

Влияние погодных условий на пространственную и сезонную динамику растворенных и взвешенных биогенных элементов в водной толще меромиктического озера Шира

Е. С. ЗАДЕРЕЕВ^{1,2}, А. П. ТОЛОМЕЕВ¹, А. В. ДРОБОТОВ¹, А. А. КОЛМАКОВА¹

¹ Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок
E-mail: egor@ibp.ru

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

Статья поступила 10.12.2013

АННОТАЦИЯ

В пелагиали соленого меромиктического озера Шира (Южная Сибирь) в разные годы (2007–2011) и сезоны измеряли глубины термоклина и редокс-зоны, содержание растворенных и взвешенных в сестоне углерода, азота и фосфора и оценивали связь значений этих параметров с вариацией температуры воздуха. Обнаружены положительные корреляции между температурой воздуха в предшествующий год и глубиной редокс-зоны зимой, температурой воздуха в апреле и глубиной термоклина летом. В миксолимнионе отношение общего азота к общему фосфору почти всегда превышало соотношение Рэтфилда (16 : 1), в разное время года и на разных глубинах наблюдался дефицит сестона по азоту и по фосфору. Количество сестона в миксолимнионе летом почти в два раза превышало такое зимой и находилось в прямой зависимости от глубины термоклина. Сестон монимолимниона был богат азотом и фосфором. Количество сестона в монимолимнионе в разные годы различалось и прямо зависело как от температуры воздуха в предыдущем году, так и от размера этой зоны.

Ключевые слова: меромиктическое озеро, погода, температурная стратификация, сестон, биогенные элементы, стехиометрические соотношения.

Вертикальная стратификация водной толщи оказывает существенное влияние на пространственное распределение гидробионтов, динамику и структуру трофической цепи в озерах [Degermendzhu et al., 2010]. Неоднородности в вертикальном распределении плотности воды (которые могут быть вызваны неоднородными распределениями температуры или солености) приводят к разделению толщи водоема на гидродинамически изолированные зоны. Такие зоны могут выступать в качестве барьеров для вертикальных

потоков вещества в водных экосистемах. Наиболее распространенным примером формирования гидродинамически изолированных зон является летняя температурная стратификация озер. В таких озерах зона металимниона (резкого падения температуры) выступает в качестве барьера для вертикального потока вещества в течение ограниченного промежутка времени [Kufel, Kalinowska, 1997].

Особый случай представляют собой меромиктические озера. В таких водоемах при-

донный слой водной толщи (монимолимнион) в течение длительного времени изолирован от обмена с верхними слоями (миксолимнионом). Чаще всего такая изоляция достигается за счет наличия градиента солености в водной толще. В то же время в достаточно глубоком меромиктическом озере в летнее время образуется температурный градиент, который располагается выше градиента солености. В результате в миксолимнионе возникает еще один вертикальный гидрофизический барьер. Таким образом, в подобных озерах водная толща в течение года разделена на несколько гидродинамически изолированных зон [Boehrer, Schultze, 2008].

Стратифицированные озера могут различаться стабильностью. Известно немало примеров перемешивания стабильно стратифицированных озер с последующим ухудшением качества воды из-за поступления депонированных в придонных слоях биогенных элементов в поверхностные воды [Miller et al., 1993]. С другой стороны, усиление стабильности стратификации может также приводить к изменению качества воды и продуктивности озера [Kaden, 2010]. Среди основных факторов, влияющих на стабильность стратификации, выделяют погодные и климатические условия и, в частности, в свете глобального изменения климата, температуру воздуха [Livingstone, 2003]. Вариации и изменения среднегодовых и среднесезонных температур приводят к смещению времени замерзания и схода льда, установления температурной стратификации [Fang, Stefan, 1999], изменению скоростей первичной и вторичной продукции [O'Reilly, 2003].

Натурные эксперименты в масштабах озера с вариацией погодных условий практически невозможны. Для ответа на вопрос о влиянии температуры воздуха на поведение стратифицированного озера можно либо анализировать длинные ряды наблюдений, либо проводить лабораторные или полевые эксперименты с мезокосмами с последующим масштабированием результатов на все озеро, либо имитировать эффект внешних факторов с помощью прогнозного моделирования. Каждый из этих подходов имеет свои недостатки. Мы предположили, что оценить влияние изменения погодных и, в первую оче-

редь, температурных условий на характер стратификации озера и динамику биогенных элементов в гидродинамически изолированных зонах можно на коротких интервалах времени. Для этого следует провести мониторинг на озере, расположенном в резко континентальном климате, где выражены вариации погодных условий. В случае существенной вариации погодных условий озеро даже в два смежных года будет развиваться в различных условиях, что позволит оценить влияние температуры и устойчивости стратификации на пространственное и сезонное распределение биогенных элементов в водной толще.

Цель данной работы – проведение мониторинга глубины перемешивания, летней температурной стратификации, сезонной и пространственной динамики растворенных и взвешенных форм биогенных элементов в толще меромиктического озера Ши́ра (Южная Сибирь) на протяжении нескольких последовательных лет и оценка влияния вариации погодных условий на эти параметры. Сформулированы несколько гипотез, требующих проверки: 1) погодные условия, и в первую очередь, температура воздуха оказывают влияние на характер стратификации водной толщи озера; 2) степень перемешивания водной толщи осенью и глубина миксолимниона должны влиять на концентрацию растворенных и взвешенных веществ в водной толще в последующий сезон; 3) глубина температурной стратификации водной толщи должна влиять на интенсивность образования органического вещества и степень его лимитирования различными биогенными элементами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования было озеро Ши́ра (54°30' с. ш., 90°12' в. д.). Бессточное меромиктическое соленое озеро (длина – 9,3 км; ширина – 5,3 км; площадь – 35,9 км²; средняя глубина – 11,2 м; максимальная глубина – 24 м (2007–2011 гг.)) с аноксигенным (содержание сероводорода около 0,6 мМ) монимолимнионом. Соленость воды в озере летом составляет 14–15 г/л в эпилимнионе и около 18 г/л в монимолимнионе (по данным 2007–2011 гг.). С точки зрения физико-хими-

ческой стратификации озеро разделено на миксолимнион и монимолимнион с резким изменением концентраций кислорода и сероводорода на границе между этими двумя слоями (редокс-зона). Глубина редокс-зоны в зависимости от сезона и года наблюдений колеблется в диапазоне глубин от 11 до 16 м. Основываясь на наших данных и литературных источниках можно сказать, что озеро, начиная как минимум с 1940-х гг., не перемещивалось до дна. Летом в толще воды над редокс-зоной устанавливается температурная стратификация с термоклином в диапазоне глубин от 4 до 8 м [Degermendzhy et al., 2010].

Отборы проб и измерения на озере проводили в 2007–2011 гг. в зимнее, весеннее, летнее и осеннее время. Точные даты и типы отборов проб и измерений, а также принадлежность даты отбора проб к условному сезону (зима, весна, лето или осень) для по-

следующих статистических анализов представлены в табл. 1.

Измерения вертикальных профилей температуры, проводимости, концентрации кислорода и редокс-потенциала воды осуществляли от поверхности до дна озера с интервалом в один метр с помощью погружного зонда YSI 6600 (YSI Corp., США). Интервал измерений уменьшали в зонах неоднородностей физико-химических факторов (термоклине и редокс-зоне) до 0,3–0,5 м.

В водной толще выделяли миксо- и монимолимнион. Границей между миксо- и монимолимнионом считали глубину редокс-зоны. Глубину редокс-зоны определяли на основании показаний датчика редокс-потенциала как глубину, на которой редокс-потенциал изменяется с положительного на отрицательный (среда из окисленной становится восстановленной).

Т а б л и ц а 1
Даты и типы отборов проб

Год	Дата отбора проб/сезон	Зонд YSI 6600	Растворенные биогенные элементы, P_{\min} , NO_3 , NO_2 , NH_4	Биогенные элементы в сестоне, С, N, P
2007	12.03/зима	X	X	X
	12.06/весна	X	X	X
	29.07/лето	X	X	X
	29.08/лето	X	X	X
2008	16.02/зима	X	X	X
	22.03/зима	X	X	X
	30.06/лето	X	X	X
	27.07/лето	X	X	X
	28.10/осень	X	X	X
2009	12.03/зима	X	X	X
	27.05/весна	X	X	X
	24.07/лето	X	–	–
	07.08/лето	X	X	X
2010	20.10/осень	X	X	X
	30.05/весна	X	–	–
	27.06/лето	–	–	X
	13.07/лето	X	–	X
	23.07/лето	X	–	–
	03.08/лето	X	–	X
2011	04.10/осень	X	–	X
	19.03/зима	X	–	X
	31.05/весна	X	–	X
	27.06/лето	X	–	–
	20.07/лето	X	–	X
	08.10/осень	X	–	X

В весеннее, летнее и осеннее время при формировании в озере температурной стратификации миксолимнион разделяли на эпи- и металимнион. Границей между эпи- и металимнионом считали глубину термоклина. Глубину термоклина определяли на основании расчета частоты Брандта – Вайсяля по формуле:

$$N^2 = \frac{-g}{\bar{\rho}} \frac{\partial \rho}{\partial z},$$

где g – ускорение свободного падения (м/с^2), $\bar{\rho}$ – средняя плотность воды для всей толщи воды (кг/м^3), ρ – плотность воды на определенной глубине (кг/м^3), z – глубина (м) [Физика океана, 1978]. Плотность воды рассчитывали на основании значений температуры, солености и давления по уравнениям [Гилл, 1986].

Отборы проб воды осуществляли в 2007–2009 гг. с помощью погружного 6-литрового батометра от поверхности до редокс-зоны с интервалом 1–2 м (в зависимости от погодных условий), от редокс-зоны до дна с интервалом 2–3 м (в зависимости от погодных условий); в 2010–2011 гг. – с помощью вакуумного насоса и погружного шланга с воронкой на конце (диаметр 10 см) в объеме 5 л от поверхности до дна с интервалами, сходными с отбором проб в предыдущие годы, батометром.

Для анализа концентраций в воде растворенных фосфора (P_{min}) и азота в составе различных форм (NH_4 , NO_3 , NO_2) использовали воду, предварительно профильтрованную через планктонную сеть с диаметром ячеек 115 мкм. Воду после отбора и фильтрации помещали в темный, охлаждаемый контейнер и транспортировали для анализов в лабораторию. От отбора проб до проведения анализов проходило от 1 до 2 сут. Содержание в воде растворенного фосфора (ортофосфата) и форм азота проводили стандартными гидрохимическими методами [Kalacheva et al., 2002].

Для анализа органического углерода, азота и фосфора в сестоне предварительно профильтрованную через планктонную сеть с диаметром ячеек 115 мкм воду фильтровали через стекловолоконный фильтр GF/F (Whatman) (для определения содержания углерода и азота) или мембранный ацетатный фильтр (Sartorius) с диаметром пор 0,45 мкм (для

определения содержания фосфора). Стекловолоконные фильтры предварительно прокаливали при температуре 400 °С в течение 4 ч. Мембранные фильтры предварительно кипятили в дистиллированной воде не менее 10 мин. После фильтрации фильтры высушивали и хранили в темном сухом месте до проведения анализов. Содержание углерода и азота измеряли с помощью элементного анализатора Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Италия) по методике, описанной в статье [Gladyshev et al., 2007]. Так как в воде соленого оз. Шири наблюдается высокое содержание неорганических соединений углерода, при анализе на фильтре обнаруживается до 20 % неорганического углерода (Рогозин, неопубликованные данные). С учетом этого, для определения содержания органического углерода данные, полученные с помощью элементного анализатора, умножали на поправочный коэффициент 0,8. Для определения содержания фосфора образцы окисляли с помощью персульфата, окрашивали с помощью молибдата аммония и измеряли коэффициент поглощения на длине волны 880 нм с помощью спектрофотометра в соответствии со Standard Methods [1989].

Концентрацию биогенных элементов (растворенных или взвешенных) в гидродинамически изолированных слоях воды (миксолимнион, включая эпи- и металимнион, и монолимнион) в разные сезоны (зима, весна, лето или осень) рассчитывали как среднее значение концентраций биогенных элементов на всех глубинах в данном слое в конкретный сезон. Общее содержание биогенных элементов в слое воды рассчитывали как произведение средней концентрации элемента в слое на толщину слоя. Общее содержание биогенных элементов под м^2 получали, суммируя общее содержание биогенных элементов во всех гидродинамически изолированных слоях. Анализ пространственных и временных неоднородностей в распределении биогенных элементов проводили с помощью многофакторного дисперсионного анализа в программе STATISTICA 7.0. При анализе в качестве зависимой переменной использовали концентрацию или общее содержание биогенного элемента, в качестве влияющих факторов – “сезон” (зима, весна, лето, осень) и “глубина” (эпилимнион, металимнион, мони-

молимнион) для концентраций; “сезон”, “глубина” и “год” (2007–2011) для общего содержания биогенного элемента в слое.

Молярные соотношения биогенных элементов C : N, C : P и N : P в сестоне, а также соотношение общего количества растворенного и взвешенного азота (N_{tot}) к общему количеству растворенного и взвешенного фосфора (P_{tot}) рассчитывали для каждой пробы, затем получали средние значения для разных зон и сезонов и анализировали влияние глубины и сезона с помощью многофакторного дисперсионного анализа в программе STATISTICA 7.0.

Ряды погодных данных в районе оз. Ши́ра за 2006–2010 гг. были взяты с сайта <http://meteo.infospace.ru/>. Погодные данные за 2011 г. были недоступны. Для оценки вариабельности погодных условий и последующей оценки влияния погодной изменчивости на стратификацию и биоту озера сначала рассчитывались среднемесячные, а на их основе среднесезонные и среднегодовые значения температур воздуха (рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стратификация водной толщи. На протяжении всего периода наблюдений оз. Ши́ра оставалось меромиктичным, в озере наблюдался аноксигенный монимолимнион (рис. 2). Характерные для стратифицированного ме-

ромиктического озера параметры – глубины термоклина и редокс-зоны изменялись в широком диапазоне. Примечательно, что и минимальная (2009 г.) и максимальная (2010 г.) за период наблюдений глубины расположения редокс-зоны были зафиксированы в августе. Средние за 5 лет наблюдений значения глубины редокс-зоны уменьшались в течение года: для зимы глубина редокс-зоны составила $14,47 \pm 0,84$, лета – $13,57 \pm 0,54$ и осени – $12,73 \pm 0,86$ м. Однако разница между глубинами расположения редокс-зоны в разные сезоны была статистически недостоверной (ANOVA, $p = 0,41$).

В летнее время в оз. Ши́ра наблюдалась температурная стратификация оксигенной толщи. В разные годы размер металимниона и глубина термоклина в схожие даты отбора проб различались. Несмотря на сезонные различия, для всех годов наблюдается тенденция увеличения глубины термоклина в течение летнего сезона (см. рис. 2).

При поиске взаимосвязей между вариацией температуры и стратификацией водной толщи мы обнаружили достоверную положительную корреляцию ($r = 0,96$; $p = 0,04$) между средней температурой воздуха в апреле и глубиной термоклина в конце июля – начале августа (рис. 3). Что касается влияния погодных условий на глубину редокс-зоны, то мы обнаружили достоверную положительную корреляцию ($r = 0,95$; $p = 0,01$) между

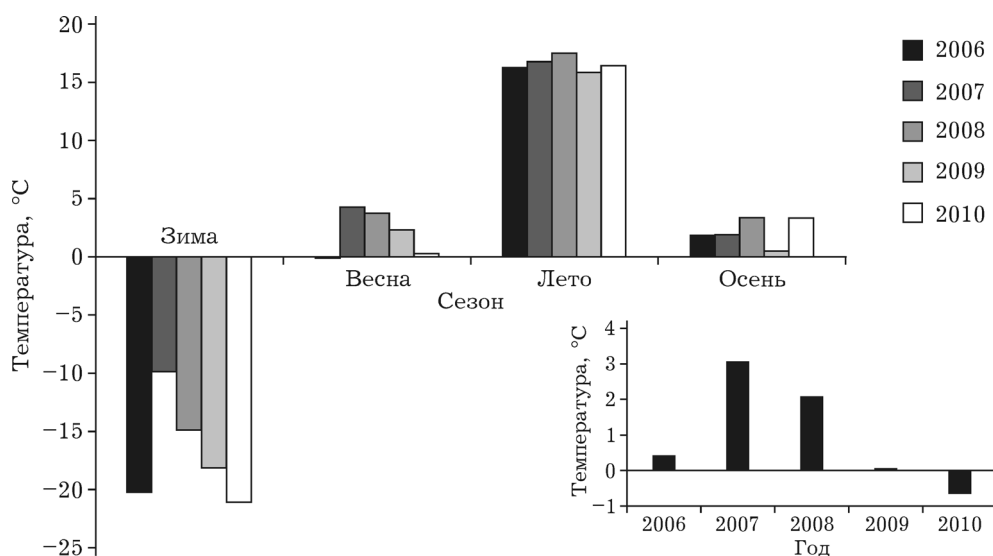


Рис. 1. Среднесезонные и среднегодовые температуры воздуха в районе оз. Ши́ра

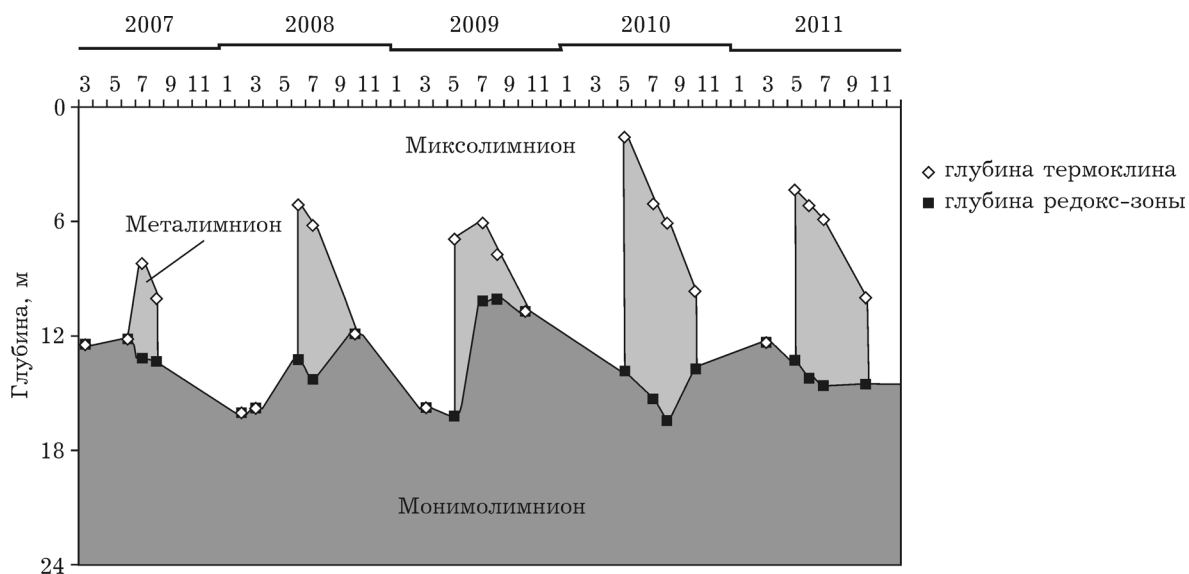


Рис. 2. Сезонная динамика глубины термоклина и редокс-зоны в оз. Ши́ра в 2007–2011 гг.

средней температурой воздуха в предшествующий год и глубиной редокс-зоны зимой (рис. 4).

Растворенные биогенные элементы (азот и фосфор). Двухфакторный дисперсионный анализ показал значимые воздействия на сезонную динамику и вертикальное распределение концентраций растворенных азота и фосфора в водной толще озера (табл. 2). Совместный эффект факторов сезона и глубины был достоверным ($p < 0,001$) для обоих элементов за счет более высоких концентраций как форм азота, так и растворенного фосфора в монимолимнионе зимой и осенью по сравнению с весенними и летними концентрациями. Для растворенных форм азота

в летнее время наблюдалась тенденция роста концентрации с глубиной. В целом эффект глубины для растворенных форм азота был достоверным ($p < 0,001$), так как концентрации в миксолимнионе были ниже, чем в монимолимнионе. Для концентраций растворенного фосфора также был достоверным эффект сезона ($p < 0,001$), так как зимние и осенние концентрации были достоверно выше весенних и летних. В весеннее и летнее время концентрации растворенного фосфора были крайне низкими во всей водной толще.

Концентрации и стехиометрические соотношения углерода, азота и фосфора в осетоне. Двухфакторный дисперсионный ана-

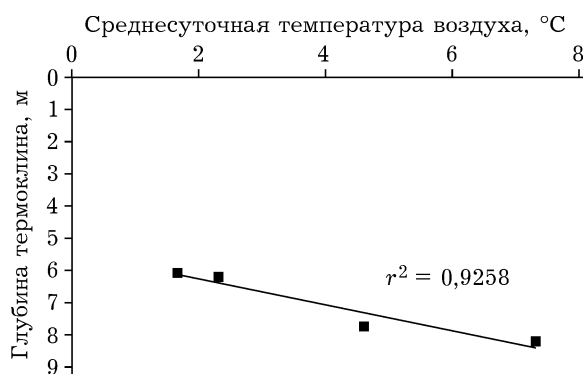


Рис. 3. Связь между глубиной термоклина в оз. Ши́ра в середине вегетационного сезона (конец июля – начало августа) и среднесуточной температурой воздуха в апреле того же года

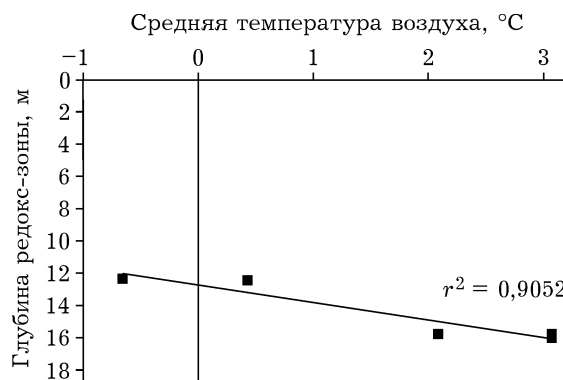


Рис. 4. Связь между глубиной редокс-зоны в оз. Ши́ра зимой и среднегодовой температурой воздуха в предшествующий календарный год

Т а б л и ц а 2

Концентрации (мг/л ± S.E.) биогенных элементов, растворенных в воде и взвешенных в сестоне в пелагиали оз. Шира

Элемент	Сезон	Миксолимнион*		Монимолимнион
		эпилимнион	металимнион	
Растворенные				
P _{min}	Зима	0,007 ± 0,001		0,043 ± 0,013
	Весна	0,008 ± 0,001	0,009 ± 0,001	0,009
	Лето	0,004 ± 0,001	0,003 ± 0,001	0,004 ± 0,001
	Осень	0,012 ± 0,002		0,046 ± 0,016
NH ₄ + NO ₃ + NO ₂	Зима	0,22 ± 0,02		0,86 ± 0,31
	Весна	0,07 ± 0,01	0,15 ± 0,03	0,10 ± 0,03
	Лето	0,07 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,16 ± 0,04
	Осень	0,04 ± 0,01		0,51 ± 0,27
Взвешенные				
C	Зима	1,07 ± 0,09		2,05 ± 0,20
	Весна	1,23 ± 0,07	1,18 ± 0,03	1,86 ± 0,13
	Лето	1,57 ± 0,05	1,83 ± 0,10	1,95 ± 0,09
	Осень	1,10 ± 0,03	2,53 ± 0,45	1,78 ± 0,08
N	Зима	0,13 ± 0,01		0,37 ± 0,06
	Весна	0,23 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,48 ± 0,04
	Лето	0,29 ± 0,02	0,38 ± 0,02	0,48 ± 0,04
	Осень	0,19 ± 0,02	0,69 ± 0,16	0,43 ± 0,03
P	Зима	0,022 ± 0,007		0,061 ± 0,008
	Весна	0,024 ± 0,003	0,027 ± 0,002	0,069 ± 0,007
	Лето	0,021 ± 0,001	0,032 ± 0,001	0,067 ± 0,005
	Осень	0,019 ± 0,001	0,029 ± 0,004	0,096 ± 0,020

* В весеннее, летнее и осеннее время миксолимнион разделен термоклинном на эпи- и металимнион.

лиз показал следующие значимые воздействия на сезонную динамику и вертикальное распределение концентраций взвешенного углерода, азота и фосфора в сестоне (см. табл. 2).

Для органического углерода в сестоне эффект сезона был достоверным ($p < 0,001$) за счет более высоких летних концентраций, эффект глубины был достоверным ($p < 0,001$) за счет более низких концентраций в эпилимнионе и, наконец, совместный эффект глубины и сезона был достоверным ($p < 0,001$) за счет низких концентраций органического углерода сестона в металимнионе весной.

Для органического азота в целом зафиксированные эффекты были сходными: эффект сезона был достоверным ($p < 0,001$) за счет более высоких летних и осенних концентраций, эффект глубины был достоверным ($p < 0,001$) за счет более низких кон-

центраций в эпилимнионе, совместный эффект глубины и сезона был достоверным ($p < 0,001$) за счет низких концентраций органического азота сестона в металимнионе весной.

Для органического фосфора в сестоне картина была совершенно другой. Эффект сезона и взаимодействие сезона и глубины были недостоверными. Достоверным был лишь эффект глубины ($p < 0,001$), так как концентрации взвешенного органического фосфора в сестоне в эпи- и металимнионе были меньше, чем в гиполимнионе. Таким образом концентрации взвешенного органического фосфора в миксолимнионе не испытывали существенных изменений и во все сезоны находились на крайне низком уровне. В летнее время концентрация взвешенного органического фосфора в металимнионе превышала таковую в эпилимнионе.

Молярные стехиометрические соотношения (\pm S.E.) взвешенных биогенных элементов в сестоне и суммарного количества взвешенных и растворенных биогенных элементов ($N_{tot} : P_{tot}$) в пелагиали оз. Шира

Соотношение	Сезон	Миксолимнион*		Монимолимнион
		эпилимнион	металимнион	
C : N	Зима	10,66 \pm 1,39		8,49 \pm 1,25
	Весна	7,75 \pm 1,10	8,23 \pm 1,13	6,61 \pm 0,98
	Лето	7,56 \pm 0,58	6,14 \pm 0,36	5,91 \pm 0,57
	Осень	8,27 \pm 0,78	5,54 \pm 1,29	5,42 \pm 0,44
C : P	Зима	171,63 \pm 14,05		95,71 \pm 8,50
	Весна	154,37 \pm 15,29	119,48 \pm 8,86	79,00 \pm 8,55
	Лето	214,44 \pm 16,91	157,15 \pm 12,69	94,09 \pm 12,46
	Осень	172,63 \pm 12,96	179,88 \pm 14,82	63,43 \pm 7,37
N : P	Зима	18,84 \pm 1,69		13,14 \pm 1,39
	Весна	28,05 \pm 5,14	19,08 \pm 3,09	14,42 \pm 1,88
	Лето	33,33 \pm 3,49	26,59 \pm 1,49	18,52 \pm 1,85
	Осень	19,77 \pm 2,05	26,92 \pm 9,58	11,48 \pm 1,52
$N_{tot} : P_{tot}$	Зима	34,05 \pm 6,04		44,86 \pm 16,11
	Весна	22,00 \pm 4,18	10,92 \pm 0,86	23,56 \pm 3,32
	Лето	41,68 \pm 6,55	34,03 \pm 2,57	27,23 \pm 2,88
	Осень	15,87 \pm 2,55	14,43 \pm 2,22	

* В весеннее, летнее и осеннее время миксолимнион разделен термоклином на эпи- и металимнион.

Сезонные различия концентраций органических углерода, азота и фосфора хорошо видны при анализе стехиометрических соотношений между этими элементами (табл. 3). Для соотношения C : N при проведении многофакторного дисперсионного анализа достоверным ($p = 0,002$) был только эффект глубины: соотношение C : N в сестоне в эпилимнионе было больше, чем в мета- и монимолимнионе. Для соотношения C : P в сестоне достоверными были эффекты сезона ($p = 0,016$) и глубины ($p < 0,001$). Соотношение C : P в сестоне во все сезоны уменьшалось с глубиной, минимальное относительное содержание фосфора в сестоне наблюдалось летом. Для соотношения N : P в сестоне достоверными ($p < 0,01$) были эффекты сезона и глубины. Соотношение N : P во все сезоны в монимолимнионе было меньше, чем в миксолимнионе, соотношение N : P в летнее время на всех глубинах было больше, чем в другие сезоны.

При двухфакторном дисперсионном анализе соотношения общего количества азота к общему количеству фосфора достоверным ($p = 0,006$) оказался лишь эффект сезона.

Зимой и летом отношение $N_{tot} : P_{tot}$ превышало таковое весной и осенью.

Общее содержание в водной толще органического углерода в сестоне. Для оценки общей продуктивности экосистемы важно знать общее содержание органического углерода в столбе воды (рис. 5). Дисперсионный анализ (main effects ANOVA) показал достоверное воздействие как сезона ($p < 0,001$), так и года ($p < 0,001$) на общее содержание органического углерода в сестоне в толще воды озера. Наивысшее содержание органического углерода в сестоне в озере было зафиксировано в 2007 г. Общее количество органического углерода сестона в толще воды летом достоверно отличалось от такового зимой.

Увеличение общего количества органического углерода в столбе воды летом происходило за счет почти двукратного увеличения его содержания в миксолимнионе (эффект сезона был достоверным ($p < 0,01$)). Содержание органического углерода в миксолимнионе между разными годами не отличалось между собой.

В то же время для общего содержания органического углерода в монимолимнионе

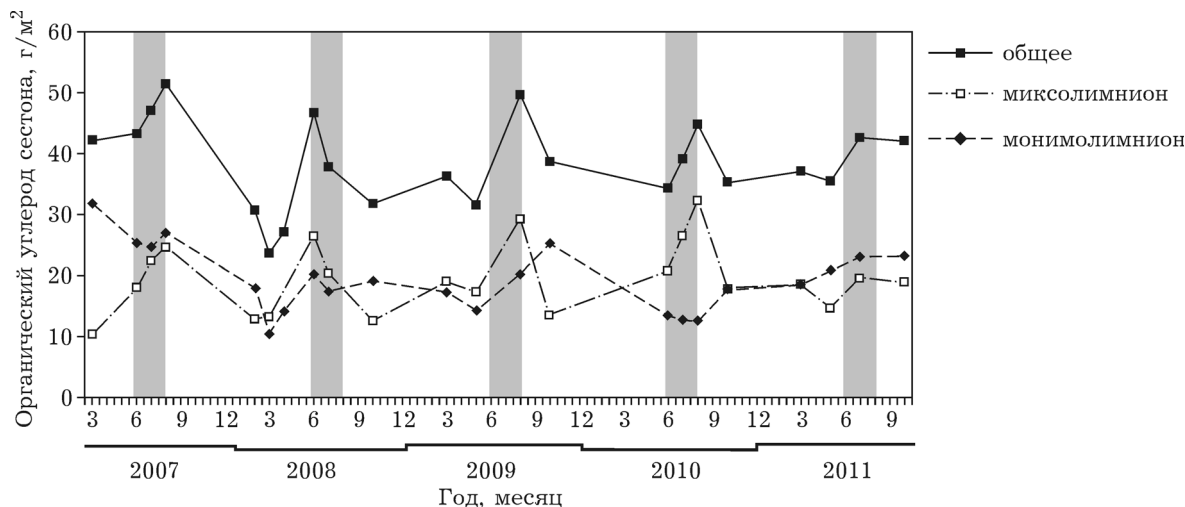


Рис. 5. Многолетняя динамика содержания органического углерода в сестоне ($\text{г}/\text{м}^2$) во всем столбе воды, а также в миксо- и монимолимнионе в пелагиали оз. Шира

картина была противоположной. Эффект сезона был недостоверным (то есть в разные сезоны под редокс-зоной в озере обнаруживалось одинаковое количество органического углерода). А вот эффект года был достоверным ($p < 0,001$): максимальное количество органического углерода в монимолимнионе наблюдалось в 2007 и 2011 гг. (количество органического углерода в монимолимнионе в 2007 г. превышало таковое в 2008, 2009 и 2010 гг., в 2011 г. – превышало таковое в 2010 г.).

Предполагая, что сезонные и межгодовые вариации в общем количестве органическо-

го углерода в водной толще зависят от вариаций температуры воздуха и глубины стратификации, мы оценили связь между этими параметрами.

Мы обнаружили достоверную положительную корреляцию ($r = 0,89$; $p = 0,007$) между температурой воздуха в предшествующий год и количеством органического углерода в монимолимнионе в летнее время. Между средней температурой воздуха в предшествующий год и количеством сестона в миксолимнионе отрицательная корреляция была высокой, но недостоверной ($r = -0,72$; $p = 0,07$) (рис. 6).

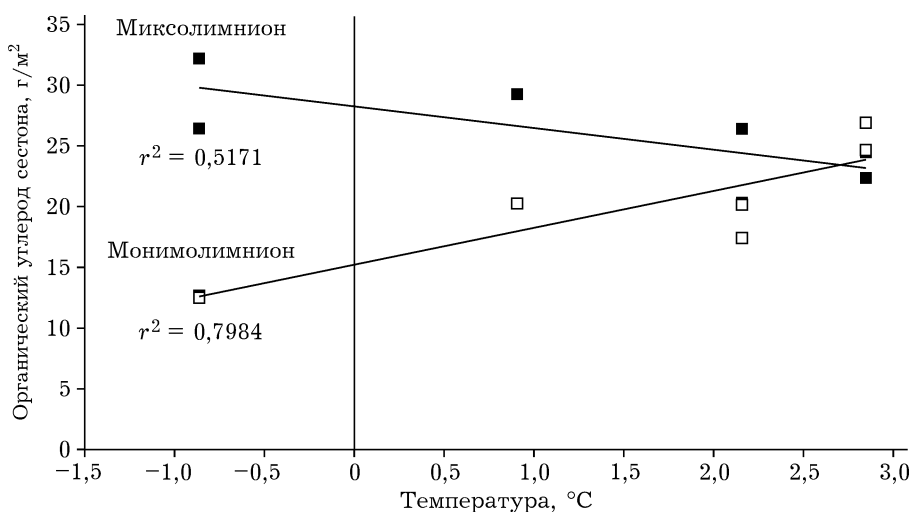


Рис. 6. Корреляция между содержанием органического углерода в сестоне в пелагиали оз. Шира в середине вегетационного сезона (июль – август) и среднегодовой температурой воздуха в предшествующий астрономический год

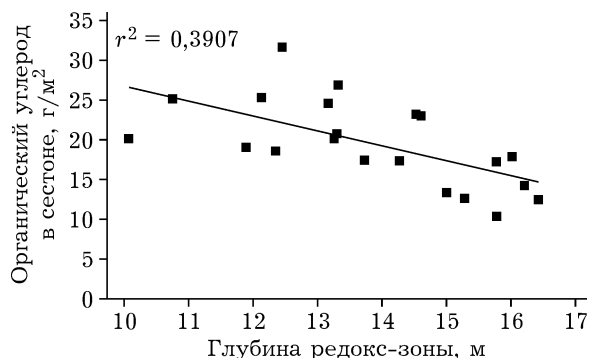


Рис. 7. Корреляция между глубиной редокс-зоны и содержанием органического углерода в сестононе в мимимолимнионе оз. Шира

При анализе сезонных и межсезонных корреляций между глубиной редокс-зоны и содержанием органического углерода в миксолимнионе не было обнаружено достоверных корреляций. При этом достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,62$; $p = 0,002$) наблюдалась между глубиной редокс-зоны и количеством органического углерода в мимимолимнионе (рис. 7).

При анализе влияния глубины летней температурной стратификации на количество биогенного углерода в гидродинамически изолированных зонах оксигенной толщи (эпи- и металимнионе) была обнаружена (рис. 8) достоверная положительная корреляция ($r = 0,84$; $p = 0,005$) между глубиной термоклина и количеством сестонона в эпилимнионе, отрицательная корреляция между количеством

сестонона в металимнионе и глубиной термоклина была недостоверной ($r = -0,60$; $p = 0,09$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Стратификация водной толщи и ее связь с вариацией погодных условий. В 2006–2010 гг. в районе озера Шира наблюдалась высокая вариабельность среднегодовой и среднесезонной температур воздуха. Диапазон колебаний среднегодовых температур за 5 лет составил 3,7 °С. Среди сезонов наименьшая вариабельность была зафиксирована летом, наибольшая – зимой и весной. Именно весенние и осенние погодные условия влияют на такие ключевые для стратификации озера моменты, как времена схода льда и установления температурной стратификации, осеннего перемешивания и установления на озере льда [Fang, Stefan, 1999]. Это дает основания предполагать, что характер стратификации водной толщи в исследуемый период будет варьировать и, возможно, зависеть от погодных условий.

Годичный цикл стратификации в оз. Шира, представленный в этой работе, соответствует и дополняет описанную ранее последовательность событий [Rogozin et al., 2010]. После схода льда в озере образуется поверхностный распресненный слой, препятствующий перемешиванию озера. В это же время в озере формируется термоклин, глубина которого увеличивается в течение летнего се-

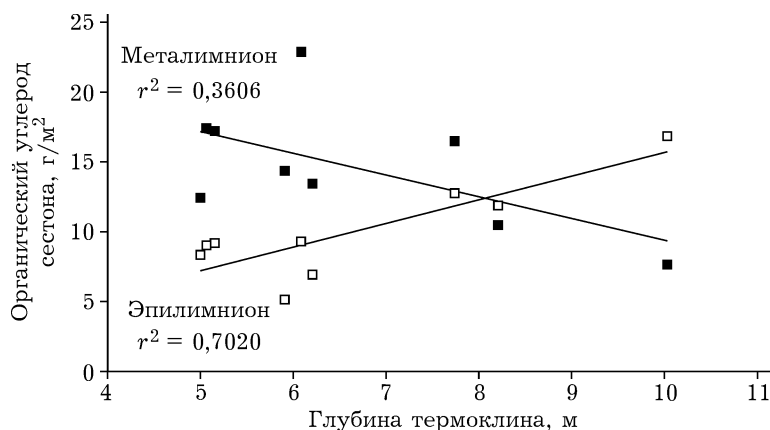


Рис. 8. Корреляция между содержанием органического углерода сестонона в гидродинамически изолированных зонах миксолимниона (эпи- и металимнионе) в пелагиали оз. Шира в период температурной стратификации миксолимниона и глубиной термоклина

зона. Осенью с уменьшением температур и усилением ветров термоклин опускается ниже, температура эпилимниона падает и происходит перемешивание оксигенной толщи. В это время в озере совпадают глубины термоклина и редокс-зоны. После установления льда озеро остается меромиктичным с редокс-зоной на глубине, зависящей от осенних условий перемешивания. Весной после схода льда цикл повторяется. Подобное поддержание стабильных меромиктичных условий за счет ежегодного поступления на поверхность озера пресной (или менее соленой) воды типично для многих озер [Boehrer et al., 2014].

Наши данные вносят два существенных дополнения в эту картину. Данные показывают, что глубина термоклина в летнее время зависит от температуры воздуха весной. Вероятно, температура в апреле служит хорошим индикатором времени схода льда и последующего установления в озере температурной стратификации. Чем теплее апрель, тем раньше с озера сходит лед и тем быстрее в озере устанавливается температурная стратификация. Позиция термоклина в середине лета по нашим данным в целом определяется трендом плавного увеличения его глубины. В результате, чем раньше с озера сошел лед и/или чем теплее озеро было в мае, тем глубже будет термоклин к середине лета.

Также мы показали связь между температурой воздуха в предшествующий год и глубиной редокс-зоны зимой. Можно предположить, что в более теплый год озеро замерзает позже. Это позволяет осенью миксолимниону перемешаться глубже, чем в более холодный год, что и приводит к более глубокой редокс-зоне. В целом это противоречит наблюдениям [Rogozin et al., 2010], которые показали, что осенние температуры и сила ветра не влияют на глубину редокс-зоны зимой. Возможно, требуются более длинные ряды данных или более частые измерения для установления связи между глубиной редокс-зоны в разное время года и погодными факторами.

Полученные данные с одной стороны в целом соответствуют современным представлениям о влиянии повышения температуры

на динамику стратификации водной толщи [Fang, Stefan, 1999]. Более высокие температуры должны приводить к более раннему сходу льда и более устойчивой стратификации, что косвенно подтверждает связь между температурой в апреле и глубиной термоклина летом. С другой стороны поведение меромиктического озера под действием различных погодных условий более сложное. Усиливая температурную стратификацию за счет эффекта ранней весны, более теплые года могут приводить к более позднему замерзанию озера за счет эффекта “поздней осени”. Это может привести к более глубокому осеннему перемешиванию и разрушению условий меромиктии. Детальные исследования устойчивости меромиктии в условиях изменяющегося климата – предмет отдельных исследований.

Стехиометрические соотношения биогенных элементов и оценка лимитирующих первичную продукцию биогенных элементов. Полученные данные о концентрациях растворенных форм азота и фосфора не дают ответа на вопрос, какой из элементов лимитирует продукцию органического вещества в оз. Ши́ра. Что касается растворенного фосфора, то в литературе отмечается [Corell, 1998], что концентрации фосфора в форме ортофосфата в несколько микрограмм на литр (сопоставимые концентрации зафиксированы нами и в оз. Ши́ра) может быть достаточно для поддержания продукции органического вещества при достаточной скорости круговорота фосфора. Таким образом, концентрация растворенного минерального фосфора не говорит о трофическом статусе озера, для этого нужно знать общее содержание фосфора в столбе воды. С другой стороны, согласно теореме об аутостабилизации лимитирующего рост сообщества фактора [Degermendzhi, 2010], концентрация вещества, лимитирующего рост сообщества, должна быть постоянной. Ни один из растворенных биогенных элементов в нашем случае так себя не ведет.

Для оценки дефицита биогенных элементов в сестоне Guildford and Necky [2000] предложили ряд индикаторов. В частности, об отсутствии дефицита азота можно говорить, когда в составе сестона соотношение

$C : N < 8,3$, о дефиците фосфора – когда соотношения $C : P < 129$, $N : P < 22$. Эти соотношения в мнимомolimнионе оз. Шири были всегда меньше или близки к указанным порогам. То есть сестон оз. Шири в придонных, перемешиваемых водах относительно богат азотом и фосфором. Что касается миксолимниона, то практически для всех глубин и сезонов наблюдался дефицит фосфора и реже азота, что указывает на возможность лимитирования первичной продукции в озере в разное время года и на разных глубинах разными биогенными элементами. Стоит отметить, что для фосфора потенциальная степень лимитирования была максимальной в летнее время в эпилимнионе и уменьшалась с глубиной. То есть как термоклин, так и редокс-зона служат эффективными барьерами препятствующими поступлению биогенных элементов в верхние слои озера.

Особый интерес представляет анализ соотношения общего количества азота к общему количеству фосфора. Общее количество азота и фосфора можно использовать как индикатор доступного для первичных продуцентов пула биогенных элементов, а их соотношение как индикатор лимитирующей первичную продукцию биогенного элемента [Guildford, Hecky, 2000]. В целом соотношение $N_{tot} : P_{tot}$ в водной толще оз. Шири во все сезоны (кроме осени и весеннего металимниона) превышало соотношение Рэтфилда 16 : 1, что типично для многих морских и озерных экосистем [Guildford, Hecky, 2000]. Согласно данным Guildford, Hecky [2000] лимитирование азотом в водных экосистемах начинается при соотношении $N_{tot} : P_{tot} < 20$, лимитирование фосфором при $N_{tot} : P_{tot} > 50$, при промежуточных значениях этого соотношения возможно лимитирование как одним, так и другим элементом. В нашем случае можно говорить о лимитировании азотом осенью и, возможно, весной. В остальные сезоны первичная продукция могла быть лимитирована как азотом, так и фосфором.

Общее количество органического углерода в сестоне и его связь с вариациями погоды и глубины стратификации озера. Органический углерод сестона является одним из

основных источников органического углерода в водной экосистеме. В нашем случае он включает в себя как живой (фитопланктон, бактериопланктон), так и неживой (детрит, пеллеты, различные органические агрегаты) материал в размерном диапазоне от 0,7 до 115 мкм. Содержание органического углерода в сестоне в миксолимнионе, по данным [Gladyshev et al., 2007], коррелирует с содержанием углерода в фитопланктоне в толще воды. Что касается мнимомolimниона, то содержание органического углерода в сестоне в этом слое оз. Шири будет связано как с биомассой хемоавтотрофного бактериального сообщества мнимомolimниона [Korylov et al., 2002], так и с количеством мертвого органического вещества, осевшего из миксолимниона в мнимомolimнион.

Количество и концентрации сестона в толще воды оз. Шири различаются в разные годы, сезоны и на разных горизонтах. В целом общее количество сестона в мнимомolimнионе озера остается постоянными в течение года, но различается между собой в разные годы. При этом концентрации сестона в мнимомolimнионе практически всегда превышают таковые в миксолимнионе. С одной стороны, мнимомolimнион не вовлекается в сезонное перемешивание и является своеобразным аккумулятором оседающего из миксолимниона продуцируемого там органического вещества. Можно предположить, что межгодовые вариации количества органического вещества в мнимомolimнионе зависят от вариации интенсивности продукции органического вещества в миксолимнионе, которые, в свою очередь, зависят от погодных условий. Косвенным подтверждением этого является показанная нами положительная связь между содержанием органического углерода в мнимомolimнионе и температурой воздуха в предшествующий год.

Кроме того, в мнимомolimнионе меромиктического оз. Шири активно протекают хемоавтотрофные процессы биосинтеза [Korylov et al., 2002], которые вносят свой вклад в количество сестона. В этом случае количество органического углерода в мнимомolimнионе должно зависеть и от размера этой зоны. Данная зависимость также обнаружена нами.

Общее количество сестона в монимолимнионе не всегда превышает таковое в миксолимнионе. Это связано с тем, что концентрация и общее количество сестона в миксолимнионе сильно зависят от времени года. Максимальные концентрации и количества сестона в миксолимнионе наблюдаются в летнее время, что, очевидно, связано с пиком автотрофной продукции. Вместе с тем наша гипотеза о связи между глубиной перемешивания озера осенью и продукцией следующим летом не подтвердилась.

Мы предполагали, что глубина осеннего перемешивания озера может влиять на продукцию органического вещества в миксолимнионе в последующий год. Мы показали, что чем теплее был год, тем глубже расположена редокс-зона зимой следующего года. Учитывая, что концентрации биогенных элементов в монимолимнионе всегда превышают таковые в миксолимнионе, при заглублении редокс-зоны осенью и зимой стоит ожидать весеннего выноса биогенных элементов в верхние слои воды. Казалось бы, это должно приводить к повышенной продукции органического вещества в следующем сезоне. Однако чем теплее был год, тем меньше сестона в следующем году обнаруживалось в миксолимнионе. Получается, что общее количество сестона в столбе воды летом является почти постоянной величиной (по крайней мере, в период наблюдений), тогда как его количество в миксо- или монимолимнионе коррелирует с температурой в предшествующий год.

В летнее время на пути оседающего органического вещества есть два гидрофизических барьера – термоклин и редокс-зона. В подтверждение эффективного расслоения водной толщи и по концентрации органического вещества, в это время наблюдалось плавное увеличение концентрации сестона с глубиной: минимальная наблюдалась в эпилимнионе и превышающие ее, сравнимые между собой в мета- и монимолимнионе. Положительная корреляция между количеством биогенного углерода в эпилимнионе и глубиной термоклина указывает на то, что количество образованного органического вещества в фотической, перемешиваемой и теплой толще воды при небольших разме-

рах эпилимниона (диапазон глубин от 5 до 10 м) зависит от ее размера. Это соответствует данным о связи между размером этой зоны в указанном диапазоне глубин термоклина с биомассой фитопланктона [Diehl, 2002].

Между размером металимниона и количеством сестона в этой зоне корреляция была недостоверной. То есть содержание органического углерода определялось не размером металимниона, а интенсивностью внутриэкосистемных процессов. В целом содержание сестона в металимнионе зависит от двух процессов – автотрофной продукции в этой зоне и потока оседающего органического вещества из эпилимниона. Скорости осадения мертвого органического вещества и органического вещества в составе фитопланктона резко замедляются с переходом из поверхностных перемешиваемых вод в слои под термоклином и хемоклином [Ott, 2005]. Ранее с использованием математической модели экосистемы оз. Шира [Prokopenko et al., 2010] было показано, что глубинный пик фитопланктона в озере в первую очередь связан с процессами оседания клеток водорослей. Натурные данные подтверждают эту закономерность – концентрации сестона в металимнионе растут с минимальных весной до максимальных осенью. Также в металимнионе ранее мы зафиксировали пик доминирующих в биомассе зоопланктона рачков *Arctodiaptomus salinus* [Zadereev, Tolomeyev, 2007] и амфипод *Gammarus lacustris* [Degermendzhy et al., 2010]. Экскретируемое ими взвешенное органическое вещество (пеллеты) также могут вносить вклад в повышенное содержание сестона в этой зоне. Тот факт, что высокий вклад в повышенные концентрации органического углерода в металимнионе вносят процессы оседания, подтверждают и стехиометрические соотношения углерода к азоту и фосфору. Сестон эпилимниона более беден биогенными элементами, чем металимнион, что указывает на обеднение верхних слоев за счет оседания органического вещества под термоклин.

Влияние вариации температуры воздуха не может объяснить всех особенностей стратификации и вариабельности количества сестона в толще воды озера. И другие погод-

ные факторы, в частности сила и направление ветра, облачность, будут оказывать влияние на характер стратификации и интенсивность процессов образования и перераспределения органического вещества. Кроме лимитирования продукции органического вещества биогенными элементами и физико-химическими условиями (bottom-up контроль), количество органического вещества может контролироваться прессом хищников (top-down контроль). Для анализа динамики сестона в озере, скорее всего, необходимо учитывать влияние зоопланктона. С другой стороны, особенности вертикального распределения сестона и стратификации и стехиометрических соотношений биогенных элементов сестона сами по себе могут влиять на распределение и рост зоопланктона [Толомеев и др., 2012; Cantin et al., 2011]. Относительная стабильность межгодовых значений концентраций и биомасс растворенных и взвешенных биогенных элементов, схожий характер сезонных изменений, обнаруженные корреляции между биотическими и абиотическими параметрами и их обоснования, несмотря на малый временной ряд представленных данных (5 лет), дают основания предполагать, что обнаруженные закономерности могут иметь более общий характер. Более длинные ряды данных, поиск схожих закономерностей на других озерах, проверка результатов исследований с помощью математического моделирования позволят подтвердить или опровергнуть полученные закономерности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В районе меромиктического оз. Шира наблюдались сильные вариации погодных условий, наиболее выраженные в зимнее, весеннее и осеннее время. Эти вариации погоды оказывали существенное влияние на характер стратификации водной толщи. Температура в предшествующий год влияла на глубину редокс-зоны в зимнее время. Весенние температуры оказывали влияние на глубину термоклина в летнее время и, следовательно, на размер зон эпи- и металимниона оксигенной толщи, доступной для первичной автотрофной продукции.

Концентрации растворенных в воде биогенных элементов различались как между сезонами, так и между глубинами. Максимальные концентрации наблюдались в придонных неперемешиваемых слоях зимой и осенью, тогда как весной и летом их концентрации находились на крайне низком уровне на всех глубинах, что говорит об активных процессах автотрофной и хемоавтотрофной продукции в пределах всей водной толщи.

Стехиометрические соотношения между органическим и общим углеродом, азотом и фосфором показали, что увеличение относительного содержания фосфора и азота наблюдается на границах эпи-/металимнион и мета-/монимолимнион. Во все сезоны сестон монимолимниона был относительно богат как азотом, так и фосфором, что говорит о накоплении биогенных элементов в придонном слое. В миксолимнионе отношение общего азота к общему фосфору во все сезоны и на всех глубинах (кроме всей толщи воды осенью и металимниона весной) превышало соотношение Рэтфилда 16 : 1. В миксолимнионе практически для всех глубин и сезонов наблюдался дефицит как фосфора, так и азота, что указывает на возможность лимитирования первичной продукции в озере в разное время года и на разных глубинах разными биогенными элементами.

Вариация погодных условий и межгодовые вариации вертикальной стратификации водной толщи по-разному влияли на содержание органического углерода в миксо- и монимолимнионе оз. Шира. Количество сестона в монимолимнионе в разные годы различалось и зависело как от температуры воздуха в предыдущем году, так и от размера этой зоны. Количество сестона в миксолимнионе в разные годы было схожим, но различалось между сезонами. Количество сестона в миксолимнионе в зимнее и летнее время различалось между собой почти в два раза, что связано с летним пиком автотрофной продукции. При этом в летнее время количество сестона в эпилимнионе зависело от глубины термоклина.

В целом мы показали, что температура воздуха оказывает влияние на характер стратификации водной толщи, особенности

стратификации влияют на количество органического вещества в разных слоях озера, а вертикальные неоднородности плотности воды способствуют депонированию в глубинных водах биогенных элементов.

Работа выполнена при частичной поддержке Интеграционного проекта СО РАН № 56, гранта РФФИ 13-05-00853. Работа выполнена с использованием ресурсов стационара ИБФ СО РАН на оз. Ши́ра. Авторы работы выражают благодарность коллегам из лаборатории биофизики экосистем ИБФ СО РАН за дружеское участие в совместных полевых работах на оз. Ши́ра; академику А. Г. Дегерменджи за поддержку научных исследований на соленых озерах Хакасии; сотрудникам аналитической лаборатории ИБФ СО РАН за анализы проб воды и сестона; особую благодарность канд. физ.-мат. наук Д. Ю. Рогозину за организацию и помощь во время зимних выездов на озеро, анонимному рецензенту за ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Гилл А. Динамика атмосферы и океана. М.: Мир, 1986. Т. 2. 415 с.
- Толомеев А. П., Дубовская О. П., Сушиц Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. Дифференцированное влияние качества сестона (содержания С, N, P и полиненасыщенных жирных кислот) на скорость соматического и генеративного роста *Daphnia* // Сиб. экол. журн. 2012. № 4. С. 607–618 [Tolomeev A. P., Dubovskaya O. P., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalacheva G. S. Differentiated influence of quality of seston (Content of C, N, P, and polyunsaturated fatty acids) on rate of somatic and generative growth of *Daphnia* // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N. 4. P. 450–458].
- Физика океана / под ред. Ю. П. Дорони́на. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 296 с.
- Boehrer B., Kiwel U., Rahn K., Schultze M. Chemocline erosion and its conservation by freshwater introduction to meromictic salt lakes // *Limnologia*. 2014. Vol. 44. P. 81–89.
- Boehrer B., Schultze M. Stratification of lakes // *Rev. Geophys.* 2008. Vol. 46, N 2. P. 1–27.
- Cantin A., Beisner B. E., Gunn J. M., Prairie Y. T., Winter J. G. Effects of thermocline deepening on lake plankton communities // *Canad. Journ. Fisheries and Aquat. Sci.* 2011. Vol. 68, N 2. P. 260–276.
- Correll D. L. The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: a review // *J. Environ. Qual.* 1998. Vol. 27, N 2. P. 261–266
- Degermendzhi A. Coexistence of microbial populations and autostabilization of regulating factors in continuous culture: theory and experiments // *Aquat. Ecol.* 2010. Vol. 44, N 3. P. 541–560.
- Degermendzhy A. G., Zadereev Y. S., Rogozin D. Y., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J.-P., Mooij W.-M., Gulati R.-D. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) // *Ibid.* 2010. Vol. 44, N 3. P. 619–632.
- Diehl S. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: theory // *Ecology*. 2002. Vol. 83, N 2. P. 386–398.
- Fang X., Stefan H. G. Projections of climate change effects on water temperature characteristics of small lakes in the contiguous US // *Climatic Change*. 1999. Vol. 42, N 2. P. 377–412.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Makhutova O. N. Seasonal correlations of elemental and $\omega 3$ PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // *Aquat. Ecol.* 2007. Vol. 41, N 1. P. 9–23.
- Guildford S. J., Hecky R. E. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? // *Limnol. and Oceanogr.* 2000. Vol. 45, N 6. P. 1213–1223.
- Kaden H., Peeters F., Lorke A., Kipfer R., Tomonaga Y., Karabiyikoglu M. Impact of lake level change on deep-water renewal and oxic conditions in deep saline Lake Van, Turkey // *Water Resour. Res.* 2010. Vol. 46. Article Number: W11508.
- Kalacheva G. S., Gubanov V. G., Gribovskaya I. V., Gladchenko I. A., Zinenko G. K., Savitsky S. V. Chemical analysis of Lake Shira water (1997–2000) // *Aquat. Ecol.* 2002. Vol. 36, N 2. P. 123–141.
- Kopylov A. I., Kosolapov D. B., Degermendzhy N. N., Zolina T. A., Romanenko A. V. Phytoplankton and bacterial production and protozoan bacterivory in a stratified, brackish-water Lake Shira (Khakasia, Siberia) // *Ibid.* 2002. Vol. 36, N 2. P. 205–218.
- Kufel L., Kalinowska K. Metalimnetic gradients and the vertical distribution of phosphorus in a eutrophic lake // *Archiv fur Hydrobiologie*. 1997. Vol. 140, N 3. P. 309–320.
- Livingstone D. M. Impact of secular climate change on the thermal structure of a large temperate Central European lake // *Climate Change*. 2003. Vol. 57, N 1. P. 205–225.
- Miller L. G., Jellison R., Oremland R. S., Culbertson C. W. Meromixis in hypersaline Mono Lake, California. 3. Biogeochemical response to stratification and overturn // *Limnol. and Oceanogr.* 1993. Vol. 38, N 5. P. 1040–1051.
- O'Reilly C. M., Alin S. R., Plisnier P.-D., Cohen A. S., McKee B. A. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa // *Nature*. 2003. Vol. 424, N 6950. P. 766–768.
- Ott I., Rakko A., Sarik D., Nöges P., Ott K. Sedimentation rate of seston during the formation of temperature stratification after ice break-up in the partly meromictic Lake Verevi // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 547, N 1. P. 51–61.
- Prokopkin I. G., Mooij W. M., Janse J. H., Degermendzhy A. G. A general one-dimensional vertical ecosystem

- model of Lake Shira (Russia, Khakasia): description, parametrization and analysis // *Aquat. Ecol.* 2010. Vol. 44, N 3. P. 585–618.
- Rogozin D. Y., Genova S. V., Gulati R. D., Degermendzhy A. G. Some generalizations on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 // *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, N 3. P. 485–496.
- Standard methods. For the examination of water and wastewater / ed. by S. Lenore Clesceri, E. Arnold, R. Greenberg. Rhodes Trussels. 1989. Washington DC 20005.
- Zadereev E. S., Tolomeyev A. P. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum. // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 576, N 1. P. 69–82.

The Effect of Weather Variability on the Spatial and Seasonal Dynamics of Dissolved and Suspended Nutrients in the Water of the Meromictic Lake Shira

E. S. ZADEREEV, A. P. TOLOMEEV, A. V. DROBOTOV, A. A. KOLMAKOVA

¹*Institute of Biophysics SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok*

²*Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodniy ave., 79
E-mail: egor@ibp.ru*

During the period from 2007 to 2011 we carried out seasonal measurements of the depth of the thermocline and redox zone, and also of dissolved and particulate pelagic seston carbon, nitrogen and phosphorus in saline meromictic Lake Shira (South Siberia). The study was done to evaluate the relationship between the variability of air temperature and values of these parameters. We observed positive correlations between air temperature in the preceding year and the depth of the redox-zone in winter, average air temperature in April and the depth of the thermocline in summer. The total nitrogen to total phosphorus ratio in the mixolimnion for almost all depths and seasons exceeded the Redfield ratio of 16:1. We observed the deficiency of seston both in nitrogen and in phosphorus during different seasons and at different depths. The amount of seston in the mixolimnion in summer almost doubled the amount of seston in the mixolimnion in winter and positively correlated with the depth of the thermocline. Throughout the year seston in the monimolimnion was relatively rich in nitrogen and phosphorus. The amount of seston in the monimolimnion differed between years and positively correlated with the preceding year's air temperature and the size of this zone.

Key words: meromictic lake, climate variability, stratification, seston, nutrients stoichiometry.