Проникновение света, важного для фототрофов фактора, может изменяться в зависимости от качества и количества льда, как это описано в концепции ледового континуума озер (Cavaliere et al., 2021). Показано (Reinl et al., 2023), что в значительной степени увеличение зимней

биомассы водорослей было связано либо с более мягкими зимами, либо с более короткой продолжительностью ледового покрова, либо с лучшими условиями освещения под прозрачным льдом. С другой стороны, лед – это особая среда для существования живых организмов, практически лишенная питательных веществ, имеющая температуру ниже нуля градусов и ограничивающую способность организмов к передвижению. Биота льда пресноводных водоемов изучена крайне слабо. Пресноводный лед существует значительно более короткое время, чем морской, представляет собой монолитное образование со слабо развитой системой каналов (Salonen et al., 2009). Поэтому во льду присутствуют только вмёрзшие в него водоросли (анабиоз), которые возвращаются к активной жизни лишь после таяния льда (Афони́на и др., 2017). Показано, что состав водорослей льда обусловлен прежде всего составом фитопланктона, из которого он формировался (Баженова и Коржова, 2014), однако не все виды способны вынести стрессовые условия длительного обитания во льду, в связи с чем криофитон может приобретать специфические черты (Сластина и др., 2011; Ташлыкова, 2012; Баженова и Коржова, 2014). В связи с этим при проведении мониторинговых работ наряду с изучением фитопланктона необходимо исследование сообщества льда, т.к. происходящие здесь процессы могут быть не менее существенными в жизни водоемов.

В последние годы бассейн Средней Волги характеризуется высокой межгодовой изменчивостью зимних условий (Китаев, 2014), поэтому оценка влияния типа зимы (с выраженной «атлантизацией» или классическая) на сезонное развитие фитопланктона озер, испытывающих регулярное цианобактериальное «цветение», остается крайне актуальной задачей. Цель работы – оценка сезонной и межгодовой динамики фитопланктона и водорослей льда в пойменном эвтрофном озере Лунское (старица р. Волги), расположенном на урбанизированном водосборе, в годы с различным типом зимы – с ярко выраженной «атлантизацией» (аномально теплая с зимним паводком 2024–2025 гг.) и с традиционным зимним режимом (2022–2023 и 2025–2026 гг.). Понимание выявленных закономерностей необходимо для прогнозирования рисков «цветения» воды, качества водных ресурсов и устойчивости экосистем в условиях климатической нестабильности.

2. Материалы и методы

Пойменное озеро Лунское представляет собой отсоединившуюся старицу р. Волги. Озеро расположено в черте крупного мегаполиса Нижнего Новгорода (56°23'23,93"N, 43°47'56,60"E). По морфометрическим характеристикам оз. Лунское относится к категории малых – очень малых водоемов. Площадь водоема составляет 0,37 км², длина 1188 м, максимальная ширина 438 м, средняя глубина 2,8 м, максимальная – 7,0 м. Грунты дна песчано-илистые. В озеро впадают несколько ручьев, а от его

восточной оконечности отходит протока, заключенная в стальную трубу (Старцева и др., 2026). Озеро имеет гидрокарбонатный класс вод Ca-Na + K группы I типа, по уровню pH является олигощелочным, преимущественно средней минерализации, богато биогенными элементами (Гелашвили и др., 2005). Физико-химические параметры воды и уровень количественного развития фитопланктона характеризуют водоем как высокоэвтрофный (Старцева и Охупкин, 2003; Старцева и др., 2026). Водоем активно используется жителями города в рекреационных целях. На протяжении многих лет в озере регистрируется цианобактериальное «цветение» воды в летний сезон.

Исследования проводились в 2023, 2025–2026 годы. В период открытой воды пробы фитопланктона отбирали с пелагической части водоема (ст. 1–3) (Рис. 1) с помощью батометра Рутнера объемом 1 литр, во время ледостава – зачерпыванием из поверхностных горизонтов. В 2023 году отбор проводился один раз в месяц с июня по сентябрь и разово в марте из подледной воды и льда. В 2025–2026 гг. проводились регулярные ежемесячные съемки с января 2025 г. по март 2026 г. Отбор проб льда для последующего анализа криофитона осуществляли с помощью кольцевого ледобура диаметром 150 мм. Керна льда предварительно распиливали на фракции – снеговой (белый) и прозрачный (кристаллический). После чего оттаивали при комнатной температуре в плотно закрытых контейнерах. Объем оттаявшей воды составлял 0,5–0,8 л.

Консервацию альгологического материала (пробы объемом 0,5 л) проводили 40% йодно-формалиновым фиксатором. Одновременно со взятием проб проводили измерения температуры (Т), электропроводности (ЕС), pH, толщины ледового и снежного покровов, в безледный период – прозрачности воды (по диску Секки). Проводился отбор проб на гидрохимический анализ (кроме периода июнь–сентябрь 2025 г.).

Концентрацию проб фитопланктона осуществляли методом прямой фильтрации через мембранные фильтры марки «Vladipor» с диаметром пор 1,5–3,0 мкм. Микроскопическую обработку

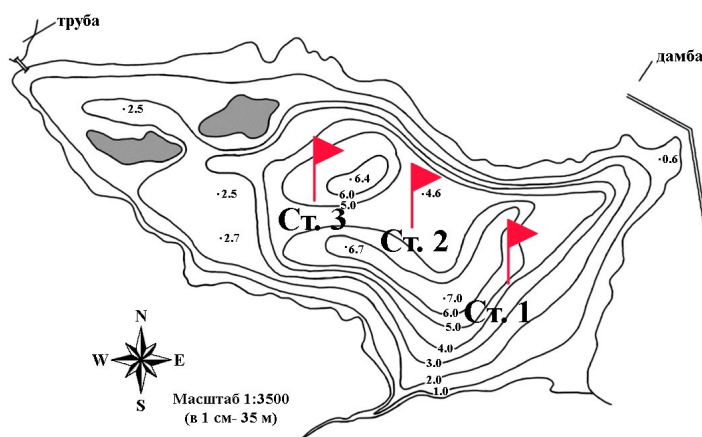


Рис.1. Карта-схема озера Лунское со станциями отбора проб фитопланктона.

проб проводили с помощью световых микроскопов MeijiTechno 4200L (Япония), Olympus (CX31). Анализировались такие биотические параметры как удельное видовое богатство (число видов в пробе), общие численность ($N_{\text{общ}}$, млн кл./л) и биомасса ($B_{\text{общ}}$, г/м³), доля основных таксономических групп водорослей в численности (N , %) и биомассе (B , %), состав доминирующих видов. Подробное описание процедуры подготовки проб к микроскопированию и подсчету численности и биомассы водорослей приводится в наших предыдущих работах (Vodeneeva et al., 2020; Okharkin et al., 2022; Sharagina et al., 2024), наиболее полный перечень руководств, использованных при идентификации видов – в работе Воденеевой и Кулизина (2019). Названия таксонов приведены с учетом современных номенклатурных изменений, представленных на сайте Algaebase (Guiry and Guiry, 2026). К доминирующим относили виды фитопланктона с биомассой $\geq 10\%$ от суммарных значений.

В лаборатории проводили гидрохимический анализ воды. Определены общий ($P_{\text{общ}}$), минеральный ($P_{\text{мин}}$) и органический фосфор ($P_{\text{орг}}$), концентрации нитритов (NO_2^-), нитратов (NO_3^-), кремния (Si), важнейших ионов (гидрокарбонаты (HCO_3^-), сульфаты (SO_4^{2-}), кальций Ca^{2+} , магний Mg^{2+}), а также показатели жесткости, мутности и цветности. Подробное описание процедуры определения гидрохимических параметров приведено ранее (Vodeneeva et al., 2024). В качестве характеристики погодных условий рассматривали индекс атмосферной циркуляции: восточно-атлантического (ЕА) колебания. Данные о значениях индекса ЕА в период исследования были взяты с сайта <http://seakc.meteoinfo.ru>.

Для оценки связей использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (ρ) ввиду ненормального распределения данных (проверка проводилась по тесту Шапиро–Уилка). Статистически значимыми считали корреляции при $p < 0,05$. Для оценки межгодовых различий биомассы фитопланктона использовали непараметрический критерий

Краскела–Уоллиса. Расчеты и построение графиков выполнено в программах Excel, Python.

3. Результаты и Обсуждение
3.1. Климатические и абиотические условия в период исследования

Исследования были выполнены в разные по фенологии зимы годы. Основные климатические показатели зимнего периода в годы выполнения работ приведены в Таблице 1.

Зима 2022–2023 года характеризовалась умеренно холодными температурами (средняя за февраль $-6,4^{\circ}\text{C}$ при норме $-8,0^{\circ}\text{C}$, отклонение $+1,6^{\circ}\text{C}$), но обильными осадками (декабрь – 148% нормы, март – 155% нормы), что привело к формированию мощного снежного покрова (30 см) в конце зимы и толстого льда (70 см). Индекс атмосферной циркуляции ЕА демонстрировал резкие колебания: от резко отрицательных значений в декабре ($-0,99$) до положительных в феврале (1,02), что характерно для нестабильной циркуляции с вторжениями арктического воздуха.

Напротив, зимний период 2024–2025 года отличался более теплыми условиями: толщина льда была вдвое меньше (в марте 2025 г. – 31–40 см против 70 см в 2023 г.), снежный покров слабый (10 см). Индекс ЕА весь сезон был устойчиво положительным (0,29–0,77), что характерно для «атлантического» типа зим с притоком тёплого и влажного воздуха, частыми оттепелями и дождями (Голубков, 2021; Salmaso and Cerasino, 2012). В европейской части России зима 2025 года характеризовалась погодными аномалиями в виде высоких температур, дождей и раннего таяния льда (в речных экосистемах таяние льда началось в конце января, на озерах – в середине марта).

Зимний период 2025–2026 года можно охарактеризовать как наиболее суровый: средняя температура февраля ($-10,1^{\circ}\text{C}$) была на $2,1^{\circ}\text{C}$ ниже нормы, а январь и февраль характеризовались экс-

Таблица 1. Основные климатические показатели зимы в период исследования (I–III, XII – месяцы)

Параметры	Зима 2022–2023 гг.	Зима 2024–2025 гг.	Зима 2025–2026 гг.
Температура, оС $T_{\text{мин.}} - T_{\text{макс.}}$	-29,8 (I) / +10,2 (III)	-16,5 (I) / +17,0 (III)	-25,4 (II) / +16,5 (III)
Отклонение от нормы температуры мин. / макс.	-0,5 (I) / +3,0 (III)	-2,2 (II) / +5,0 (III)	-2,1 (II) / +4,3 (III)
Осадки (макс.), мм,	87 (XII)	60 (I)	125 (I)
% от нормы осадков (максимальное превышение)	155 (III)	120 (I)	251 (I)
Толщина льда*, см (снеговой / прозрачный)	50 / 20	13 / 20	29 / 12
Толщина снега*, см	30	10	снег отсутствовал
Индекс атмосферной циркуляции ЕА** (Декабрь / Январь / Февраль)	-0,99 (XII) / -0,54 (I) / 1,02 (II)	0,73 (XII) / 0,29 (I) / 0,77 (II)	0,65 (XII) / -0,04 (I) / 0,12 (II)

Примечание:
* – данные приведены только за март
** – по данным <http://seakc.meteoinfo.ru>

тремальным количеством осадков (251% и 229% нормы соответственно). Толщина льда достигала 0,33–0,54 м, при этом доля прозрачного льда была минимальной (0,06–0,17 м), что указывает на значительное снежное покрытие, которое формировало заметную непрозрачную фракцию льда (до 30 см) (Таблица 1). Индекс ЕА колебался от положительных значений в декабре (0,65) до околонулевых в феврале (0,12), что отражает менее выраженное атлантическое влияние.

Основные изменения гидрохимических и гидрофизических показателей воды озера Лунское в период исследования представлены в Таблице 2.

По результатам гидрохимического анализа ионный состав вод озера отличался относительным постоянством как в пространственном (на всей акватории водоёма), так и в межгодовом аспекте, включая данные более ранних исследований (Старцева, 2002). Согласно классификации природных вод О. А. Алёкина (1946) озеро относится преимущественно к классу гидрокарбонатных вод кальциевой группы III типа. Однако в осенний период может происходить смещение в сторону II типа, главным образом, за счёт увеличения концентрации

сульфатов. Также в январе 2026 г. зафиксировано увеличение содержания ионов Mg^{2+} (в 1,5–3 раза по сравнению с показателями декабря 2025 г.) и их преобладание в ионном составе вод озера без значимого изменения общей жёсткости воды.

Озеро Лунское характеризовалось слабой выраженной температурной стратификацией. Его воды характеризовались были равномерно прогреты в течение всего периода открытой воды. В период ледостава наиболее высокие температуры отмечались в придонных слоях (2–4°C), тогда как в подледном слое они составляли 0–1°C. В озере не отмечалось лимитирование кислородом, насыщение этим газом, как правило, превышало 100%, что регистрировалось как в поверхностном, так и придонном слоях.

Цветность воды оз. Лунского варьировала в пределах 3–55°, на протяжении большей части года показатель не превышает 15–20°, что позволяет охарактеризовать водоём, в целом, как олигогумозный (Китаев, 1984). Более интенсивная окраска вод отмечается в отдельные месяцы: так, максимальная цветность зафиксирована в январе 2025 года (52–55°), в июле и сентябре достигала 30–35°.

Таблица 2. Гидрохимические и гидрофизические показатели воды озера Лунское в период исследования (над чертой – диапазон средних по станциям значений за зимний период, под чертой – тоже в период открытой воды)

Параметры	2023 г.	2025 г.	2026 г.*
T, °C (мин.–макс.)	0,8–1,6 16,8–22,1	0–0,8 2,9–24,3	0–1,4
pH (мин. – макс.)	7,9–8,1 8,2–9,1	7,3–7,7 7,8–8,5	7,6–7,8
O ₂ , % (мин. – макс.)	нет данных 78,6–140	72,8–148 37,5–141	51,1–128,6
ЕС, мкСм/см (мин. – макс.)	252–264 262–415	280–505 216–478	451–470
P _{общ} , мкг/л (мин. – макс.)	59 нет данных	33–64 42–68	28–67
NO ₃ ⁻ , мг/л (мин.– макс.)	2,1 нет данных	1,9–5,8 0,8–2,8	3,9–5,7
Si, мг/л (мин.– макс.)	3,5 нет данных	1,1–3,1 0,6–1,2	1,6–2,0
SO ₄ ²⁻ , мг/л (мин.– макс.)	48,3 нет данных	27,1–67,8 25,4–57,7	62,9–94,3
HCO ₃ ⁻ , мг-экв/л (мин.– макс.)	1,5 нет данных	1,5–1,9 1,1–1,7	1,6–2,2
Ca ²⁺ , мг/л (мин.– макс.)	37,4 нет данных	22,6–89,7 3,0–64,3	6,0–27,1
Mg ²⁺ , мг/л (мин.– макс.)	17,2 нет данных	3,6–31,7 0,9–26,5	11,4–23,8
Жесткость, мг-экв/л (мин.– макс.)	3,3 нет данных	1,9–6,0 0,2–4,2	2,1–2,6
Мутность, ЕМФ (мин. – макс.)	6,6 нет данных	6,6–7,9 6,3–7,6	5,3–7,6
Цветность, °Pt-Co (мин.– макс.)	4 нет данных	3–55 6–33	1–10

Примечание: * – за 2026 г. приведены данные за период декабря (2025 г.) – март (2026 г.)

Концентрация общего фосфора в озере Лунское не превышала 70–80 мкг/л. В течение вегетационного периода фосфор преобладал в органической форме (65–90%) в связи с активным потреблением минеральных соединений и отмиранием гидробионтов. К зиме в соотношении увеличивается доля минеральной формы фосфора: в декабре она составляла около 60%, а в феврале 2026 года – достигала 90% (Рис. 2).

Содержание нитратов в верхних слоях водной массы изменяется от следовых значений (0,8–1,1 мг/л), главным образом, во второй половине лета, до 5–6 мг/л – в зимний сезон (Рис. 3). Значимые концентрации нитритов (более 300 мкг/л) за период исследования не обнаружены.

Концентрация соединений кремния в поверхностном горизонте за весь период исследования 2025–2026 гг. варьировала от 0,5 мг/л до 2,7 мг/л. Минимальное содержание элемента в воде отмечено в апреле-мае и августе, что обусловлено активным развитием групп фитопланктона, активно использующих кремний в своей жизнедеятельности.

3.2. Развитие фитопланктона в зимний и безледный периоды

Количество видовых и внутривидовых таксонов в сообществах фитопланктона озера Лунское варьировало от 6 до 56 в зимний сезон, от 25 до 105 в безледный период. Динамика развития фитопланктона характеризовалась заметной вариативностью между годами (Рис. 4).

В 2023 году показатели развития фитопланктона в оз. Лунском изменялись в пределах от мезотрофных (2–5 г/м³) до эвтрофно-гипертрофных (10–31 г/м³) значений. В зимне-весенний период 2023 года (март), несмотря на мощный снежный покров и значительную толщину льда, было зафиксировано подледное «цветение» цианобактерий (Рис. 4). Численность подледного фитопланктона по акватории озера варьировала от 70 до 294 млн кл./л, биомасса – от 1,62 до 11,81 г/м³.

В обобщающей работе “*Blooms also like it cold*” (Reinl et al., 2023) было показано, что «цветение» цианобактерий может успешно инициироваться и поддерживаться при температурах ниже 15°C, в том числе подо льдом, что и было продемонстрировано в ряде работ (Toporowska et al., 2010; Babanazarova et al., 2013; Wejnerowski et al., 2018). Показано, что влияние изменения климата на «цветение» холодноводных цианобактерий определяется изменениями таких факторов, как свет, термическая структура и доступность питательных веществ. Например, выявлено, что осадки на заснеженном льду вызывают образование белого льда, это приводит к снижению проникновения света через лед и может способствовать развитию видов цианобактерий, адаптированных к низкому количеству и качеству света (Reuter and Müller, 1993).

В 2023 году в подледном горизонте доминировали безгетероцистные цианобактерии – *Planktothrix agardhii* (47–86% общих значений) и *Limnothrix*

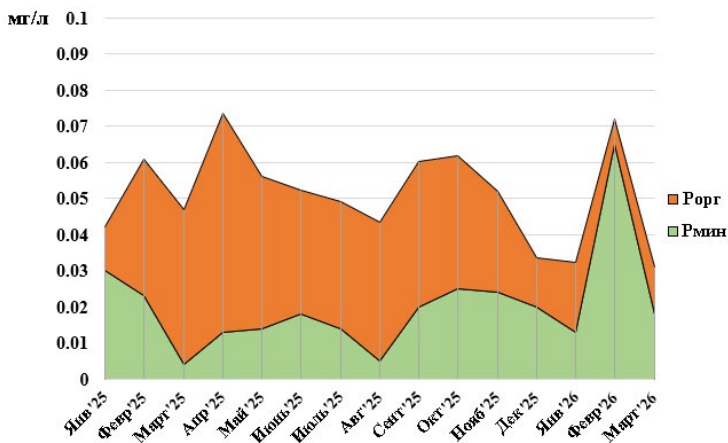


Рис. 2. Содержание минеральной (P_{мин}) и органической (P_{орг}) форм фосфора в поверхностных водах озера Лунское (январь 2025 г. – февраль 2026 г.).

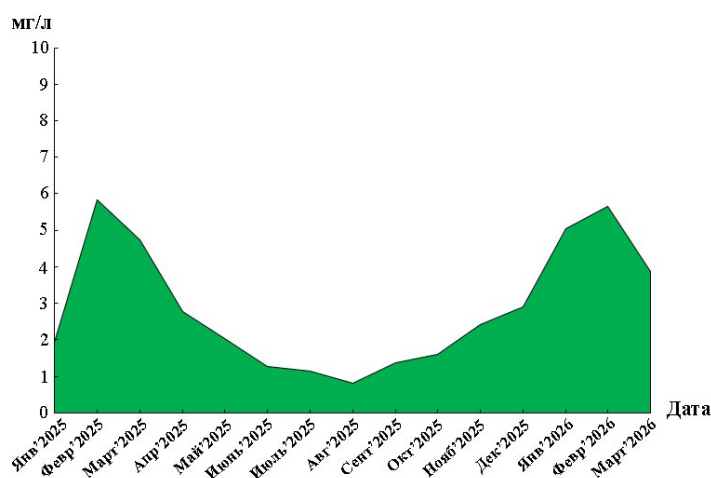


Рис. 3. Содержание нитратов (NO₃⁻) в поверхностных водах озера Лунское (январь 2025 г. – март 2026 г.).

redekei (13–55%) (Рис. 5). Согласно функциональной классификации данный комплекс видов относится к S1 кодону (Padisák et al., 2009), предпочитающие мутные, богатые биогенами эвтрофные водоемы, что согласуется с типологией озера Лунское.

P. agardhii и *L. redekei* рассматриваются как обычные возбудители «цветения» воды в мелководных озерах и водохранилищах, в том числе при низких температурах (Rücker et al. 1997; Pelechata et al., 2006; Wejnerowski et al., 2018). В ряде работ была показана физиологическая адаптация *P. agardhii* и *L. redekei* к низкой освещенности и температуре (Rücker et al., 1997; Bonilla et al., 2012). Например, в эксперименте продемонстрирована способность *P. agardhii* расти при крайне низкой освещенности, до 10 мкмоль фотонов·м⁻²·с⁻¹ (Weenink et al., 2015). Кроме того, у *P. agardhii* ряд морфологических особенностей (увеличение длины и ширины нитей, развитие слизи зимой, наличие газовых вакуолей) придает устойчивость этого вида к пастбищному прессу по сравнению с рядом других цианобактерий (Wejnerowski et al., 2018). Указанные особенности обеспечивают не только выживание этих видов

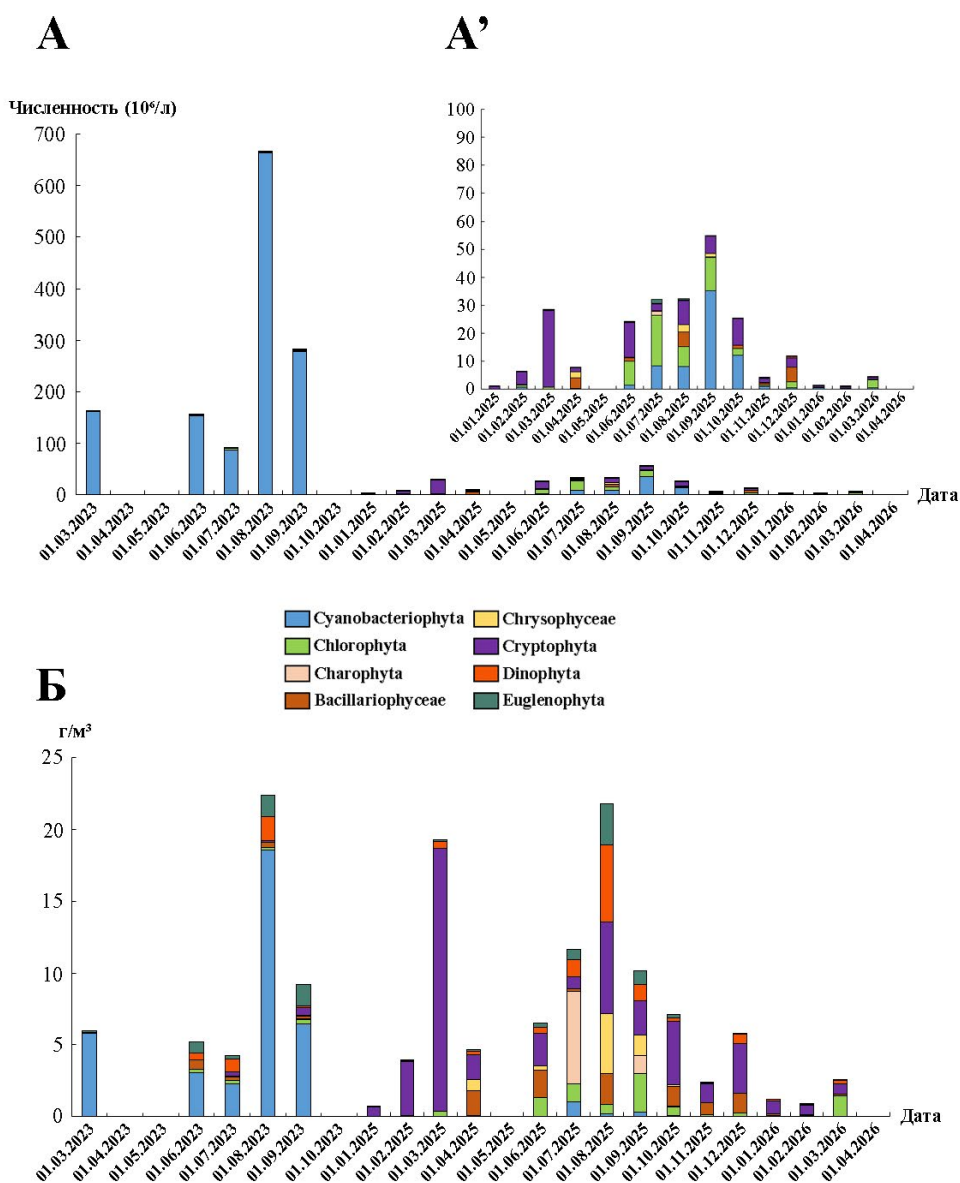


Рис.4. Сезонная динамика численности (А, А' – увеличенно за период с января 2025 г. по февраль 2026 г.) и биомассы (Б) фитопланктона в оз.Лунское в годы исследования.

зимой, но и способствуют их массовому развитию в отсутствии конкуренции других. Несмотря на схожие адаптации к обитанию в зимних условиях у обоих представителей, для *L. redekei* отмечается снижение его развития в условиях заметного перемешивания и лимитирования азотом, в отличие от *P. agardhii* (Rücker et al., 1997). В подледной воде доминирование *P. agardhii* и *L. redekei* происходило практически в равных соотношениях, что может свидетельствовать о формировании в озере условий, благоприятных для обоих видов (отсутствие выраженной стратификации, с одной стороны, и отсутствие лимитирования по азоту, с другой).

В безледный период 2023 г. (с июня по сентябрь) структура сообщества фитопланктона оз. Лунское на уровне крупных таксонов менялась слабо, в планктоне водоема по-прежнему отмечалось доминирование цианобактерий (95–98% общей численности, 40–83% биомассы). Наибольшие зна-

чения биомассы (более 20 г/м³) отмечались в августе-сентябре (Рис. 4). В начале лета (июнь) доминантами оставались представители подледного планктона (*L. redekei* и *P. agardhii*), а также представитель диатомовых цианобактерий *Raphidiopsis raciborskii* (Woloszynska) Aguilera & al., который рассматривается как инвазийный вид (Корнева, 2014). Однако его роль в сообществе была невысокой, средняя за период исследований биомасса составила $0,41 \pm 0,27$ г/м³ (Старцева и др., 2026). В августе и сентябре единственным доминантом стал еще один представитель кода S1, *Limnothrix planctonica* (Woloszyńska) Meffert, который создавал от 12,8 до 95% общей численности и от 53,3 до 82,7 % общей биомассы фитопланктона с частотой доминирования до 58-65 % соответственно. Постоянными компонентами летнего планктона с субдоминирующей ролью также выступали представители фитофлагеллят из динофитовых и эвгленовых.

Анализ многолетней сукцессии фитопланктона озера Лунское (за 30ти летний период) (Старцева, 2002; Старцева и Охапкин, 2003; Старцева и др., 2026) подтвердил высокий трофический статус водоема по показателям развития фитопланктона, однако продемонстрировал смену доминирующих комплексов цианобактерий от превалирования кодона H1 (*Aphanizomenon* + *Anabaena*) к кодону S1 (*Planktothrix* + *Limnothrix*), что позволяет классифицировать озеро Лунское как водоем «планктотрихетового» типа.

На примере эвтрофных озер Польши было показано (Lenard et al., 2019), что мягкие зимы способствуют повышению общей биомассы, а также биомассы цианобактерий и криптофитовых водорослей в безледный период. Однако наши ожидания, что зима 2025 года с ярко выраженным «атлантическим» типом, частыми оттепелями, заменой весеннего половодья сильным зимним паводком, будет способствовать активному развитию цианобактерий планктотрихетового комплекса в озере, не нашло подтверждения.

В 2025 г. в подледном сообществе фитопланктона озера Лунское цианобактерии практически отсутствовали, а абсолютными доминантами (до 80–97% биомассы) стали миксотрофные криптофитовые водоросли (Рис. 4). Самые низкие значения численности и биомассы отмечались в начале января (0,89–0,92 млн кл./л и 0,05–0,07 г/м³ соответственно) (Рис. 6). Однако после январского паводка и полного таяния снега с поверхности льда, сформировались оптимальные световые условия, которые стимулировали вегетацию подледного фитопланктона и образование раннего пика. Зимний пик развития фитопланктона был сопоставимым с летним максимумом (Рис. 4). Максимальные значения отмечались в марте – до 28,17–35,46 млн кл./л численности и 19,09–20,93 г/м³ биомассы. Показано (Dokulil and Herzig, 2009), что в условиях «атлантизации» зимы классическое весеннее половодье может смещаться или ослабевать, уступая место зимним дождевым паводкам, что меняет поступление биогенных веществ, взмучивает осадки, и имеет критическое значение для раннего развития фитопланктона.

Основу зимнего доминирующего комплекса в 2025 г. определяли виды рода *Cryptomonas* и *Komma caudata*. Среди цианобактерий отмечались, но не занимали доминирующих позиций, *P. agardhii*, виды родов *Microcystis* и *Aphanocapsa*. Известно, что эукариотические водоросли часто вытесняют цианобактерий зимой, однако в литературе также указывается на их содоминирование и сосуществование в период ледостава преимущественно в эвтрофных и гипертрофных водоемах (Reinl et al., 2023). Так, совместное подледное «цветение» центрических диатомовых (*Cyclotella*) и безгетероцистных цианобактерий (*P. agardhii* и *L. redekei*) в эвтрофных озерах Польши (Torogowska et al., 2010) определялось высокими концентрациями фосфора и активным перемешиванием, что вначале стимулировало рост диатомей, а потом синезеленых водорослей. С другой стороны показано (Salmaso and Cerasino, 2012),

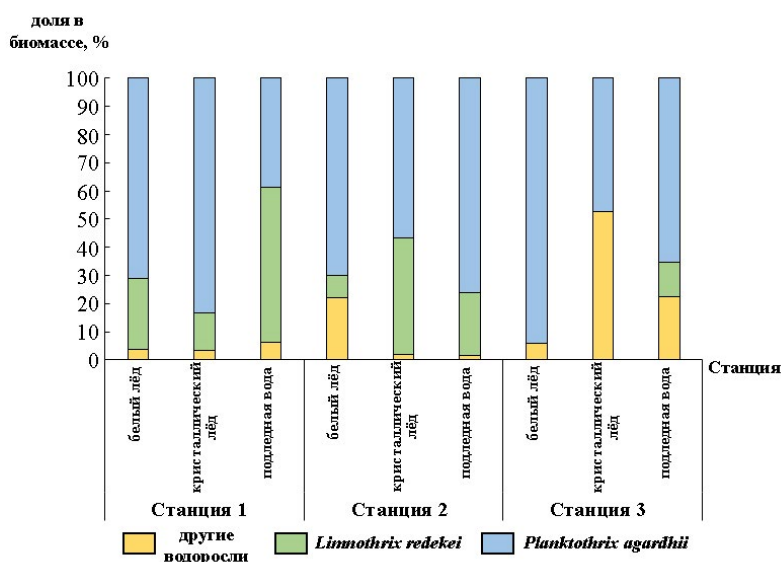


Рис. 5. Доля *Planktothrix agardhii* и *Limnothrix redekei* в биомассе подледного фитопланктона и водорослей льда озера Лунское в марте 2023 г.

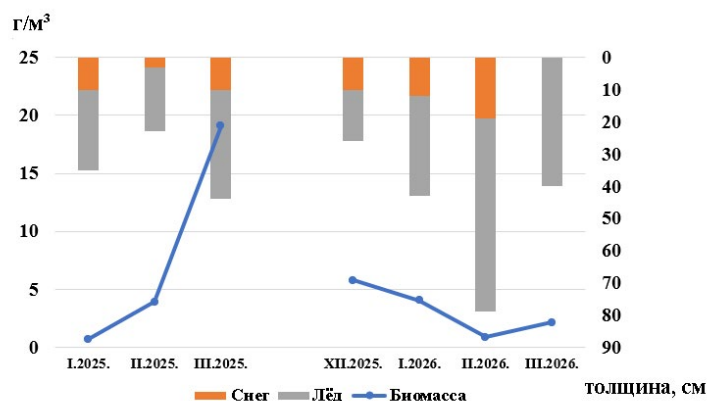


Рис. 6. Динамика биомассы подледного фитопланктона и толщина льда и снега зимой 2025 и 2026 гг.

что теплые зимние фазы восточно-атлантического (ЕА) типа атмосферной циркуляции могут замедлять процессы поступления фосфора из гипolimниона и ослаблять эвтрофикацию.

В 2023 и 2025 гг. содержание общего фосфора в воде озера Лунское было схожим, поэтому лимитирование по этому показателю отсутствовало. Показано, что среди различных приспособлений водорослей к жизни подо льдом, именно способность к миксотрофии (встречается среди разных групп водорослей) является основной формой адаптации к выживанию в суровых условиях низких температур и недостатка света (Søgaard et al., 2021; Obertegger et al., 2022). Видимо, вспышка криптофитового «цветения» в озере Лунское в марте 2025 г. определялась слабым развитием снежного покрова, оптимальными световыми условиями, дополнительным поступлением питательных веществ в период паводка. Способность этой группы к активному перемещению в толще воды благодаря наличию жгутиков определило их конкурентное преимущество по сравнению с другими представителями.

Последующая сезонная динамика фитопланктона происходила следующим образом. В начале весны отмечалось развитие холодолюбивых золотистых водорослей (до 16–20% общей биомассы) с доминированием видов рода *Dinobryon*, а также мелких центрических диатомей рода *Cyclotella* (до 40%) (Рис. 4). Летом состав доминирующих видов был более богатый. По биомассе выделялись коккоидные зеленые и харовые водоросли (*Oocystis lacustris* Chodat, *Pediasetrum* и *Staurostrum* соответственно), золотистые (*Mallomonas*), эвгленовые (*Trachelomonas*), динофитовые (*Gymnodinium*, *Peridinium*). По численности значимыми были цианобактерии из родов *Microcystis* и *Dolichospermum*. Летний пик биомассы (22 г/м³) был зарегистрирован в августе. Однако в течение всего периода открытой воды основным компонентом фитопланктона оставались криптофитовые водоросли. Их вклад в биомассу снижался лишь в летние месяцы до 20–30%, и возрастал в осенний сезон до 60–70%. Комплекс доминирующих видов определяли виды рода *Cryptomonas* и *Komma caudata*. В конце осеннего сезона (ноябрь) возрастала роль диатомей и зеленых вольвоксовых водорослей. Осенний комплекс доминант (*Cyclotella* sp. и виды рода *Ulnaria* из диатомей, *Chlamydomonas* из зеленых) встраивались в формирующуюся структуру льда в период его становления.

Уровень биомассы фитопланктона (более 5 г/м³) на момент становления льда (третья декада января) соответствовал эвтрофному уровню. В начале 2026 г. подледный фитопланктон был крайне беден (численность 0,8–4,3 млн кл./л, биомасса 0,84–2,30 г/м³) (Рис. 6). Самые низкие значения развития отмечались в феврале, когда в ледовом покрове сформировался заметный слой белого льда в результате экстремально высокого количества выпавших осадков. В подледном горизонте по-прежнему доминировали криптофитовые водоросли (до 79% биомассы). Однако в начале весеннего сезона активное развитие зеленых вольвоксовых водорослей сформировало тренд подъема биомассы, который позже может создать весенний пик «цветения».

Для оценки взаимосвязей между гидрохимическими параметрами и показателями развития фитопланктона был проведен корреляционный анализ Спирмена. Среди абиотических параметров сильные (ρ свыше 0,7) положительные связи с большинством исследованных групп были отмечены для температуры и pH (Рис. 7), что может указывать на более благоприятные условия развития именно в летний сезон, в период максимального прогрева водных масс. Отрицательные связи с температурой были показаны для доли криптофитовых водорослей, что подчеркивает сильную ценозообразующую роль представителей этой группы зимой.

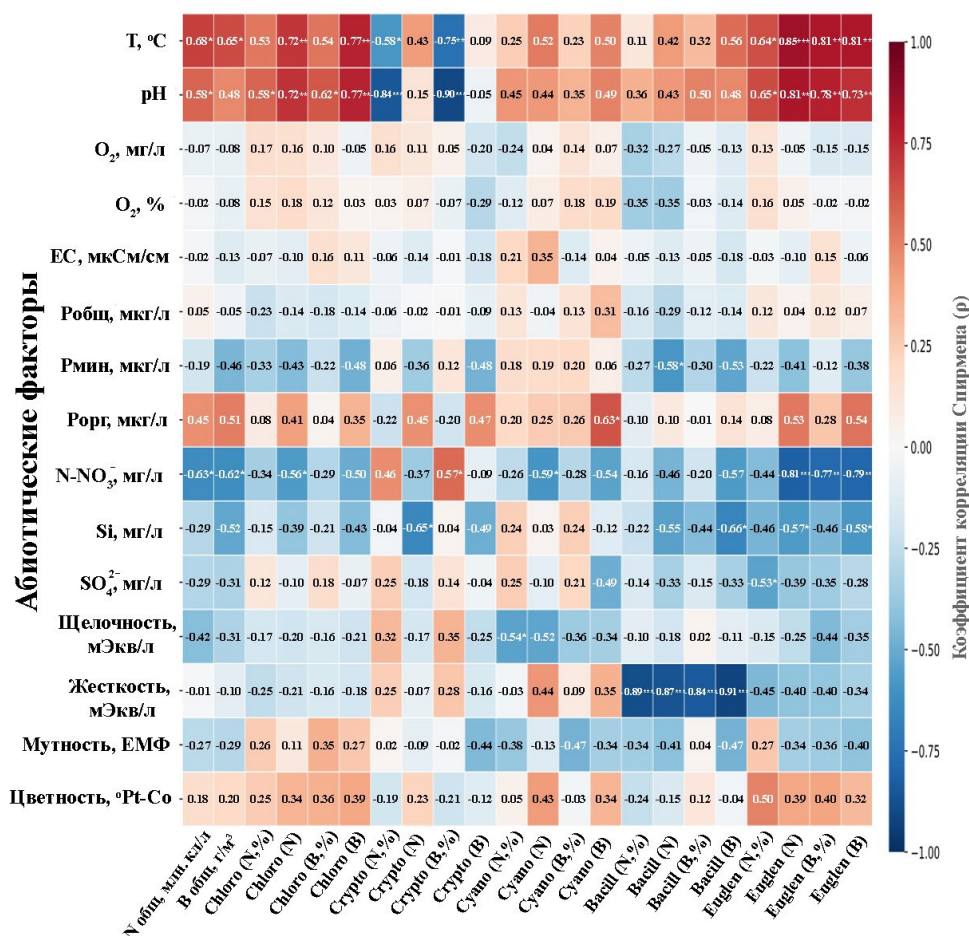


Рис.7. Корреляции Спирмена между абиотическими факторами и показателями фитопланктона в озере Лунское (тепловая карта). Примечание: Chloro, Cyprto, Cyano, Bacill, Euglen – зеленые, криптофитовые, синезеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли соответственно.

Отрицательная связь почти со всеми группами фитопланктона продемонстрирована для нитратов (наиболее высокая (0,81, 0,77, 0,79, $p < 0,01$) показана для эвгленовых), что может быть признаком лимитирования азотом в виду его активного потребления. Статистически значимая положительная корреляция нитратов показана для доли криптофитовых водорослей, которые в условиях низких температур зимой и высокой насыщенности в это время азотом, могли использовать этот ресурс для активного роста.

Избирательным оказалось влияние кремния, который продемонстрировал умеренные отрицательные связи (0,57...0,66) с диатомеями. Обнаруженная отрицательная корреляция между содержанием кремния и развитием диатомовых водорослей, вероятно, отражает не лимитирующую роль кремния, а его активное потребление диатомеями (для построения панцирей) в периоды массового развития (Рис. 8). Данный эффект известен как 'парадокс кремния' и описан для многих озёрных экосистем (Reynolds, 2006). Для диатомовых водорослей также отмечалась отрицательная связь с показателями жесткости воды.

Содержание фосфора слабо коррелировало с фитопланктоном. Большинство коэффициентов около 0, ни один не достигает высокой значимости, кроме единичных 0,58 для минерального фосфора ($p < 0,05$) с диатомовыми водорослями и 0,64 для органического фосфора ($p < 0,05$) и цианобактерий. Это может указывать на то, что фосфор не лимитирует фитопланктон в данном озере.

3.3. Развитие водорослей льда

Лед является важным специфическим структурным компонентом биосферы, который регулирует условия в толще воды и является хорошо защищенной динамичной экологической нишей (Генкал и Комулайнен, 2020). Поэтому в своей работе мы также изучали развитие водорослей в толще льда.

Таксономическое разнообразие водорослей, заселяющих лед варьировало от 4 до 62 таксонов. В 2023 году массовое развитие цианобактерий отмечалось как в подледной воде, так и в толще льда, при этом максимальные концентрации чаще отмечались в нижнем кристаллическом слое льда (Таблица 3), иногда превышая таковые подледного горизонта в 1,5–2 раза.

В отличие от подледных горизонтов, где преобладал комплекс *P. agardhii* + *L. redekei*, во льду доминирование *P. agardhii* оказалось более выраженным (80–90% суммарных показателей) (Рис. 5, 9). Тонкие нити *L. redekei* характеризуется чувствительностью к механическому стрессу (Rücker et al., 1997), что может ограничивать рост данной цианобактерии в условиях кристаллизации воды. Кроме цианобактерий во льду также встречались представители фитофлагеллят из отделов зеленых, эвгленовых и динофитовых водорослей, однако доминирующих позиций они занимали редко.

Во время мягкой зимы 2025 года во льду развитие водорослей было слабым и более активно шло в верхней снеговой (непрозрачной) фракции, периодически таявшей в период оттепелей. Было отмечено, что численность водорослей льда в непрозрачном льду возрастала в 6 раз к марту (с 0,35 до 2,08 млн кл./л), биомасса – в 8 раз (с 0,06 до 0,50 г/м³) (Таблица 3).

Пресноводный лед существует значительно более короткое время, чем морской, он монолитен, его интерстициаль занимает малый объем, а развитая система пор и каналов возникает только весной (Salonen et al., 2009). По-видимому, именно развитие интерстициали в марте, а также зимний паводок способствовали развитию водорослей в конце зимнего периода.

За три зимних месяца отмечалась последовательная сукцессия доминирующих групп. В январе формировалось гетерогенное сообщество, представленное криптофитовыми (30–50% биомассы), зелеными водорослями (30–40%), диатомовыми

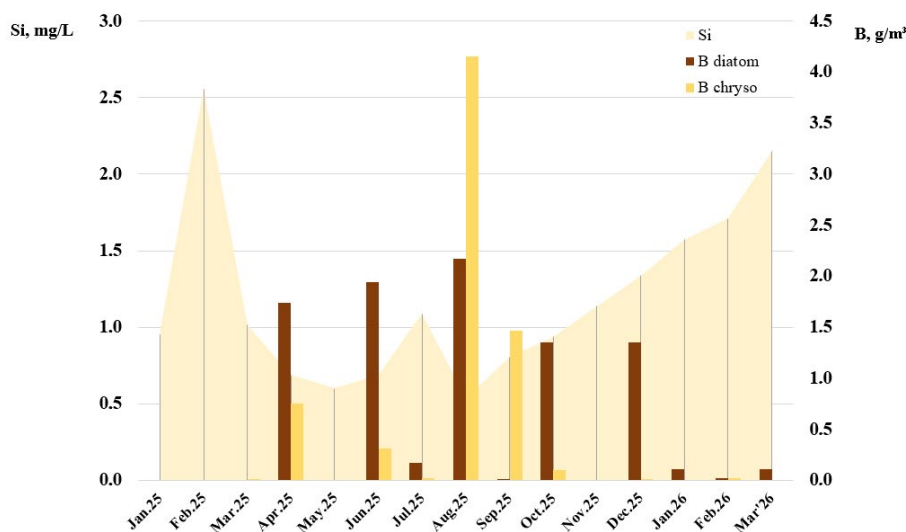


Рис.8. Динамика содержания кремния (Si, мг/л) и биомасса (B, г/м³) диатомовых (Bacill) и золотистых (Chryso) водорослей в озере Лунское.

Таблица 3. Показатели развития ($M \pm m$) и доминирующие виды водорослей в разных фракциях льда в озере Лунское

Параметры	Март 2023 г.		Март 2025 г.		Март 2026 г.	
Фракция льда	белый	кристал.	белый	кристал.	белый	кристал.
Численность, млн. кл./л	29,96 $\pm$ 9,20	166,92 $\pm$ 118,76	2,08 $\pm$ 0,71	1,03 $\pm$ 0,39	6,05 $\pm$ 0,93	1,35 $\pm$ 0,26
Биомасса, г/м ³	1,20 $\pm$ 0,42	7,94 $\pm$ 6,59	0,50 $\pm$ 0,15	0,26 $\pm$ 0,09	3,26 $\pm$ 1,11	0,42 $\pm$ 0,10
Доминанты по численности	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp.	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Romeria</i> sp.,	<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Ulnaria</i> sp.	<i>Monoraphidium</i> spp., <i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Aphanothece clathrata</i> , <i>Cyclotella</i> sp., <i>Ulnaria</i> sp.
Доминанты по биомассе	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Trachelomonas volvocina</i>	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Phacus caudatus</i>	<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Cryptomonas</i> spp.	<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Cryptomonas</i> spp.	<i>Ulnaria</i> sp.	<i>Ulnaria</i> sp., <i>Cyclotella</i> sp.

и золотистыми водорослями (совокупно 20%). В феврале в непрозрачной фракции льда (после паводка) отмечалось развитие представителей рода *Chlamydomonas* (до 30–40% биомассы), тогда как в прозрачной фракции они уступали криптомонадам (их вклад был более 40–50%). Совместно с зелеными вольвоксовыми развивались палочковидные водоросли рода *Monoraphidium* (до 60%), подобная морфология клетки дает преференции в колонизации льда (Bashenkhaeva et al., 2015). В марте разделение водорослей по фракциям льда (снежный лед с доминированием *Chlamydomonas*, прозрачный – *Cryptomonas*) стало более четким.

Становление льда в 2025–2026 гг. началось в середине декабря (толщина составляла 6 см), а его разделение на фракции – с января. По акватории пелагиали численность водорослей во льду варьировала от 1,06 до 2,31 млн кл./л, биомасса – от 0,25 до 0,67 г/м³. «Инициальное» сообщество водорослей льда, как это указывается и для других водоемов (Баженова и Коржова, 2014; Dokulil and Herzig,

2009), было сформировано представителями осеннего планктона – криптофитовыми (*Cryptomonas* spp.) и диатомеями (виды родов *Cyclotella*, *Ulnaria*).

Низкие температуры, формирование мощного снежного покрова вследствие аномально высокого количества осадков лимитировали активную вегетацию водорослей в зимний период 2026 г. В январе биомасса не превышала 0,6 г/м³. В этот срок основу криофитона составляли диатомовые водоросли, доля которых в прозрачном льду достигала 70% биомассы и 80% численности, а в непрозрачном – 39% и 59% соответственно. Доминирующими видами являлись мелкие центрические диатомеи *Cyclotella* sp. и крупные пеннатные диатомеи из рода *Ulnaria*. В условиях холодного января именно диатомовые водоросли, обладающие высокой холодоустойчивостью и способностью к эффективному светособираанию при низкой освещенности, выступают в роли пионерного сообщества, формируя основу ледового альгоценоза, что согласуется с данными литературы (Obertegger et al., 2022; Zhang et al.,

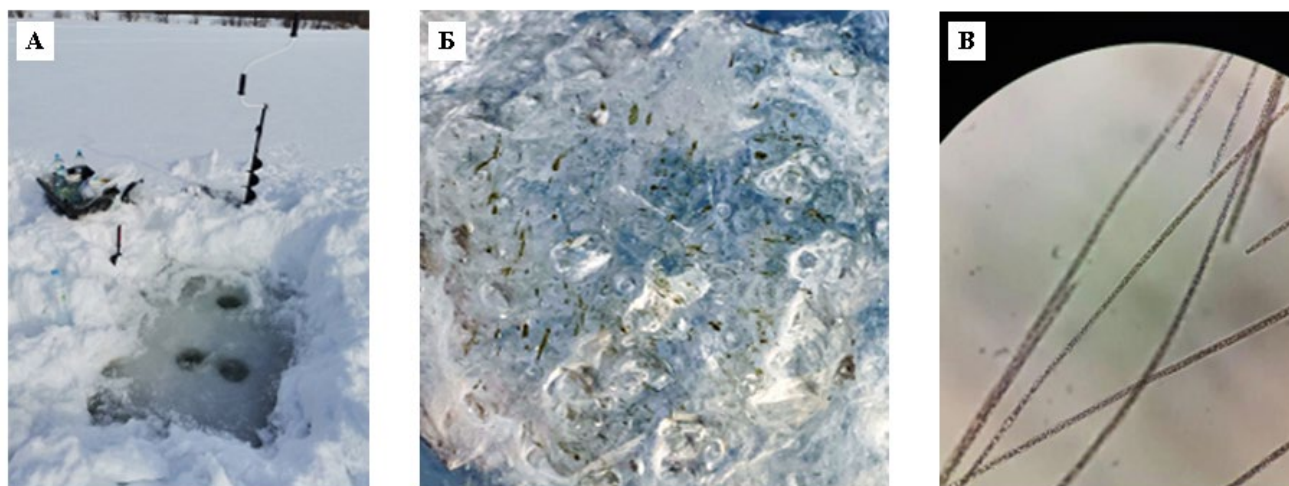


Рис.9. Станция отбора проб на озере Лунское в марте 2023 г. (А), кристаллическая фракция керна льда с вкраплениями цианобактерий (Б) и *Planktothrix agardhii* в микроскопических пробах (В).

2025). В непрозрачной (снеговой) фракции льда, где световой режим был наиболее лимитирован, структура сообщества оказалась более сбалансированной. Наряду с диатомеями (39% биомассы) здесь присутствовали разные группы фитофлагеллят – криптофитовые водоросли, прежде всего *Cryptomonas* cf. *curvata* Ehrenberg (22,5% биомассы), динофитовые (*Gymnodinium simile* Skuja — 19% биомассы) и зеленые водоросли (*Chlamydomonas* sp. — 10,6% биомассы).

В последующие месяцы происходило увеличение биомассы водорослей до более 3 г/м³ в непрозрачной фракции льда (Таблица 3) в марте месяце. Крeофитон становился более разнообразным, число видов в пробе возрастало до 50–55 таксонов. При этом комплекс доминирующих видов по-прежнему определялся диатомовыми водорослями, а в снеговой части – также представителями фитофлагеллят.

Для оценки межгодовых различий биомассы крeофитона использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Установлены значимые различия между годами как для непрозрачного ($N=10,74$, $p=0,005$), так и для прозрачного льда ($N=6,29$, $p=0,043$). Парные сравнения по Данну (Dunn, 1961) показали, что основное различие наблюдалось между 2023 и 2025 гг. ($p<0,05$ для обоих типов льда), что указывает на снижение биомассы в 2025 г. Внутри каждого года различия между прозрачным и непрозрачным льдом оказались незначимыми ($p>0,05$ во всех случаях). Тем не менее, выявленная нами вертикальная дискретность в распределении водорослей в толще льда также отмечалась и в других пресноводных озерах, например, в городских озерах Петрозаводска (Карелия) (Сластина и др., 2011), при этом максимальные концентрации водорослей могли наблюдаться как верхних, так и нижних слоях льда.

4. Заключение

Проведённые исследования фитопланктона пойменного озера Лунское в годы с различной фенологией зимы (2023, 2025 и 2026 гг.) продемонстрировали неоднозначность ответных реакций альгоценозов на климатические аномалии. Несмотря на отсутствие универсальной схемы сукцессии подлёдного фитопланктона для всех типов зимнего режима, можно констатировать значимую роль периода ледостава в функционировании экосистемы водоёма. Фенология зимы представляет собой комплексный процесс, зависящий от совокупности факторов: световых условий, определяемых прозрачностью ледового покрова и мощностью снега, газового режима и доступности биогенных элементов. Состав зимнего планктона представлен комплексом видов, обладающих схожими адаптациями к экстремальным условиям (низкой температуре и дефициту света), позволяющий выживать в таких условиях, и в отсутствие конкуренции формировать вспышки «цветения». В суровую и снежную зиму 2023 г. нами отмечалось «цветение» холодноводных цианобактерий комплекса S1 (*Planktothrix agardhii* и *Limnolthrix*

redekei). «Атлантизация» зимы (на примере 2025 г., с положительным индексом атмосферной циркуляции ЕА и слабым снежным покровом) не всегда стимулировала цианобактериальное «цветение», и могла провоцировать зимний паводковый пик развития (до 20 г/м³) миксотрофных криптоноад (*Cryptomonas* spp., *Komma caudata*), сопоставимый по биомассе с летними максимумами. В годы с устойчивым снежным покровом и низкой светопроницаемостью (2026 г.) продуктивность подлёдного фитопланктона была минимальной.

Ледовый покров выступает не только как физический барьер, но и как фильтр светового режима, а также как специфическая экологическая ниша для развития водорослей. В структуре льда происходит сезонная сукцессия: от «предшествующего» гетерогенного сообщества осеннего планктона в начале ледостава до формирования выраженных комплексов доминантов к концу зимы. Для водорослей льда характерна высокая межгодовая вариабельность и сезонная сукцессия. В мягкие зимы в отличие от холодных, происходит расслоение сообществ по горизонтам льда, что обусловлено появлением водной среды в верхних (снеговых) фракциях во время паводков, где активно развиваются жгутиковые формы (зелёные водоросли рода *Chlamydomonas*).

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 25-24-00573

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Список литературы

- Алекин О.А. 1946. К вопросу о химической классификации природных вод. Труды Научно-исследовательского учреждения Главного управления гидрометеорологической службы IV(32). Ленинград: Гидрометеиздат.
- Афони́на Е.Ю., Ташлыкова Н.А., Цыбекмитова Г.Ц. и др. 2017. Водоросли и беспозвоночные в пресноводном льду (Забайкальский край). Криосфера Земли 21(5): 60–68. DOI: [10.21782/EC1560-7496-2017-5\(60-68\)](https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5(60-68))
- Бабаназарова О.В., Кармайер Р., Сиделев С.И. и др. 2011. Структура фитопланктона и содержание микроцистина в высокоэвтрофном озере Неро. Водные ресурсы 38(2): 223–231.
- Баженова О.П., Коржова Л.В. 2014. Крeофитон озера Калач (Омская область). Сибирский экологический журнал 1: 61–68.
- Воденеева Е.Л., Кулизин П.В. 2019. Водоросли Мордовского заповедника (аннотированный список видов). Москва: Флора и фауна заповедников. 134.
- Гелашвили Д.Б., Охапкин А.Г., Доронина А.И. и др. 2005. Экологическое состояние водных объектов Нижнего Новгорода. Нижний Новгород: Издательство Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Генкал С.И., Комулайнен С.Ф. 2020. Диатомовые водоросли льда и подледной воды некоторых озер Карелии. Ботанический журнал 105(2): 159–168.

Голубков С.М. 2021. Влияние климатических колебаний на структуру и функционирование экосистем континентальных водоемов. Сибирский экологический журнал 1: 1–12.

Китаев Л.М. 2014. Изменчивость характеристик ледовых явлений бассейна Средней Волги. В: Труды VIII конференции «Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей». Москва: Институт водных проблем Российской академии наук, С. 411–423.

Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. Москва: Наука.

Корнева Л.Г. 2014. Инвазии чужеродных планктонных водорослей в пресные воды Голарктики (Обзор). Российский журнал биологических инвазий 1: 9–37.

Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф., Потахин М.С. и др. 2011. Структура криофитона озер города Петрозаводска. Труды Карельского научного центра РАН 4: 138–141.

Снитко Л.В. 2006. Динамика массовых видов фитопланктона озера Большой Кисегач (Южный Урал). Известия Челябинского научного центра УрО РАН 3: 6–10.

Старцева Н.А. 2002. Состав и структура фитопланктона малых водных объектов урбанизированного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода). Дис.... канд. биол. наук, Нижний Новгород, Россия.

Старцева Н.А., Гаврилко Д.Е., Охупкин А.Г. и др. 2026. Цианобактерии в альгоценозах малого водного объекта урбанизированного ландшафта (на примере озера Лунское, г. Нижний Новгород). Биология внутренних вод 19(3): 490–502.

Старцева Н.А., Охупкин А.Г. 2003. Состав и структура фитопланктона некоторых пойменных озер культурного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода). Биология внутренних вод 4: 35–42.

Ташлыкова Н.А. 2012. Водоросли ледовых сообществ озера Арахлей. Вестник КрасГАУ 1: 87–90.

Babanazarova O., Sidelev S., Schischeleva S. 2013. The structure of winter phytoplankton in Lake Nero, Russia, a hypertrophic lake dominated by Planktothrix-like cyanobacteria. Aquatic Biosystems 9: 18. DOI: [10.1186/2046-9063-9-18](https://doi.org/10.1186/2046-9063-9-18)

Bashenkhayeva M.V., Zakharova Yu.R., Petrova D.P. et al. 2015. Sub-ice microalgal and bacterial communities in freshwater Lake Baikal, Russia. Microbial Ecology 70(3): 751–765. DOI: [10.1007/s00248-015-0619-2](https://doi.org/10.1007/s00248-015-0619-2)

Bogatov V.V., Fedorovskiy A.S. 2016. Freshwater ecosystems of the southern region of the Russian Far East are undergoing extreme environmental change. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 417: 34. DOI: [10.1051/kmae/2016021](https://doi.org/10.1051/kmae/2016021)

Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C.S. et al. 2012. What drives the distribution of the bloom-forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? FEMS Microbiology Ecology 79(3): 594–607. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2011.01242.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01242.x)

Carey C.C., Ibelings B.W., Hoffmann E.P. et al. 2012. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. Water Research 46: 1394–1407.

Cavaliere E., Fournier I.B., Hazuková V. et al. 2021. The lake ice continuum concept: influence of winter conditions on energy and ecosystem dynamics. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 126(11): e2020JG006165. DOI: [10.1029/2020JG006165](https://doi.org/10.1029/2020JG006165)

Codd G.A., Morrison L.F., Metcalf J.S. 2005. Cyanobacterial toxins: Risk management for health protection. Toxicology and Applied Pharmacology 203: 264–272.

Dokulil M.T. 2014. Predicting summer surface water temperatures for large Austrian lakes in 2050 under climate change scenarios. Hydrobiologia 731: 19–29.

Dokulil M.T., Herzig A. 2009. An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria. Aquatic Ecology 43(3): 715–725.

Downing J.A., Watson S.B., McCauley E. 2001. Predicting cyanobacteria dominance in lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58(10): 1905–1908.

Dunn O.J. 1961. Multiple comparisons among means. Journal of the American Statistical Association 56(293): 52–64.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2026. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org>

Hampton S.E. et al. 2017. Ecology under lake ice. Ecology Letters 20(1): 98–111.

Ho J.C., Michalak A.M. 2017. Phytoplankton blooms in Lake Erie impacted by both long-term and springtime phosphorus loading. Journal of Great Lakes Research 43(3): 221–228.

Huertas I.E., Rouco M., López-Rodas V. et al. 2011. Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. Proceedings of the Royal Society B 278: 3534–3543.

Lenard T., Ejankowski W., Poniewozik M. 2019. Responses of phytoplankton communities in selected eutrophic lakes to variable weather conditions. Water 11: 1207. DOI: [10.3390/w11061207](https://doi.org/10.3390/w11061207)

Macário I.P.E., Castro B.B., Nunes M.I.S. et al. 2017. Stepwise strategy for monitoring toxic cyanobacterial blooms in lentic water bodies. Environmental Monitoring and Assessment 189(12): 620. DOI: [10.1007/s10661-017-6292-9](https://doi.org/10.1007/s10661-017-6292-9)

Nöges P., Adrian R., Anneville O. et al. 2010. The impact of variations in the climate on seasonal dynamics of phytoplankton. In: George D.G. (Ed.). The Impact of Climate Change on European Lakes. Aquatic Ecology Series 4. London: Springer Science + Business Media B.V., pp. 253–274.

Obertegger U., Flaim G., Corradini S. et al. 2022. Multiannual comparisons of summer and underice 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)

Okhupkin A.G., Sharagina E.M., Kulizin P.V. et al. 2022. Phytoplankton Community Structure in Highly-Mineralized Small Gypsum Karst Lake (Russia). Microorganisms 10: 386.

Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. Hydrobiologia 621: 1–19.

Pełechata A., Pełechaty M., Pukacz A. 2006. Cyanoprokaryota of shallow lakes of Lubuskie Lakeland (mid-western Poland). Oceanological and Hydrobiological Studies 35(1): 3–14.

Reinl K.L., Harris T.D., North R.L. et al. 2023. Blooms also like it cold. Limnology and Oceanography Letters 8(4): 546–564. DOI: [10.1002/lol2.10316](https://doi.org/10.1002/lol2.10316)

Reuter W., Müller C. 1993. New trends in photobiology: Adaptation of the photosynthetic apparatus of cyanobacteria to light and CO₂. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology 21: 3–27. DOI: [10.1016/1011-1344\(93\)80159-7](https://doi.org/10.1016/1011-1344(93)80159-7)

Reynolds C.S. 2006. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press.

Rücker J., Wiedner C., Zippel P. 1997. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnolthrix redekei* in eutrophic shallow lakes. Hydrobiologia 342: 107–115.

Salmaso N., Cerasino L. 2012. Long-term trends and fine year-to-year tuning of phytoplankton in large lakes are ruled

by eutrophication and atmospheric modes of variability. In: *Phytoplankton responses to human impacts at different scales*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 17–28.

Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M. et al. 2009. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology* 43: 609–616. DOI: [10.1007/s10452-009-9278-z](https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z)

Sharagina E.M., Kulizin P.V., Startseva N.A. et al. 2024. Dominant species and functional complexes of phytoplankton in some unique karst lakes of the Middle Volga basin. *Limnology and Freshwater Biology* 3: 195–220. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-3-195](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-3-195)

Sharma S., Blagrove K., Watson S.R. et al. 2020. Increased winter drownings in ice-covered regions with warmer winters. *PLoS ONE* 15(11): e0241222. DOI: [10.1371/journal.pone.0241222](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241222)

Søgaard D.H., Sorrell B.K., Sejr M.K. et al. 2021. An under-ice bloom of mixotrophic haptophytes in low nutrient and freshwater-influenced Arctic waters. *Scientific Reports* 11: 2915. DOI: [10.1038/s41598-021-82001-y](https://doi.org/10.1038/s41598-021-82001-y)

Thompson R., Kamenik C., Schmidt R. 2005. Ultra-sensitive Alpine lakes and climate change. *J. Limnol.* 64(2): 139–152.

Toporowska M., Pawlik-Skowrońska B., Krupa D. et al. 2010. Winter versus summer blooming of phytoplankton in a shallow lake: effect of hypertrophic conditions. *Polish Journal of Ecology* 58(1): 3–12.

Vodeneeva E., Pichugina Y., Zhurova D. et al. 2024. Epiplastic Algal Communities on Different Types of Polymers in Freshwater Bodies: A Short-Term Experiment in Karst Lakes. *Water* 16(22): 3288. DOI: [10.3390/w16223288](https://doi.org/10.3390/w16223288)

Vodeneeva E.L., Okhapkin A.G., Genkal S.I. et al. 2020. Composition, structure and distribution of the phytoplankton of highly mineralized karst lake. *Inland Water Biology* 13: 576–584. DOI: [10.1134/S1995082920040136](https://doi.org/10.1134/S1995082920040136)

Weenink E.F.J., Luimstra V.M., Schuurmans J.M. et al. 2015. Combatting cyanobacteria with hydrogen peroxide: a laboratory study on the consequences for phytoplankton community and diversity. *Frontiers in Microbiology* 6:714. DOI: [10.3389/fmicb.2015.00714](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00714)

Wejnerowski Ł., Rzymiski P., Kokociński M. et al. 2018. The structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone. *Ecotoxicology* 27: 752–760.

Zhang X., Wang Y., Li Z. et al. 2025. Substantial role of underice limnological processes in diatom dynamics in the alpine lakes of the Chinese Loess Plateau. *Ecosphere* 16(2): e70199. DOI: [10.1002/ecs2.70199](https://doi.org/10.1002/ecs2.70199)