

Влияние климатических колебаний на структуру и функционирование экосистем континентальных водоемов

С. М. ГОЛУБКОВ

Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: golubkov@zin.ru

Статья поступила 04.06.2020

После доработки 19.06.2020

Принята к печати 19.06.2020

АННОТАЦИЯ

Климатические колебания относятся к важнейшим факторам, вызывающим изменения в наземных и водных экосистемах. В обзоре рассмотрены основные механизмы влияния изменений климата на структуру и функционирование экосистем водоемов и показана необходимость учитывать эти механизмы при разработке стратегии сохранения биологических ресурсов водных экосистем. Климатические флуктуации влияют на водные экосистемы через изменения температуры, поверхностного стока биогенных и других веществ и их соотношения, интенсивности перемешивания вод в период гомотермии и другие механизмы. Дополнительные биогенные вещества, поступающие в дождливые периоды с водосбора и напрямую с атмосферными осадками, стимулируют развитие первичных продуцентов и вызывают риск дальнейшего эвтрофирования водоемов. Повышение температуры способствует развитию потенциально токсичных видов фитопланктона и обостряет проблему “зеленых приливов” – массового развития в прибрежной зоне водоемов многоклеточных водорослей. Органические вещества, поступающие во влажные периоды с водосбора, стимулируют “микробиальную петлю” в водных экосистемах. В мелководных озерах флуктуации климата могут вызывать динамику пищевых цепей и смену экологического режима. Вызванные климатическими факторами изменения в составе фитопланктона часто приводят к ослаблению пелаго-бентических связей в водных экосистемах. В некоторых случаях изменения климата способствовали вселению чужеродных видов. Естественная динамика экосистем, обусловленная колебаниями климата, заслуживает пристального внимания и требует разработки специального адаптивного управления водными биоресурсами. В ряде случаев необходимо применять более жесткие меры по охране и восстановлению водоемов, которые учитывали бы неблагоприятные изменения природных факторов.

Ключевые слова: изменение климата, пищевые цепи, экологический режим, эвтрофикация, токсичные виды фитопланктона, чужеродные виды, охрана природы.

Климатические колебания относятся к важнейшим факторам, вызывающим изменения в наземных и водных экосистемах, а также в составе и структуре входящих в них сообществ организмов [Stenseth et al., 2002; Golubkov, Alimov, 2010; Bogatov, Fedorovskiy, 2016]. Большинство климатических моделей пред-

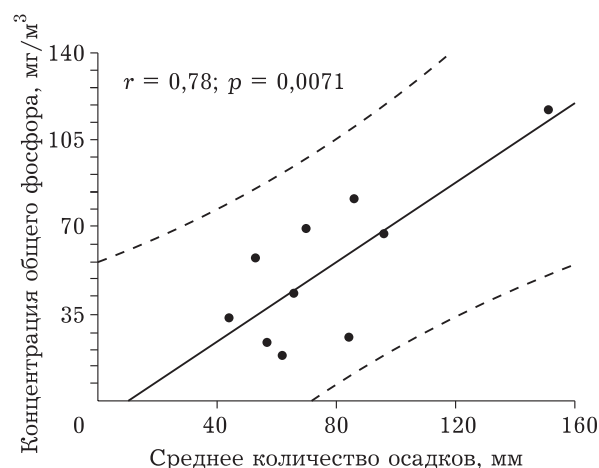
сказывает значительное увеличение температуры в средних и высоких широтах [Ruosteenoja et al., 2011]. В северных и высокогорных озерах повышение среднегодовых температур воды может составить в ближайшее десятилетие до 10 °C [Thompson et al., 2005]. Однако несмотря на обилие свидетельств о вли-

янии изменений климата на гидрологические характеристики водоемов и водотоков, их роль в функционировании экосистем водоемов к настоящему времени остается недостаточно изученной.

Цель настоящего обзора – систематизировать различные механизмы этого влияния и показать необходимость их учета при разработке стратегии сохранения биологических ресурсов водных экосистем.

Поскольку изменение климата приводит к устойчивому изменению погодных условий, при обсуждении механизмов его влияния помимо результатов долгосрочных исследований широко использовались данные по влиянию погодных условий на различные характеристики водных экосистем. К важным характеристикам погодных условий относятся разработанные в последние десятилетия климатические индексы: северо-атлантического (NAO) и арктического (АО) колебания. При положительных значениях обоих индексов преобладают сильные западные ветры, несущие теплый и влажный атлантический воздух на север европейского континента. Зимы становятся мягче, а количество осадков увеличивается. Наоборот, при отрицательных значениях индексов наблюдается похолодание в зимний период и уменьшение количества осадков зимой и летом [Hurrell, 1995].

Функционирование экологических систем обеспечивается динамическим взаимодействием потоков энергии, вещества и информации



Связь между средним количеством атмосферных осадков в июле и концентрацией общего фосфора в эстуарии р. Невы в 2003–2005 и 2008–2016 гг. (по: [Golubkov, Golubkov, 2018])

[Алимов и др., 2013]. В настоящем обзоре обсуждаются экологические механизмы влияния климатических колебаний на структуру биологических сообществ и их продуктивность, а также на поступление и круговорот биогенных элементов в водных экосистемах.

ИЗМЕНЕНИЯ В ПОСТУПЛЕНИИ ВЕЩЕСТВ С ВОДОСБОРА

К важнейшей группе факторов, вызывающих динамику водных экосистем, относятся инициированные климатическими колебаниями изменения в поступлении биогенных и других веществ с водосбора. При этом важно учитывать, что сходные климатические фазы (например, потепление климата) в разных климатических зонах могут иметь разные последствия. Согласно большинству климатических моделей потепление климата приводит к увеличению количества осадков в северных регионах и тропиках и к их снижению в средних широтах [Eggleton, 2018]. Например, ожидается, что годовое количество осадков на территории Финляндии к концу XXI в. увеличится на 12–22 % (10–40 % зимой и до 20 % летом) [Ruostenoja et al., 2011]. Вместе с тем повышение зимних температур может значительно сказаться на зимне-весенней динамике поверхностного стока, так как постоянные оттепели уменьшают толщину снегового покрова и, как следствие, снижают время наступления, интенсивность и продолжительность весеннего паводка. В результате этих изменений зимний сток рек увеличивается, а весенний – уменьшается [Teutschbein et al., 2017].

Возрастание поверхностного стока при увеличении количества атмосферных осадков приводит к росту поступления биогенных веществ в водоемы. Положительные взаимосвязи между осадками, поверхностным стоком, фосфорной нагрузкой и концентрацией фосфора описаны для многих водных систем [Gentry et al., 2007; Withers, Jarvie, 2008; Huttunen et al., 2015; Golubkov, Golubkov, 2020]. Например, в результате многолетних наблюдений показано, что концентрация общего фосфора в эстуарии р. Невы в середине лета прямо пропорциональна количеству атмосферных осадков (рисунок) и количеству дождливых дней в регионе [Golubkov,

Golubkov, 2018, 2020]. Также его концентрация положительно коррелировала с температурой воздуха в зимнее время и отрицательно – с летней температурой воздуха, т. е. была больше в годы с мягкими зимами и при прохладной дождливой погоде в летнее время [Golubkov, Golubkov, 2020].

Поступление биогенных веществ в водоемы зависит от состава почв на водосборе и подвижности химических элементов в разных условиях. Например, на круговорот фосфора влияют изменения температуры и режим влажности почвы, а на потери фосфора почвами – продолжительность и интенсивность атмосферных осадков [Schoumans et al., 2015]. Аноксия почвы, которая возникает во время непрерывных дождей, может привести к растворению с течением времени ассоциаций Fe-P в почвенном профиле и усилить вымывание фосфора в водоемы [Uusitalo et al., 2015]. Также с помощью натурных исследований показано, что водосбор с переувлажненными почвами имеет больший риск потери фосфора, если он имеет положительный баланс фосфора и почвы с высоким процентом органического вещества [Roberts et al., 2017].

Дождливая погода также способствует смыву в водоемы с водосбора дополнительных количеств азота, растворенных органических соединений, включая гуминовые вещества и органические частицы [Markensten, 2006; Wilk-Woźniak et al., 2016; Teutschbein et al., 2017]. При этом показано, что если на севере Европы потепление климата приведет к увеличению стока биогенных и других веществ в водоемы, то в средней Европе, наоборот, произойдет его уменьшение [Teutschbein et al., 2017]. При этом сами атмосферные осадки являются источником дополнительных количеств биогенных веществ, в ряде случаев составляющих значительную долю от их поступления в водоем [Бульон, 2017]. Климатические изменения также могут влиять на соотношение биогенных веществ в поверхностном стоке, так как известно, что в низких широтах соотношение общего азота к общему фосфору (N : P) в водоемах в среднем ниже, чем в высоких широтах [Abell et al., 2012].

Текущие изменения климата сопровождаются увеличением опасных природных явлений, в том числе повышают частоту экстремальных паводков [Фролов, 2014; Bogatov, Fedo-

rovskiy, 2016; Богатов, Федоровский, 2017; Naz et al., 2018], которые вызывают многократное увеличение смыва биогенных и органических веществ в водотоки и водоемы [Sharpley et al., 2015]. Более того, связанные с потеплением климата периодические засухи повышают вероятность лесных пожаров, после которых сток веществ с водосбора тоже многократно возрастает [Bogatov, Fedorovskiy, 2016].

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ НА ПЕРВИЧНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ И ДЕСТРУКЦИЮ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ПЛАНКТОНОМ

Дополнительные биогенные вещества, поступающие в дождливые периоды с водосбора и напрямую с атмосферными осадками, стимулируют развитие первичных продуцентов и вызывают риск дальнейшего эвтрофирования водоемов. Поэтому увлажнение климата в северных регионах умеренной зоны обычно приводит к повышению первичной продуктивности водоемов [Jeppesen et al., 2009; Schoumans et al., 2015; Sharpley et al., 2015; Golubkov, Golubkov, 2020]. Для некоторых водоемов гумидной зоны (зоны повышенного увлажнения) отмечается положительная корреляция между индексами NAO и АО и концентрацией фитопланктона [Максимов и др., 2012; Sharov et al., 2014; и др.]. В то же время следует учитывать, что пороговые концентрации биогенных веществ, при которых происходит эвтрофирование водоемов, пропорциональны их проточности за счет разбавления сточных вод естественным стоком [Rast, Thornton, 2005]. Поэтому при аридизации климата в более южных регионах уменьшение проточности водоемов с высокой антропогенной нагрузкой биогенными веществами может приводить к их эвтрофированию. Так, значительное увеличение продуктивности фитопланктона наблюдалось в наиболее загрязненных водохранилищах Средней Волги летом аномально теплого и маловодного 2010 г. [Kopylov et al., 2012].

Скорость реакции фитопланктона на увеличение количества осадков может зависеть от условий на водосборе озера. В северных регионах, где весной почва оттаивает медленно, дополнительный сток биогенных веществ может происходить не весной, а во второй по-

ловине вегетационного сезона. В результате увеличение продуктивности фитопланктона и последующий рост продуктивности зообентоса наблюдаются с задержкой на один год, т. е. в следующий вегетационный сезон [Максимов и др., 2012].

В глубоководных озерах ветреная погода (положительная аномалии NAO и AO) способствует более интенсивному перемешиванию воды в период гомотермии и дополнительному поступлению биогенных веществ из придонных горизонтов в трофогенный слой воды. Например, в крупных глубоководных озерах Италии содержание фосфора и концентрация хлорофилла *a* в эпилимнионе летом зависят от силы ветра зимой, которая определяет глубину перемешивания воды в период зимней гомотермии и количество фосфора, которое попадает из придонных, обогащенных биогенными веществами слоев воды, в поверхностные горизонты [Salmaso et al., 2003].

Продолжительность ледяного покрова, время его наступления и интенсивность перемешивания вод оказывают значительный эффект на интенсивность весеннего “цветения” воды в водоеме. Поэтому погодные условия в зимнее и весеннее время имеют первостепенное значение для продуктивности водоемов. Однако влажная ветреная погода не всегда способствует повышению продуктивности фитопланктона. В Финляндии в том случае, если озеро располагается на заболоченном водосборе, увеличение количества осадков приводит к поступлению в водоем дополнительных количеств гумусовых веществ, снижающих прозрачность воды и тем самым лимитирующих первичную продукцию водоема [Markensten, 2006; Максимов, 2012]. С другой стороны, показано, что попадающие в водоем гуминовые кислоты могут стимулировать первичную продукцию планктона [Чуков и др., 2010].

Органические вещества, поступающие с водосбора, служат дополнительным источником питательных веществ для бактерий, а также животных зоопланктона и зообентоса [Karlsson et al., 2012; Wilk-Woźniak et al., 2016; Golubkov et al., 2019b]. В дождливые годы их поступление в водоемы может значительно увеличиваться, что стимулирует процессы минерализации органических веществ в экосистемах [Jansson et

al., 2008; Golubkov et al., 2017; Golubkov, Golubkov, 2020; Williamson et al., 2020].

Потепление климата влияет на видовой состав фитопланктона. Предполагается, что повышение температуры воды снижает роль в фитопланктоне диатомовых и золотистых водорослей и повышает роль цианобактерий, динофитовых и зеленых водорослей [Elliot et al., 2006; Järvinen et al., 2006; Jeppesen et al., 2009; Kopylov et al., 2012; Klais et al., 2013; Sharov et al., 2014]. Однако следует учитывать, что отдельные виды этих групп водорослей могут по-разному относиться к температурному фактору [Golubkov et al., 2019a]. Кроме того, перестройки в структуре фитопланктона могут вызываться не столько повышением температурой, сколько другими сопутствующими потеплению факторами: изменением концентрации биогенных и взвешенных веществ, проточностью водоемов, световыми условиями развития фитопланктона, сроками и особенностями таяния льда, условиями перемешивания толщи воды [Weyhenmeyer et al., 1999; Rast, Thornton, 2005; Klais et al., 2013; Golubkov et al., 2019a]. Например, преобладание динофлагеллят над диатомовыми в период весеннего “цветения” фитопланктона в шведском оз. Еркен наблюдалось в те годы, когда этот процесс начинался еще подо льдом, при тонком снеговом покрове ранней весной [Weyhenmeyer et al., 1999]. Объяснялось это тем, что диатомовые водоросли быстро оседали в отсутствии турбулентности подо льдом, а активно плавающие динофлагелляты оставались в трофогенном слое.

Климатические изменения могут стимулировать развитие цианобактерий через изменения соотношения биогенных веществ в поверхностном стоке. В отличие от гумидной зоны, где, как правило, элементом, лимитирующим первичную продукцию, является фосфор, в низких широтах с более засушливым климатом развитие фитопланктона часто лимитирует азот [Abell et al., 2012]. Известно, что снижение отношения N : P в воде до определенного предела является причиной массового развития азотфиксирующих цианобактерий, многие из которых выделяют токсичные вещества – цианотоксины. Поэтому, аридизация климата может стимулировать развитие этих нежелательных микроорганизмов и вызывать летние заморы рыбы и других жи-

вотных, как это наблюдалось в степной зоне Канады [Barić, 1980]. Массовое развитие цианобактерий наблюдалось в водохранилищах Средней Волги в аномально теплый и мало-водный 2010 г. [Korylov et al., 2012].

Климатические факторы также оказывают влияние на донные продуценты. В последние 9 лет обострилась проблема так называемых “зеленых приливов” – массового развития в прибрежной зоне водоемов многоклеточных водорослей, относящихся к родам *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra* [Gladyshev, Gubelit, 2019]. Одной из особенностей этих “приливов” является то, что создаваемое водорослями органическое вещество слабо используется в пищевых цепях побережья водоемов [Golubkov et al., 2018]. В результате у уреза воды может накапливаться огромное количество разлагающейся биомассы, загрязняющей побережья водоемов. Исследования показали, что на биомассу этих водорослей положительное влияние оказывает температура воды и отрицательное – сила ветра; среднесезонная биомасса также отрицательно коррелирует с индексом NAO [Gubelit, 2015].

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ НА ДИНАМИКУ ПИЩЕВЫХ ЦЕПЕЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОДОЕМОВ

В ряде случаев погодные условия влияют на динамику пищевых цепей и приводят к смене экологического режима водоема. Например, в пресноводном мелководном оз. Ботшол в Нидерландах потепление и увлажнение климата вызывали частые смены его экологического режима [Rip et al., 2007]. В первой половине XX в. при относительно сухом климате преобладал экологический режим с доминированием донных продуцентов (харовых водорослей) и высокой прозрачностью воды. С потеплением и увлажнением климата во второй половине XX в. в годы с большим количеством атмосферных осадков этот режим становился неустойчивым и сменялся режимом с высокой биомассой фитопланктона, низкой прозрачностью воды и низкой биомассой донных продуцентов. Противоположные изменения наблюдались в венгерском оз. Балатон, где в засушливые 2000–2003 гг. произошло снижение уровня воды, развитие донной растительности, в первую очередь нитчатых

водорослей, и уменьшение продуктивности фитопланктона [Padisák et al., 2006].

Особенно чувствительны к климатическим флуктуациям экосистемы мелководных соленых озер, где изменение погодных условий может инициировать целый “каскад” изменений на разных трофических уровнях [Williams, 2002; Голубков, Голубков, 2012; Shadrin, Anufrieva, 2013]. При значительном повышении солености воды в них часто наблюдается сокращение звеньев в пищевой цепи и возникновение “каскадного эффекта” в их динамике [Lin et al., 2017; Голубков и др., 2018]. В годы с малым количеством атмосферных осадков и высокой соленостью воды, благоприятной для развития крупных рачков *Artemia* spp., из-за ее фильтрационной активности может значительно снижаться первичная продукция планктона [Golubkov et al., 2007; Голубков, 2012; Голубков и др., 2018]. Например, жаркая безветренная погода весной и летом в 2005 г. при отрицательных NAO привела к значительному повышению солености воды в мелководном гиперсоленом оз. Тобечикское (Восточный Крым) и массовому развитию в нем артемий. Фильтрационная активность артемий в свою очередь вызвала снижение первичной продукции планктона, увеличение прозрачности воды и массовое развитие нитчатых водорослей на дне озера [Golubkov et al., 2007; Голубков, Голубков, 2012]. Продукция этих водорослей намного превысила продукцию фитопланктона. Это, в свою очередь, повлекло за собой массовое развитие животных бентоса. Напротив, в дождливые годы с низкой соленостью воды артемия элиминировалась из состава сообщества благодаря появлению хищных форм зоопланктона, что приводило к повышению первичной продукции планктона и предотвращало развитие донных продуцентов из-за низкой прозрачности воды. Таким образом, изменение погодных условий может вызвать переход мелководного соленого озера из экологического режима с доминированием планктонных пищевых цепей в режим с доминированием донных пищевых цепей и наоборот. При высокой солености воды также возрастает роль прокариотных организмов по сравнению с эукариотными и аноксигенного фотосинтеза и хемосинтеза по сравнению с оксигенным фотосинтезом [Шадрин, Ануфриева,

2018]. В целом, повышение солености воды в результате аридизации климата в средних широтах может приводить к драматическим изменениям биологического разнообразия, первичной продуктивности, укорочению пищевой цепи и снижению эффективности передачи энергии от продуцентов к верхним трофическим уровням в соленых озерах [Williams, 2002; Lin et al., 2017; Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018].

Климатические факторы влияют на формирование постоянной стратификации (меромиксии) в глубоководных соленых меромиктических озерах. В них, в глубине озерной котловины находится соленая водная толща (монималимнион), сверху покрытая слоем менее соленой (иногда пресной) воды меньшей плотности (миксолимнион). Разность плотностей этих слоев не дает воде перемешиваться, что приводит к накоплению в монималимнионе органических веществ, отсутствию кислорода и образованию сероводорода [Рогозин, 2019]. Характерной особенностью таких озер являются фототрофные анаэробные серные бактерии, которые формируют устойчивые скопления на границе монималимниона и миксолимниона [Melack, Jellison, 1998; Рогозин, 2019]. Глубина редокс-зоны может зависеть от погодных условий, в частности, положительно коррелировать с температурой воздуха в предшествующий год [Задереев и др., 2014]. Также показано, что климатические изменения, такие как отсутствие ледяного покрова во время теплых зим, снижение глубины озера или осолонение миксолимниона в засушливый период, частично или полностью нарушают меромиксии, и озеро становится голомиктическим (полностью перемешиваемым) [Melack, Jellison, 1998; Рогозин, 2019]. При этом происходит интенсивное поступление биогенных веществ в фотическую зону, что приводит к сильному эвтрофированию водоема, изменению состава фито-, бактерио- и зоопланктона [Simona, 2003; Rogozin et al., 2017]. При полном перемешивании воды в водоеме пурпурные серные бактерии исчезают из состава сообщества [Rogozin et al., 2017].

В некоторых случаях при перемешивании меромиктических озер возможен выброс в атмосферу токсичных газов, как это произошло в оз. Ньос в Камеруне, в результате чего погибло около 1700 местных жителей [Рогозин, 2019].

Вызванные изменениями климата перестройки в сообществах фитопланктона могут оказывать влияние не только на сообщества зоопланктона, но и на зообентос. Например, в последние десятилетия в Балтийском море отмечается повышение доли динофлагеллят по сравнению с диатомовыми водорослями в период весенней вспышки фитопланктона [Klais et al., 2013]. В результате этих изменений в составе фитопланктона значительно снизился поток органического вещества из пелагиали в бенталь (pelagic-benthic coupling), так как в отличие от относительно тяжелых покрытых кремневой оболочкой диатомовых водорослей, которые быстро оседают на дно, активно плавающие динофлагелляты легко остаются в поверхностном трофогенном слое воды и утилизируются в пелагиали водоема или же оседают на дно в виде трудноразложимых цист. Все это значительно ухудшает пищевые условия для зообентоса [Klais et al., 2013; Spilling et al., 2018].

Похожая картина наблюдается и в распределении цианобактерий в толще воды, многие виды которых имеют нейтральную плавучесть и в основном концентрируются в поверхностных горизонтах воды [Golubkov et al., 2017]. Потепление климата часто приводит к повышению роли цианобактерий в летнем фитопланктоне [Elliot et al., 2006; Järvinen et al., 2006; Jeppesen et al., 2009; Sharov et al., 2014], что, в свою очередь, снижает приток органического вещества к сообществам зообентоса [Golubkov et al., 2017].

Повышение стока органических веществ, обусловленное потеплением и увлажнением климата в северных регионах, стимулирует развитие так называемой “микробной петли” и снижает роль пастбищной пищевой цепи – вторичных консументов, влияя, в частности, на сообщества зообентоса [Eriksson, Wiklund et al., 2009]. Это связано с тем, что бактерии из-за своих малых размеров, так же как цианобактерии и динофлагелляты, имеют очень низкую скорость оседания и в основном стимулируют метаболизм в толще воды, снижая отношение первичной продукции к минерализации органических веществ в пелагиали водоемов [Golubkov et al., 2017; Golubkov, Golubkov, 2020; Williamson et al., 2020]. Следует также учитывать, что стимулирование “микробной петли” отрицатель-

но сказывается на продуктивности пастбищной пищевой цепи, включая рыб [Бульон, 2019], и увеличивает скорость оборота биогенных веществ в водных экосистемах, что способствует их эвтрофированию [Голубков и др., 2019].

Приведенные примеры показывают, что если климатические колебания затрагивают в первую очередь сообщества продуцентов, то продолжительность изменений в сообществах зависит от продолжительности погодных изменений. Если же климатические колебания влияют на популяции животных верхних трофических уровней с длительными циклами развития, то изменения в трофодинамике водоемов становятся более длительными. Например, исчезновение в результате зимнего замора хищного большеротого окуня из оз. Винтегрин (США) в 1978 г. привело к продолжительному доминированию мелких рыб планктофагов и, как следствие, за счет “каскадного эффекта”, – к снижению плотности крупного зоопланктона и эвтрофированию озера. Только после искусственной реинтродукции этого хищника в водоем в 1986 г. произошли обратные изменения, и качество воды в озере улучшилось [Mittelbach et al., 1995].

В ряде случаев вызванные колебаниями климата изменения в водных экосистемах способствуют вселению в них чужеродных видов и снижению их биоресурсного потенциала [Golubkov, Alimov, 2010; Holopainen et al., 2016]. Так, вызванная изменениями климата деградация естественных сообществ зообентоса в эстуарии р. Невы способствовала вселению труднодоступных для рыб чужеродных полихет рода *Marenzelleria*, что привело к ухудшению питания рыб и многократному падению их уловов [Golubkov, Alimov, 2010; Голубков и др., 2012]. С другой стороны, оксигенация донных отложений за счет биотурбационной активности полихет стала причиной снижения внутренней биогенной нагрузки на акваторию эстуария [Максимов, 2018].

Основные изменения, происходящие в экологических системах водоемов при изменении климата, суммированы в таблице. Из нее, а также из приведенных примеров, видно, насколько многообразны и сложны реакции экологических систем на текущее потепление климата. Они затрагивают разнообразные процессы, протекающие на разных уровнях биологической организации. Кроме того, как сами

климатические изменения, так и реакции водных экосистем имеют значительные региональные особенности. Все это заслуживает дальнейшего тщательного изучения, так как без знания механизмов этих изменений невозможно проведение эффективной природоохранной политики.

ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА И ПРИРОДООХРАННАЯ ПОЛИТИКА

Для современного периода характерна крайне сложная экологическая обстановка, так как интенсивное антропогенное воздействие происходит на фоне быстрых климатических изменений, которые в ряде случаев могут усиливать негативные последствия антропогенного экологического стресса [Williams, 2002; Zillén et al., 2008; Golubkov, Alimov, 2010; Huttunen et al., 2015; Sharpley et al., 2015; Golubkov, Golubkov, 2020]. Изменения климата могут снижать способность водоемов к самоочищению, а катастрофические паводки приводить к большему смыву загрязняющих веществ с водосбора [Wen et al., 2017; Голубков и др., 2020]. В случае усиления негативных последствий необходимо планировать дополнительные меры по сохранению окружающей среды. Например, в Северной Европе, где потепление и увлажнение климата, как правило, приводят к повышению нагрузки биогенными элементами на водоемы, предлагается вносить фосфорные удобрения только там, где это совершенно необходимо, проводить учет количества форм фосфора и скорость его освобождения из почвы (быстрое или медленное) и снижать содержание фосфора в кормах для удовлетворения диетических потребностей домашних животных [Schoumans et al., 2015]. Также показано, что при применении принципов Водной рамочной директивы Европейского Союза необходимы периодические пересмотры целевых показателей для восстановления водных экосистем с учетом колебаний климата [Nöges et al., 2007; Schoumans et al., 2015].

Естественная динамика экосистем, обусловленная долгосрочными изменениями природных факторов, заслуживает пристального внимания и требует разработки специального адаптивного управления биоресурсами водоемов. Под ним понимается такой режим управ-

Влияние климатических изменений на динамику экосистем континентальных водоемов

Климатические изменения	Реакция экосистем		
	Сток веществ с водосбора	Первичная продукция и деструкция органических веществ	Пищевые цепи и пространственная структура
Увеличение температуры	Изменение годовой динамики стока	Уменьшение отношения первичной продукции к минерализации органических веществ	Ослабление пелаго-бентических связей из-за уменьшения роли в планктоне диатомовых водорослей Увеличение ширины редокс-зоны и роли серных пурпурных бактерий в пищевых цепях меромиктических озер
Увлажнение климата	Увеличение стока Р и N Увеличение стока органических веществ	Повышение первичной продукции планктона Уменьшение отношения первичной продукции к минерализации органических веществ	Преобладание планктонных пищевых цепей в экосистемах водоемов Увеличение роли "микробиальной петли" и снижение продуктивности пастбищной пищевой цепи
Экстремальные погодные явления	Увеличение стока веществ с водосбора	Увеличение продукции фитопланктона в глубоководных озерах. Уменьшение продукции фитобентоса	Уменьшение роли бентических и повышение роли пелагических пищевых цепей
Аридизация климата	Уменьшение стока Р и N Уменьшение N: Р	Снижение первичной продукции и увеличение роли аноксигенного фотосинтеза в мелководных соленых озерах Увеличение вероятности цветения цианобактерий	Увеличение роли "микробиальной петли" в мелководных соленых озерах. Нарушение меромиксии и снижение роли организмов редокс-зоны в пищевых цепях меромиктических озер Ослабление пелаго-бентических связей
	Уменьшение стока органических веществ	Увеличение отношения первичной продукции к минерализации органических веществ в пресноводных водоемах гумидной зоны	Уменьшение роли "микробиальной петли" в пресноводных водоемах гумидной зоны. Уменьшение числа звеньев и продуктивности пастбищной пищевой цепи в гиперсоленых озерах

ления, который учитывает естественную динамику экосистемы, а потребности практики адаптируются к этой динамике и возможностям экосистемы [Голубков, 2006]. В зависимости от типа водоема соответствующая цель управления может быть разной. Для определения того, что является достижимым, доступным и желаемым для экологов и большинством заинтересованных предприятий, необходим подробный анализ затрат и выгод природоохранной политики [Sharpley et al., 2015].

Разработка методов и способов прогнозирования возможных изменений в экосистемах представляет собой особую задачу, решение которой может быть выполнено только при знании процессов, протекающих в экосистемах и закономерностях их качественных и количественных изменений при переменах в окружающей среде. В ряде случаев необходимо применять более жесткие меры по охране и восстановлению водоемов, которые учитывали бы неблагоприятные изменения природного фона, происходящие под воздействием колебаний климата.

В России, как указано в докладе Росгидромета об изменении климата и их последствиях на территории Российской Федерации [Фролов, 2014], необходимо ускорение разработки стратегий реагирования на изменение климата на разных уровнях – федеральном, региональном, муниципальном. Приоритетной частью этих стратегий должна стать система адаптационных мер разных пространственных и временных масштабов, опирающаяся на результаты научного анализа изменений климата и их последствий.

Обзор подготовлен в рамках государственной темы № АААА-А19-119020690091-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. С.-Петербург. отделение, 2013. 343 с.
- Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
- Бульон В. В. Влияние географических факторов на биологическую продуктивность озерных экосистем: моделирование и прогноз // Сиб. экол. журн. 2017. № 2. С. 127–135 [Boulion V. V. Effect of geographical factors on the biological productivity of lake ecosystems: modeling and forecast // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 2. P. 111–118. doi: 10.1134/S 1995425517020020].
- Бульон В. В. Моделирование биотического потока энергии в планктонном сообществе экосистемы озерного типа с участием микробиальных организмов // Биология внутр. вод. 2019. № 3. С. 3–10 [Boulion V. V. Modeling the biotic energy flow in the plankton community of the lake type ecosystem with the involvement of microorganisms // Inland Water Biol. 2019. Vol. 12, N 3. P. 259–266].
- Голубков М. С. Первичная продукция планктона и деградация органических веществ в соленых озерах Крымского полуострова // Биология внутр. вод. 2012. № 4. С. 31–37 [Golubkov M. S. Primary production of plankton and decomposition of organic matter in saline lakes of the Crimea peninsula // Inland Water Biol. 2012. Vol. 5, N 4. P. 322–327].
- Голубков М. С., Голубков С. М. Климатические факторы и гидробиологические режимы мелководных соленых озер // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отделение, 2012. С. 113–126.
- Голубков С. М. Трофодинамика континентальных водоемов: от балансового подхода к динамической изменчивости экосистем // Изв. Самар. НЦ РАН. 2006. Вып. 5. С. 18–25.
- Голубков С. М., Балущкина Е. В., Голубков М. С. Восстановление сообществ зообентоса и качества вод речной экосистемы после снижения уровня органического загрязнения // Сиб. экол. журн. 2020. № 2. С. 184–196 [Golubkov S. M., Balushkina E. V., Golubkov M. S. Restoration of zoobenthic communities and water quality in the river ecosystem after a decrease in the level of organic pollution // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 2. P. 146–155. doi: 10.1134/S1995425520020031].
- Голубков С. М., Беляков В. П., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Петухов В. А., Губелит Ю. И. Потоки энергии и круговорот фосфора в экосистеме мелководного водохранилища в условиях антропогенного стресса // Экология. 2019. № 6. С. 456–462 [Golubkov S. M., Belyakov V. P., Golubkov M. S., Litvinchuk L. F., Petukhov V. A., Gubelit Yu. I. Energy flows and phosphorus turnover in the system of shallow reservoir under anthropogenic stress // Rus. J. Ecol. 2019. Vol. 50, N 6. P. 560–566. doi: 10.1134/S 1067413619060055].
- Голубков С. М., Максимов А. А., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф. Динамика биологического разнообразия и биоресурсов экосистемы восточной части Финского залива под влиянием региональных изменений климата и видов-вселенцев // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отделение, 2012. С. 278–293.
- Голубков С. М., Шадрин Н. В., Голубков М. С., Балущкина Е. В., Литвинчук Л. Ф. Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды // Экология. 2018. № 5. С. 391–398 [Golubkov S. M., Shadrin N. V., Golubkov M. S., Balushkina E. V., Litvinchuk L. F. Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities // Rus. J. Ecol. 2018. Vol. 49, N 5. P. 442–448. doi: 10.1134/S 1995425519020057].
- Задереев Е. С., Толмеев А. П., Дроботов А. В., Колмакова А. А. Влияние погодных условий на пространственную и сезонную динамику растворенных и взвешенных биогенных элементов в водной

- толще меромиктического озера Шира // Сиб. экол. журн. 2014. № 4. С. 515–530 [Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Kolmakova A. A. Impact of weather variability on spatial and seasonal dynamics of dissolved and suspended nutrients in water column of meromictic lake Shira // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 4. P. 384–396. doi: 10.1134/S 199542551404012X].
- Максимов А. А. Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2012. С. 126–138.
- Максимов А. А. Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.
- Максимов А. А., Березина Н. А., Голубков С. М., Никулина В. Н. Многолетние климатически обусловленные изменения продуктивности экосистемы северного озера // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2012. С. 138–144.
- Рогозин Д. Ю. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: Изд-во ИФ СО РАН, 2019. 241 с.
- Фролов А. В. (ред.) Второй оценочный доклад Росгидромета об изменении климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет, 2014. 59 с. <http://voeikovmgo.ru/download/2014/od/od2.pdf>
- Чуков С. Н., Голубков М. С., Рюмин А. Г. Внутригоризонтная дифференциация структурно-функциональных параметров гуминовых кислот чернозема типичного // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1353–1361 [Chukov S. N., Golubkov M. S., Ryumin A. G. Intrahorizon differentiation of the structural-functional parameters of the humic acids from a typical chernozem // Eurasian Soil Sci. 2010. Vol. 43. P. 1255–1262. doi: 10.1134/S 1064229310110086].
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи // Журн. общ. биологии. 2018. Т. 79, № 6. С. 418–427.
- Abell J. M., Özkundakci D., Hamilton D. P., Jones J. R. Latitudinal variation in nutrient stoichiometry and chlorophyll-nutrient relationships in lakes: A global study // Fundam. Appl. Limnol. 2012. Vol. 181. P. 1–14.
- Bariča J., Kling H., Gibson J. Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. P. 1175–1183.
- Bogatov V. V., Fedorovskiy A. S. Freshwater ecosystems of the southern region of the Russian far east are undergoing extreme environmental change // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2016. Vol. 417. doi: 10.1051/kmae/2016021
- Eggleton T. Future physical changes // Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture. A Global Analysis. Vol. I. Chichester: Wiley Blackwell, 2018. P. 23–44.
- Elliott J. A., Jones I. D., Thackeray S. J. Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake // Hydrobiologia. 2006. Vol. 559. P. 401–411.
- Eriksson Wiklund A.-K., Dahlgren K., Sunderlin B., Andersson A. Effects of warming and shifts of pelagic food web structure on benthic productivity in a coastal marine system // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2009. Vol. 396. P. 13–25.
- Gentry L. E., David M. B., Royer T. V., Mitchell C. A., Starks K. M. Phosphorus transport pathways to streams in tile-drained agricultural watersheds // J. Environ. Quality. 2007. Vol. 36. P. 408–415.
- Gladyshev M. I., Gubelit Yu. I. Green Tides: New Consequences of the Eutrophication of Natural Waters (Invited Review) // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12. N 2. P. 109–125. doi: 10.1134/S1995425519020057
- Golubkov M. S., Golubkov S. M. The effect of weather conditions on eutrophication in the Neva River Estuary // Dokl. Biol. Sci. 2018. Vol. 480. P. 110–113. doi: 10.1134/S 0012496618030122
- Golubkov M., Golubkov S. Eutrophication in the Neva Estuary (Baltic Sea): response to temperature and precipitation patterns // Mar. Freshwater Res. 2020. Vol. 71, N 6. P. 583–595.
- Golubkov M., Nikulina V., Golubkov S. Effects of environmental variables on midsummer dinoflagellate community in the Neva Estuary (Baltic Sea) // Oceanologia. 2019a. Vol. 61. P. 197–207. doi: 10.1016/j.oceano.2018.09.001
- Golubkov S., Alimov A. Ecosystem of the Neva Estuary (Baltic Sea): natural dynamics or response to anthropogenic impacts? // Mar. Pollut. Bull. 2010. Vol. 61. P. 198–204.
- Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Demchuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative contribution of carbon from green tide algae *Cladophora glomerata* and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs in the Neva estuary (Baltic Sea) // Marine Pollution Bulletin. 2018. Vol. 126. P. 43–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032
- Golubkov S. M., Golubkov M. S., Tiunov A. V. Anthropogenic carbon as a basal resource in the benthic food webs in the Neva Estuary (Baltic Sea) // Mar. Pollut. Bull. 2019b. Vol. 146. P. 190–200. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.06.037
- Golubkov S., Golubkov M., Tiunov A., Nikulina V. Long-term changes in primary production and mineralization of organic matter in the Neva Estuary (Baltic Sea) // J. Mar. Syst. 2017. Vol. 171. P. 73–80. doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.12.009
- Golubkov S., Kemp R., Golubkov M., Balushkina E., Litvinchuk L., Gubelit Y. Biodiversity and the functioning of hypersaline lake ecosystems from Crimea Peninsula (Black Sea) // Fund. Appl. Limnol. 2007. Vol. 169. N 1, P. 79–87. doi: 10.1127/1863-9135/2007/0169-0079
- Gubelit Yu. I. Climatic impact on community of filamentous macroalgae in the Neva estuary (eastern Baltic Sea) // Mar. Pollut. Bull. 2015. Vol. 91. P. 166–172.
- Holopainen R., Lehtiniemi M., Meier H. E. M., Albertsson J., Gorokhova E., Kotta J., Viitasalo M. Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century // Biol. Invas. 2016. Vol. 18. P. 3015–3032.
- Hurrell J. W. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation // Science. 1995. Vol. 269. P. 676–679.
- Huttunen I., Lehtonen H., Huttunen M., Piirainen V., Korppoo M., Veijalainen N., Viitasalo M., Vehviläinen B. Effects of climate change and agricultural adaptation on nutrient loading from Finnish catchments to

- the Baltic Sea // *The Sci. Total Environ.* 2015. Vol. 529. P. 168–181.
- Jansson M., Hickler T., Jonsson A., Karlsson J. Links between terrestrial primary production and bacterial production and respiration in lakes in a climate gradient in subarctic Sweden // *Ecosystems*. 2008. Vol. 11. P. 367–376.
- Järvinen M., Lehtinen S., Arvola L. Variations in phytoplankton assemblage in relation to environmental and climatic variation in a boreal lake // *Verh. Int. Verein. Limnol.* 2006. Vol. 29. P. 1841–1844.
- Jeppesen E., Kronvang B., Meerhoff M., Sondergaard M., Hansen K. M., Andersen H. E., Lauridsen T. L., Beklioglu M., Ozen A. O., Olesen J. E. Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations // *J. Environ. Qual.* 2009. Vol. 38, N 5. P. 1030–1041.
- Karlsson J., Berggren M., Ask J., Bystrom P., Jonsson A., Laudon H., Jansson M. Terrestrial organic matter support of lake food webs: evidence from lake metabolism and stable hydrogen isotopes of consumers // *Limnol. Oceanogr.* 2012. Vol. 57. P. 1042–1048.
- Klais R., Tamminen T., Kremp A., Spilling K., An B. W., Hajdu S., Olli K. Spring phytoplankton communities shaped by interannual weather variability and dispersal limitation: mechanisms of climate change effects on key coastal primary producers // *Limnol. Oceanogr.* 2013. Vol. 58. P. 753–762.
- Kopylov A. I., Lazareva V. I., Mineeva N. M., Maslennikova T. S., Stroinov Ya. V. Influence of anomalous high water temperatures on the development of the plankton community in the Middle Volga reservoirs in summer 2010 // *Dokl. Biol. Sci.* 2012. Vol. 442. P. 11–13. doi: 10.1134/S 0012496612010012
- Lin Q., Xu L., Hou J., Liu Z., Jeppesen E., Hanet B.-P. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: Implication for the effect of climate warming // *Water Res.* 2017. Vol. 124. P. 618–629.
- Markensten H. Climate effects on early phytoplankton biomass over three decades modified by the morphometry in connected lake basins // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 559. P. 319–329.
- Melack J. M., Jellison R. Limnological conditions in Mono Lake: contrasting monomixis and meromixis in the 1990s // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 384. P. 21–29.
- Mittelbach G. G., Turner A. M., Hall D. J., Rettig J. E., Osenberg C. W. Perturbation and resilience – a long-term, whole-lake study of predator extinction and re-introduction // *Ecology*. 1995. Vol. 76, N 8. P. 2347–2360.
- Naz B. S., Kao S.-C., Ashfaq M., Gao H., Rastogi D., Gangrade S. Effects of climate change on streamflow extremes and implications for reservoir inflow in the United States // *J. Hydrol.* 2018. Vol. 556. P. 359–370.
- Nôges P., van de Bund W., Cardoso A. C., Heiskanen A.-S. Impact of climate variability on parameters used in typology and ecological quality assessment of surface waters – implication on the Water Framework Directive // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. P. 373–379.
- Padisák J., Molnár G., Soróczki-Pintér É., Hajnal É., George D. G. Four consecutive dry years in Lake Balaton (Hungary): consequences for phytoplankton biomass and composition // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 2006. Vol. 29. P. 1153–1159.
- Rast W., Thornton J. A. The phosphorus loading concept and OECD Eutrophication Programme: origin, application and capabilities // *The lake handbook*. Vol. 2. Lake restoration and rehabilitation. Malden, Oxford, Carlton: Blackwell Publishing, 2005. P. 354–385.
- Rip W. J., Ouboter M. R. L., Los H. J. Impact of climatic fluctuations on Characeae biomass in a shallow, restored lake in The Netherlands // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. P. 415–424.
- Roberts W. M., Gonzalez-Jimenez J. L., Doody D. G., Jordan P., Daly K. Assessing the risk of phosphorus transfer to high ecological status rivers: integration of nutrient management with soil geochemical and hydrological conditions // *The Sci. Total Environ.* 2017. Vol. 589. P. 25–35.
- Rogozin D. Y., Tarnovsky M. O., Belolipetskii V. M., Zyk V. V., Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobovtov A. V., Barkhatov Y. V., Gaevsky N. A., Gorbaneva T. B., Kolmakova A. A., Degermendzhi A. G. Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): Possible reasons and ecosystem response // *Limnologia*. 2017. Vol. 66. P. 12–23.
- Ruosteenoja K., Räisänen J., Pirinen P. Projected changes in thermal seasons and the growing season in Finland // *Int. J. Climatol.* 2011. Vol. 31. P. 1473–1487.
- Salmaso N., Decet F., Cordella P. Spring mixing depth affects the interannual variations in phytoplankton abundance and composition in deep lakes. A case study from Lake Garda (Northern Italy) // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 2003. Vol. 28. P. 1486–1489.
- Schoumans O. F., Bouraoui F., Kabbe C., Oenema O., van Dijk K. C. Phosphorus management in Europe in a changing world // *Ambio*. 2015. Vol. 44. P. 180–192.
- Shadrin N. V., Anufrieva E. V. Climate Change Impact on the Marine Lakes and their Crustaceans: The Case of Marine Hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2013. Vol. 13. P. 603–611.
- Sharov A. N., Berezina N. A., Nazarova L. E., Poliakov T. N., Chekryzheva T. A. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // *Oceanologia*. 2014. Vol. 56, N 2. P. 291–306.
- Sharpley A. N., Bergström L., Aronsson H., Bechmann M., Bolster C. H., Börling K., Djodjic F., Jarvie H. P., Schoumans O. F., Stamm C., Tonderski K. S., Ulén B., Uusitalo R., Withers P. J. A. Future agriculture with minimized phosphorus losses to waters: Research needs and direction // *AMBIO*. 2015. Vol. 44. Suppl. 2. P. S163–S179.
- Simona M. Winter and spring mixing depths affect the trophic status and composition of phytoplankton in the northern meromictic basin of Lake Lugano // *J. Limnol.* 2003. Vol. 62, N 2. P. 190–206.
- Spilling K., Olli K., Lehtoranta J., Kremp A., Tedesco L., Tamelander T., Klais R., Peltonen H., Tamminen T. Shifting diatom – dinoflagellate dominance during spring bloom in the Baltic Sea and its potential effects on biogeochemical cycling // *Front. Mar. Sci.* 2018. Vol. 5. A. 327. doi: 10.3389/fmars.2018.00327
- Stenseth N. C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J. W., Chan K.-S., Lima M. Ecological effects of climate fluctuations // *Science*. 2002. Vol. 297. P. 1292–1296.
- Teutschbein C., Sponseller R. A., Grabs T., Blackburn M., Boyer E. W., Hytteborn J. K., Bishop K. Future riverine inorganic nitrogen load to the Baltic Sea from Sweden: an ensemble approach to assessing climate change effects // *Global Biogeochem. Cycles*. 2017. Vol. 31. P. 1674–1701.

- Thompson R., Kamenik C., Schmidt R. Ultra-sensitive Alpine lakes and climate change // *J. Limnol.* 2005. Vol. 64, N 2. P. 139–152.
- Uusitalo R., NÄrvÄnen A., Kaseva A., Launto-Tiuttu A., Heikkinen J., Joki-Heiskala P., Rasa K., Salo T. Conversion of dissolved phosphorus in runoff by ferric sulfate to a form less available to algae: field performance and cost assessment // *AMBIO.* 2015. Vol. 44. P. 286–296.
- Wen Y., Schoups G., van de Giesen N. Organic pollution of rivers: Combined threats of urbanization, livestock farming and global climate change // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7, N 43289. P. 1–9.
- Weyhenmeyer G., Blenckner T., Pettersson K. Changes of the plankton spring outburst related to the North Atlantic Oscillation // *Limnol. Oceanogr.* 1999. Vol. 44, N 7. P. 1788–1792.
- Wilk-Woźniak E., Amirowicz A., Pocięcha A., Gąsiorowski M. The effect of water balance of a man-made lacustrine ecosystem on the food web: does flushing affect the carbon signature of plankton and benthos? // *Ecohydrology.* 2016. Vol. 9. P. 765–772.
- Williams W. D. Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025 // *Environ. Conservat.* 2002. Vol. 29. P. 154–167.
- Williamson T. J., Vanni M. J., Renwick W. H. Spatial and temporal variability of nutrient dynamics and ecosystem metabolism in a hyper-eutrophic reservoir differ between a wet and dry year // *Ecosystems.* Published on line 27 April 2020. doi: 10.1007/s10021-020-00505-8
- Withers P. J. A., Jarvie H. P. Delivery and cycling of phosphorus in rivers: a review // *The Sci. Total Environ.* 2008. Vol. 400. P. 379–395.
- Zillén L., Conley D. J., Andrén T., Andrén E., Björck S. Past occurrences of hypoxia in the Baltic Sea and the role of climate variability, environmental change and human impact // *Earth-Sci. Rev.* 2008. Vol. 91. P. 77–92.

The influence of climatic fluctuations on the structure and functioning of ecosystems of continental water bodies

S. M. GOLUBKOV

*Zoological Institute of RAS
199034, St.-Petersburg, Universitetskaya emb., 1
E-mail: golubkov@zin.ru*

Climatic fluctuations are among the most important factors causing changes in terrestrial and aquatic ecosystems. The review considers the main mechanisms of the influence of climate change on the structure and functioning of ecosystems of water bodies and shows the need to consider these mechanisms when developing a strategy for the conservation of biological resources of aquatic ecosystems. Climatic fluctuations affect aquatic ecosystems through changes in temperature, surface runoff of nutrients and other substances and their relationships, the intensity of water mixing during the circulation period and other mechanisms. Additional nutrients that come in rainy periods from the catchment and directly with precipitation stimulate the development of primary producers and cause the risk of further eutrophication of water bodies. An increase in temperature promotes the development of potentially toxic phytoplankton species and exacerbates the problem of “green tides,” the massive development of multicellular algae in the coastal zone. Organic substances coming from the catchment area during wet periods stimulate a “microbial loop” in aquatic ecosystems. In shallow lakes, climate fluctuations can cause food web dynamics and a change in ecological regime. Climate-induced changes in the composition of producer communities often lead to weakened pelagic-benthic relationships in aquatic ecosystems. Climate-induced changes in the composition of phytoplankton often lead to weakening of pelagic-benthic coupling in aquatic ecosystems. In some cases, climate change has contributed to invasions of alien species. The natural dynamics of ecosystems due to climate fluctuations deserve close attention and require the development of special adaptive management of aquatic biological resources. In some cases, it is necessary to apply more severe measures for the protection and restoration of water bodies, which would take into account adverse changes in the natural background that occur with long-term changes in natural factors.

Key words: climate, nutrient load, productivity, food webs, ecological regime, ecosystem management.