

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ЦВЕТЕНИЕ АРКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА ИМАНДРА

Н.А. Кашулин^{1*}, А.К. Беккелунд²

¹ Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация); ² ЗАО «Creek-Bio» (Осло, Норвегия)

* Эл. почта: kashulyn@mail.ru

Статья поступила в редакцию 02.02.2022; принята к печати 08.06.2022

Проанализированы тренды ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветений в крупном арктическом водоеме оз. Имандра, регулярно происходящих с начала 2000-х годов. Относительно предыдущего периода, в начале XXI века произошло увеличение среднегодовых и сезонных температур воздуха, продолжительности солнечного сияния и интенсивности солнечной радиации на фоне снижения облачности в весенний период и количества зимних осадков. Это привело к изменению светового режима в водоеме и увеличению доступной фотосинтетически-активной радиации в весенний период. В условиях повышенной нагрузки со стороны биогенных элементов это могло послужить причиной радикальных изменений структуры фитопланктонных сообществ и их сезонных сукцессий, а также динамики биогенных элементов. На основании полученных результатов и обзора литературных данных предложена концептуальная модель возникновения и развития регулярного цветения арктического водоема оз. Имандра.

Ключевые слова: сезонные сукцессии, цветение вредных водорослей, изменение климата Арктики, солнечная радиация, хлорофилл *a*, Имандра.

CLIMATE CHANGES AND ALGAL BLOOM IN THE ARCTIC LAKE IMANDRA

N.A. Kashulin^{1*}, A.K. Bekkelund²

¹ Institute of Industrial Environmental Problems of the North, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Apatity, Russia); ² Creek-Bio Co. (Oslo, Norway)

* Email: kashulyn@mail.ru

Trends of meteorological parameters potentially implicated in harmful algal blooms regularly occurring since early 2000-ies in a major Arctic freshwater basin the lake Imandra have been analyzed. Compared with the preceding period, increases occurred in mean annual and seasonal air temperatures, sunshine duration, and solar radiation, whereas decreases occurred in spring cloudiness and winter precipitates. These changes resulted in altered light regimens in the lake, which were associated with an increased availability of photosynthetically relevant radiation in springtime. In combination with an increased biogenic matter load, this could lead to drastic changes in the structure of phytoplanktonic communities and in their seasonal successions, as well as in biogenic matter dynamics. Based on these considerations and published data, a conceptual model of the emergence and development of regular harmful algal blooms in the lake Imandra is suggested.

Keywords: seasonal successions, harmful algal bloom, climate changes, Arctic, solar radiation, chlorophyll *a*, Imandra.

Список сокращений

БГЭ	биогенные элементы
ПСС	продолжительность солнечного сияния
ФАР	солнечная фотосинтетически активная радиация
Chl- <i>a</i>	содержание в воде пигмента хлорофилл <i>a</i>
СуаноНАВ	цветение, формируемое цианобактериями
НАВ	Harmful Algal Bloom – массовое развитие («цветение») потенциально опасных фотосинтезирующих микроорганизмов в водоеме
НАВ-вид	вид организмов, формирующих НАВs
PEG	Plankton Ecology Group – классическая вербальная модель сезонной сукцессии планктона

Введение

Изменения климата вызывают сложные экосистемные реакции различных пространственных и временных масштабов. Они включают изменения физических, химических и биологических параметров озерных экосистем, в конечном итоге результирующие в снижение их устойчивости и видового разнообразия. Представляя собой географически распределенную сеть самых низких точек окружающего ландшафта, озера объединяют информацию об изменениях на территории водосбора, что повышает их важность как индикаторов изменения климата. В то же время озера, являясь ключевыми точками круговорота атмосферного, наземного и водного углерода в ландшафте, выступают важнейшими регуляторами изменений климата [17, 71, 78, 87].

К последствиям нарушения устойчивости пресноводных экосистем относится цветение водоемов, которое становится экологической проблемой, принимающей глобальные масштабы. Оно было названо одной из самых больших угроз качеству поверхностных вод, влияющих на здоровье населения и водных экосистем [40, 63]. Только в США массовое развитие цианобактерий приводит к потере рекреационных, питьевых и сельскохозяйственных водных ресурсов на сумму более 2 миллиардов долларов в год [33]. Цветение все больше затрагивает и водоемы высоких широт [17].

Хотя международного определения или количественной оценки понятия «цветение» нет, это явление обычно рассматривают как значительную продукцию биомассы за короткий период времени, коррелирующую с уменьшением разнообразия фитопланктона [57, 73]. Цветение водоемов может формироваться как «обычными», так и «вредоносными» водорослями – фотосинтезирующими водными микроорганизмами, которые могут оказывать различные вредные воздействия на водные экосистемы, включая изменения пищевых сетей, гипоксию, выделение мощных токсинов, способных передаваться и накапливаться по пищевым цепям, вызывая отравление и гибель различных организмов, в том числе человека. Цветение сопровождается отрицательными эстетическими и органолептическими эффектами [20, 27].

Термин «Harmful Algal Bloom (НАВ)» – вредоносное цветение водорослей – применяется к различным видам фитопланктона, принадлежащим к широкому разнообразию филогенетических групп. Существует консенсус в отношении того, что НАВ – явление сложное, обычно вызываемое не одним фактором окружающей среды, а множеством физико-химических и биологических факторов, что затрудняет выявление причин возникновения и прогноз долговременной динамики цветения [43]. Рост частоты, интенсивности и географической распространенно-

сти НАВ связывают с климатическими изменениями, глобальным загрязнением биогенными веществами, изменениями гидрологического режима, инвазиями или интродукцией видов, формирующих НАВ. При этом важнейшая роль отводится климатическим изменениям [31, 36, 43, 62, 74].

За последние 50 лет среднегодовые температуры приземных слоев воздуха на Кольском полуострове увеличились на $2,3 \pm 1,0$ °С, и статистически значимое потепление происходит зимой, весной и осенью [54]. В Хибинах температура воздуха повышается во все сезоны со скоростью $0,22-0,54$ °С/10 лет [1]. Важные для водорослей изменения климата высоких широт происходят в температурном режиме, количестве и продолжительности снежного и ледяного покровов, соотношении испарения и осадков, качестве и количестве притока воды в озера и реки из-за ускоренного таяния ледников и вечной мерзлоты. Уменьшается процент осадков, выпадающих в виде снега. Регистрируется глобальное повышение поверхностной температуры воды озер, наибольшие темпы которого демонстрируют северные водоемы [29, 60, 70, 72]. Полагают, что только летнее потепление вод озер вызовет в течение следующего столетия увеличение цветения водорослей на 20%, а случаев НАВ – на 5% [60].

Механизмы и причина начавшихся с начала XXI века регулярных цветений крупного арктического водоема оз. Имандра (рис. 1) остаются не раскрытыми полностью [2–4]. Интенсивное загрязнение оз. Имандра с середины прошлого века сточными водами горно-перерабатывающих, коммунальных и сельскохозяйственных предприятий привело к эвтрофированию водоема и накоплению значительных количеств тяжелых металлов, органического вещества и биогенных соединений в компонентах его экосистемы (донные отложения, вода, биота) [5–13, 15]. С 2000-х годов наблюдается снижение нагрузки тяжелых металлов на водоем при сохранении биогенной нагрузки. Парадоксальным представляется факт интенсификации цветения водоема на фоне снижения уровня его загрязнения [2–4, 10, 46, 47].

В данной работе мы анализируем наблюдавшиеся в переходном периоде в 1985–2020 годы тренды ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветения, с целью выявить триггерные изменения окружающей среды, послужившие причиной начала регулярных случаев массового развития фотосинтезирующих микроорганизмов в крупном арктическом водоеме оз. Имандра. На основании полученных результатов и анализа литературных данных мы предлагаем концептуальную модель причинно-следственных отношений, основанную на признаках и экологических функциях и описывающую возникновение и развитие НАВ.



(а)



(б)

Рис. 1. Массовое развитие цианобактерий в оз. Имандра (а), сопровождающееся массовой гибелью молоди сига и ряпушки (б)

Материалы и методы

Данные по содержанию хлорофилла *a* (Chl *a*) в воде плеса Йокостровская Имандра получены в ходе многолетних наблюдений в районе Комплексного мониторингового полигона (КМП) «Имандра» Карельского научного центра РАН (67°35'43.7"N 33°00'09.0"E). Для определения концентрации хлорофиллов фильтровали пробы воды объемом 1–2 л через мембранный фильтр с диаметром пор 0,47 мкм. Экстракцию хлорофиллов проводили раствором ацетона, оптическую плотность экстрактов измеряли на спектрофотометре Hitachi UV-VIS 181.

При анализе метеорологических данных различного масштаба (сутки, месяц, год) по станции 22216-Апатиты и ближайшим станциям метеорологического наблюдения (22204-Ковдор, 22217-Кандалакша), потенциально влияющих на продукционные процессы в оз. Имандра, мы сфокусировали внимание на временном периоде 1985–2020 годов.

Использованный набор метеорологических данных получен из следующих источников:

- European Climate Assessment & Dataset (<https://www.ecad.eu/>);
- Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации-Мировой центр данных (ГУ ВНИИГМИ-МЦ);
- Специализированные массивы для климатических исследований (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index0.xhtml>);
- Global Energy Balance Archive (GEBA) database (<https://geba.ethz.ch/data-retrieval.html>);
- METEOBLUE (www.meteoblue.com);
- World Weather Online (<https://www.worldweatheronline.com/apatity-weather-averages/murmansk/ru.aspx>);
- Справочно-информационный портал «Погода и климат» (www.pogodaiklimat.ru).

Временные ряды расходов воды р. Нива были получены из модели Arctic-HYPE (version 3.0.26) (<https://hypeweb.smhi.se/explore-water/historical-data/arctic-time-series>).

В анализ были включены изменения среднегодовых, сезонных и среднемесячных температур воздуха, проценты облачности, количества осадков, продолжительность солнечного сияния (ПСС), коротковолновой радиации. Сезонные климатические тренды были включены ввиду потенциального влияния зимних и весенних условий на динамику вегетационного периода [56]. Выделение сезонов проведено по Б.А. Яковлеву на основании переходов радиационного баланса через нуль [16]. Использованы графические методы представления и анализа временных рядов. Для оценки многолетней динамики изучаемых параметров в рассматриваемый период проведен регрессионный анализ с построением линейных функций, которые дают общее представление о направлении процесса, хотя далеко не всегда отражают его сложность. Линейные тренды использовали для оценки генеральной направленности изменений анализируемых параметров на протяжении всего исследуемого периода. Тренды определяли линейной аппроксимацией рядов данных методом наименьших квадратов. Линейная модель была выбрана на основании биологической целесообразности. В качестве независимых примеров пятнадцатилетней изменчивости климатических параметров на пороге тысячелетий использовали два периода: период 1 (1985–1999) и период 2 (2000–2014), когда цветение Имандры не происходило и происходило, соответственно. Для оценки количественных изменений за эти периоды рассчитаны средние значения параметров. Статистическую значимость изменений за пятнадцатилетние периоды оценивали по *t*-критерию Стьюдента для двухвыборочной проверки

равенства средних значений по каждой выборке [53]. Анализ данных проводился в программах StatPlus 7 и MS Excel (+StatFi).

Результаты

Для оз. Имадра в течение года характерен весьма однородный световой режим (табл. 1). Он зависит от угла наклона солнца, ослабления света облаками, ледяным покровом, снегом, а также самой водой (цветность, общее количество взвешенных веществ). Освещенность отсутствует или недостаточна в течение полярной ночи, когда солнце находится ниже 12° над горизонтом.

В табл. 1 представлены изменения, происходящие в течение года, показателей долготы дня, высоты солнца, максимально возможной суммарной солнечной радиации для района г. Апатиты и содержания Chl *a* в плесе Йокостровская Имандра. Эти показатели изменяются в широком диапазоне. В полярную ночь значения Chl *a* в воде ниже предела обнаружения, а

максимальные наблюдаются в мае-июне (переходный период весна-лето). В апреле (подо льдом, при минимальных температурах воды) значения Chl *a* сопоставимы с июльскими и августовскими, при максимальном прогреве воды. Высота солнца над горизонтом и продолжительность дня в августе и апреле сопоставимы. Максимальные значения Chl *a* наблюдаются в мае-июне при невысоких значениях температуры воды, но максимальных значениях суммарной солнечной радиации, что подчеркивает ее ведущую роль в продукционных процессах.

Продолжительность ледостава – около семи-восьми месяцев (рис. 2). В целом фенология ледяного покрова Имандры выглядит следующим образом. Как правило, ледостав происходит в октябре-ноябре (рис. 2 а, б), максимальные толщина льда и высота снежного покрова наблюдаются в марте (рис. 2 и, к). Снег препятствует нарастанию льда, изолируя его от отрицательных температур воздуха, а конвенционные

Табл. 1

Годовые изменения продолжительности дня, высоты солнца, солнечной радиации и содержания хлорофилла в водах оз. Имандра

Месяц	Долгота дня, часы <u>продолжительность</u> диапазон	Высота солнца над горизонтом (градусы)	Максимально возможная суммарная солнечная радиация [16], вт/(м ² · сутки)	Chl <i>a</i> , мг/м ³ <u>среднее</u> диапазон
I	<u>3:38</u> 01:13...05:52	- 31°44''...+5°10'23''	232,6	<u>0</u>
II	<u>7:51</u> 06:01...8:40	+5°27'25''... +14°37'46''	775,3	<u>0</u>
III	<u>11:43</u> 9:48...13:39	+15°00'33''...+26°45'01''	2674,9	<u>0,39</u> 0,17...0,62
IV	<u>15:41</u> 13:47...17:42	+27°08'10''...+37°20'02''	5233,5	<u>3,56</u> 0,32...7,53
V	<u>20:28</u> 17:50...24:00	+37°38'12''...+43°57'38''	7675,8	<u>12,46</u> 3,62...16,97
VI	<u>24:00</u>	+44,2°	8412,4	<u>11,5</u> 2,12...48,3
VII	<u>22:26</u> 24:00...19:36	...+40°35'39''	8024,7	<u>3,72</u> 1,27...9,63
VIII	<u>17:14</u> 19:26...15:11	+40°20'34''...+30°55'33''	5621,2	<u>3,23</u> 1,44...7,73
IX	<u>13:12</u> 15:03...11:22	+30°33'49''...+19°28'54''	3140,1	<u>4,15</u> 0,64...7,93
X	<u>09:19</u> 11:15...07:21	+19°05'38''... +8°12'18''	1511,9	<u>2,19</u> 0,91...3,54
XI	<u>05:10</u> 07:13...3:03	+7°53'03''...+43'59''	495,2	–
XII	<u>00:52</u> 02:54...00:57	+34'36''...–37'50''	116,3	–

и стоковые течения размывают нижние слои, вплоть до образования промоин в местах с сильными течениями. Под действием перепада температур, давления снега и зимнего падения уровня воды происходит деформация льда, образуются трещины и полыньи. При проседании льда на его поверхность выходит озерная вода с образованием снежно-водяной смеси или с формированием обширных «подснежных» луж, защищенных сверху снегом (рис. 2 г, ж). Сход снежного покрова со льда и его всплытие происходит в конце апреля – мае (рис. 2 л, м), вскрытие водоема и полное распаление льда – в мае-июне (рис. 2 н-р). Начало и завершение этих фаз может значительно изменяться в соответствии с климатическими изменениями.

Анализ метеорологических данных за рассматриваемый период показывает, что за исключением 1985

и 1998 годов среднегодовые температуры воздуха в районе г. Апатиты были положительными, и имеется устойчивый тренд их роста на фоне значительных межгодовых колебаний (рис. 3). Среднегодовая температура воздуха в пер. 2 в сравнении с пер. 1 достоверно увеличилась на 0,91 °С ($p < 0,001$). Обращает внимание холодный 1998 год и последовавшее затем резкое потепление в 2000 году.

Периодами наиболее быстрого роста среднегодовых температур были 1985–1989 и 1998–2000 годы. Однако, если в первом случае затем последовал продолжительный спад температур до близких к минимуму, то во втором – после непродолжительного спада последовал продолжительный рост температур. Повышение температур было неравномерным как в целом за 1985–2020 годы, так и по отдельным сезонам.

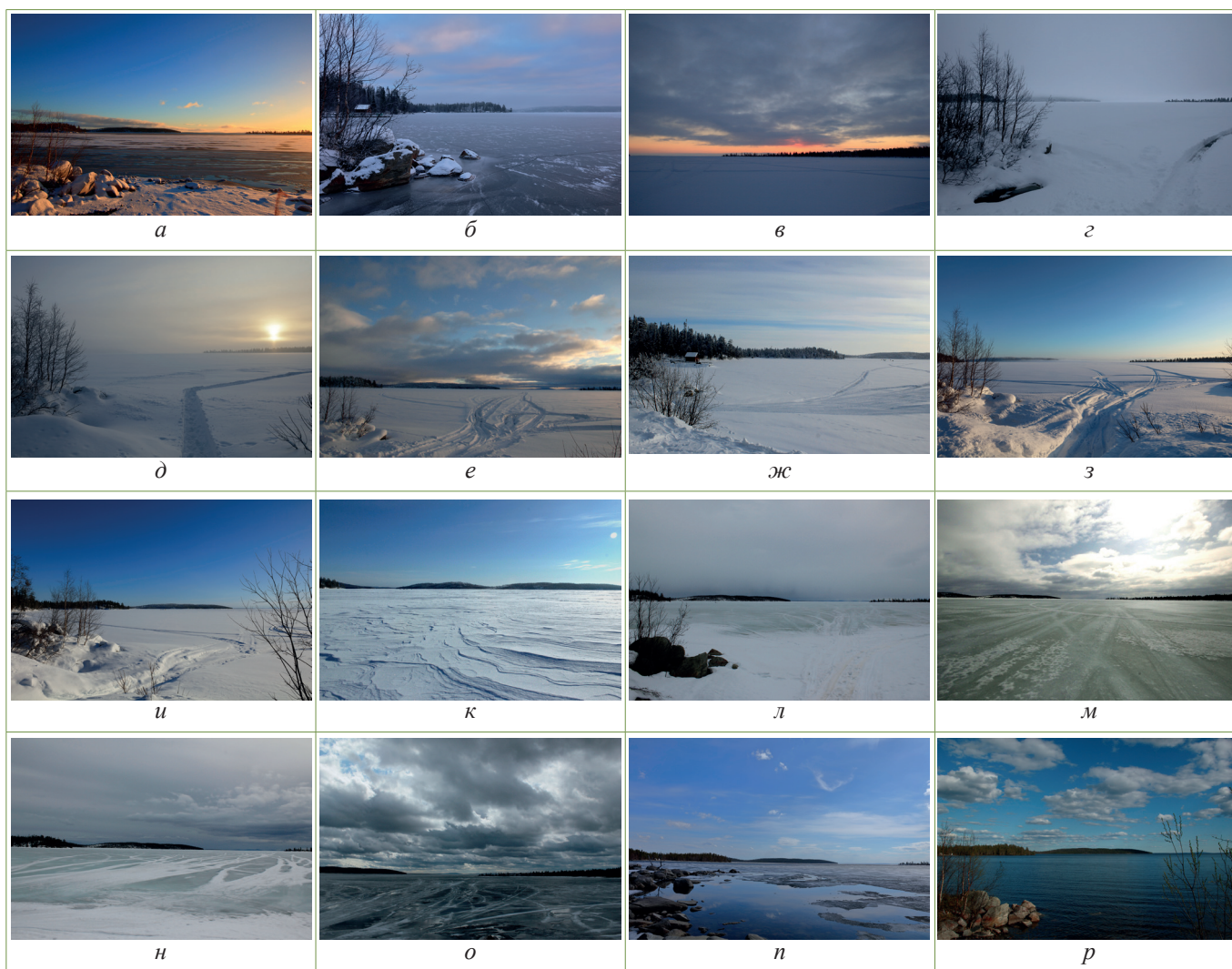


Рис. 2. Состояние ледового покрова оз. Имандра в ноябре (а, б), декабре (в, г), январе (д, е), феврале (ж, з), марте (и, к), апреле (л, м), мае (н, о), июне (п, р)

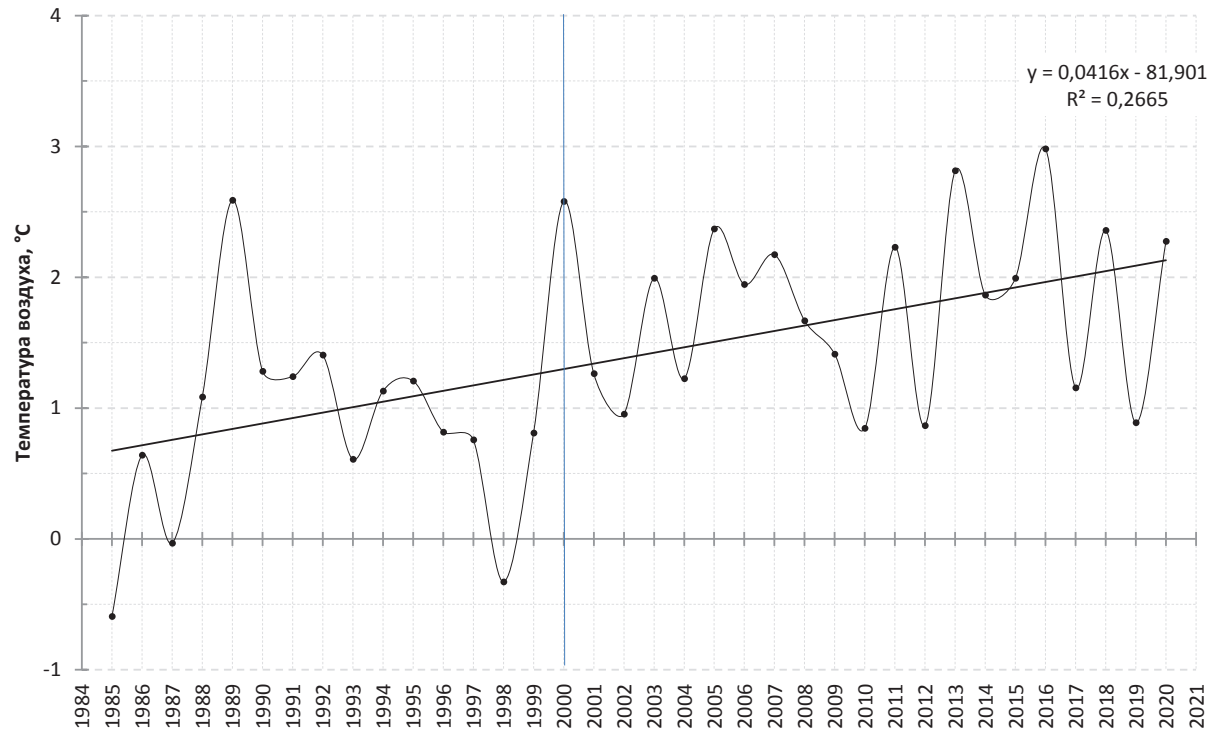


Рис. 3. Динамика среднегодовых показателей температуры воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы



Рис. 4. Динамика средних, максимальных и минимальных за зиму (ноябрь-март) температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

Зима 1997/98 года была наиболее холодной за рассматриваемый период (рис. 4). За ней последовал десятилетний период быстрого зимнего потепления, хотя в целом для рассматриваемого периода 1985–2020 годов тренд увеличения средних зимних температур выражен слабо.

Наиболее быстрый рост температур воздуха в весенний период происходил в 1996–2006 годах (рис. 5).

Вскрытие водоема в рассматриваемый период происходило во второй половине мая, полное таяние льда – в первой декаде июня. Средние майские температуры пер. 2 были достоверно выше на 1,69 °C ($p < 0,001$) (рис. 6), что определяет более раннее вскрытие водоема и начало паводка.

Среднемесячные температуры в периоды открытой воды (май–сентябрь), за исключением июня, также демонстрируют рост, наиболее выраженный в мае и сентябре (рис. 7). Для одиннадцатилетнего промежутка 1996–2006 годов характерен быстрый рост температур в мае и сентябре, для июня–августа этот период был более коротким.

Сравнение средних температур за пер. 1 и пер. 2 показывает, что в пер. 2 температуры увеличились: в апреле – на 0,97 °C ($p < 0,0001$), в мае – на 1,7 °C ($p < 0,0001$), в июле – на 1,54 °C ($p < 0,0001$), в августе – на

1,09 °C ($p < 0,0001$), в сентябре – на 0,83 °C ($p < 0,0001$), в октябре – на 0,84 °C ($p = 0,0002$), в ноябре – на 1,42 °C ($p < 0,0001$). Достоверное увеличение было во все весенне-летние месяцы, за исключением июня.

Наряду с повышением температуры за рассматриваемый период происходило повышение средней за год облачности (рис. 8). Однако в 1998–2005 годах наблюдалось резкое снижение как среднегодовых, так и сезонных значений этого показателя (рис. 9). В целом за период 1985–2020 годов изменения показателей облачности происходили разнонаправленно по сезонам. В весенний период (март–июнь) наблюдалось снижение облачности, в то время как в летний период она несколько увеличилась, снижая количество доступного света.

С показателями облачности тесно связаны показатели выпавших осадков. Годовое количество осадков увеличивалось на протяжении всего рассматриваемого периода (рис. 10). Однако в 2001 году произошло резкое снижение количества осадков. При этом тренд количества зимних осадков практически не изменился, хотя количественные показатели демонстрируют большую межгодовую вариабельность, и в 2001–2004 годах они были низкими (216,3–215,5 мм) (рис. 11). В зиму 2010/11 года их количество было минимальным за весь рассматриваемый период – 157,9 мм.

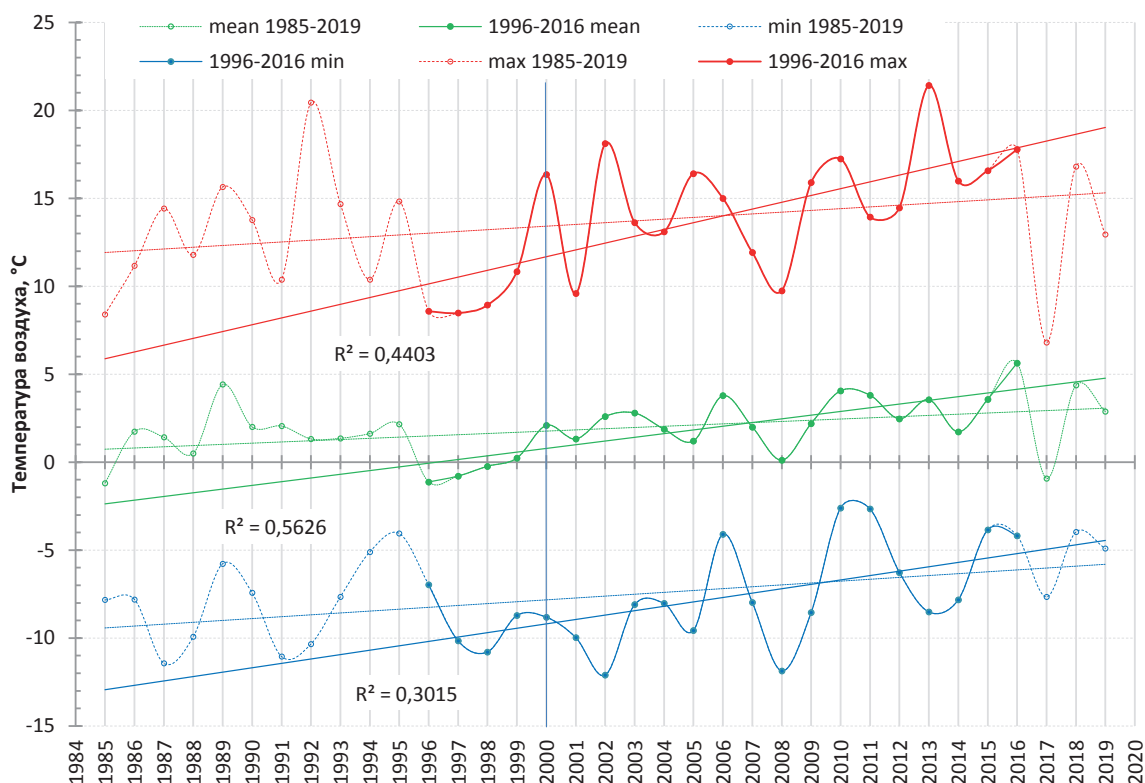


Рис. 5. Динамика и тренды средних, максимальных и минимальных весенних (апрель–май) температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2019 и 1996–2016 годы

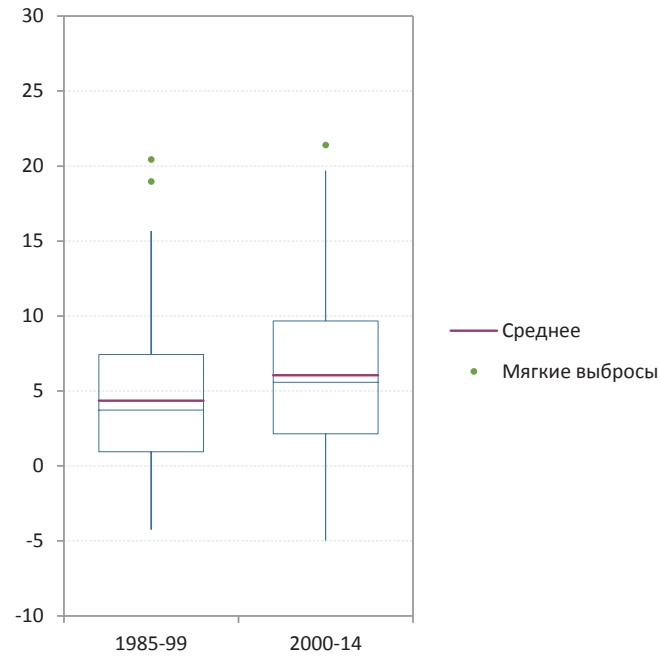


Рис. 6. Распределение майских температур воздуха на высоте 2 м за два сравниваемых периода в районе г. Апатиты

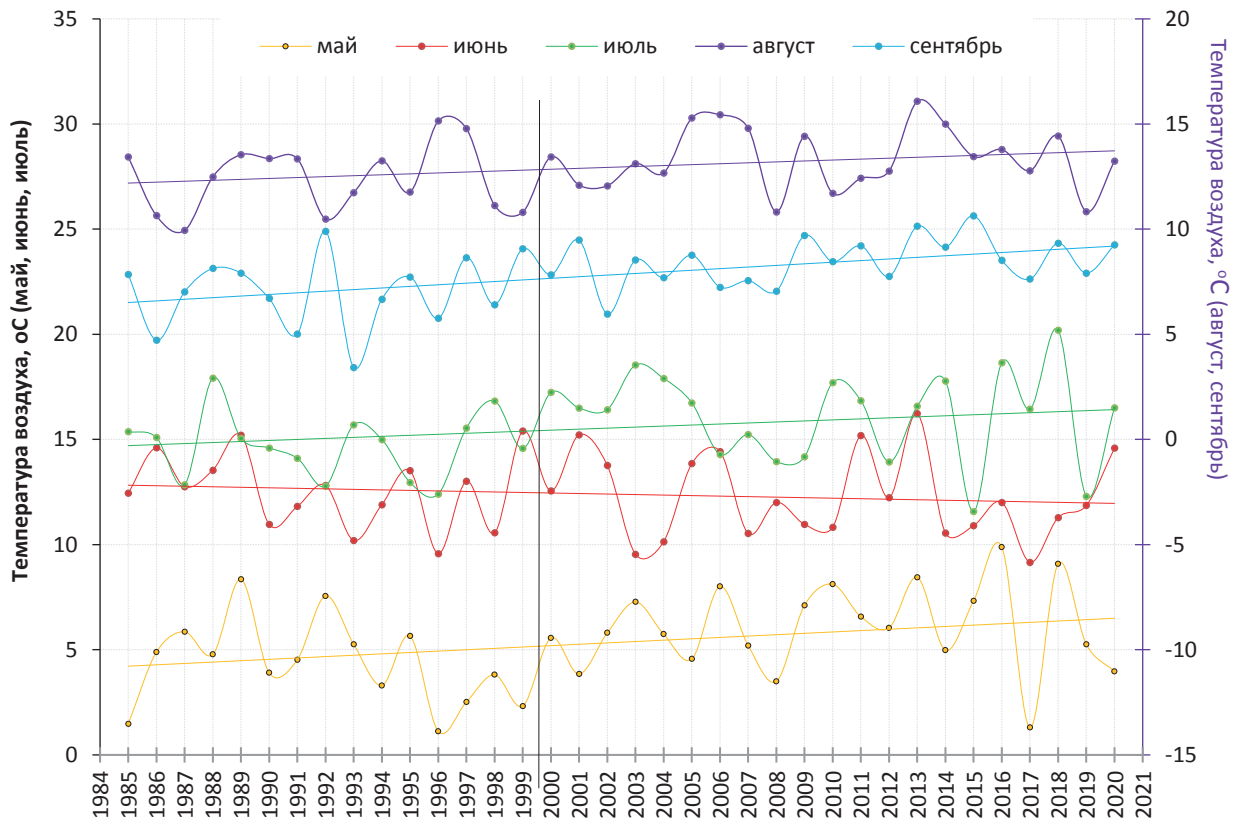


Рис. 7. Динамика среднемесячных показателей температуры воздуха на высоте 2 м в период открытой воды в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

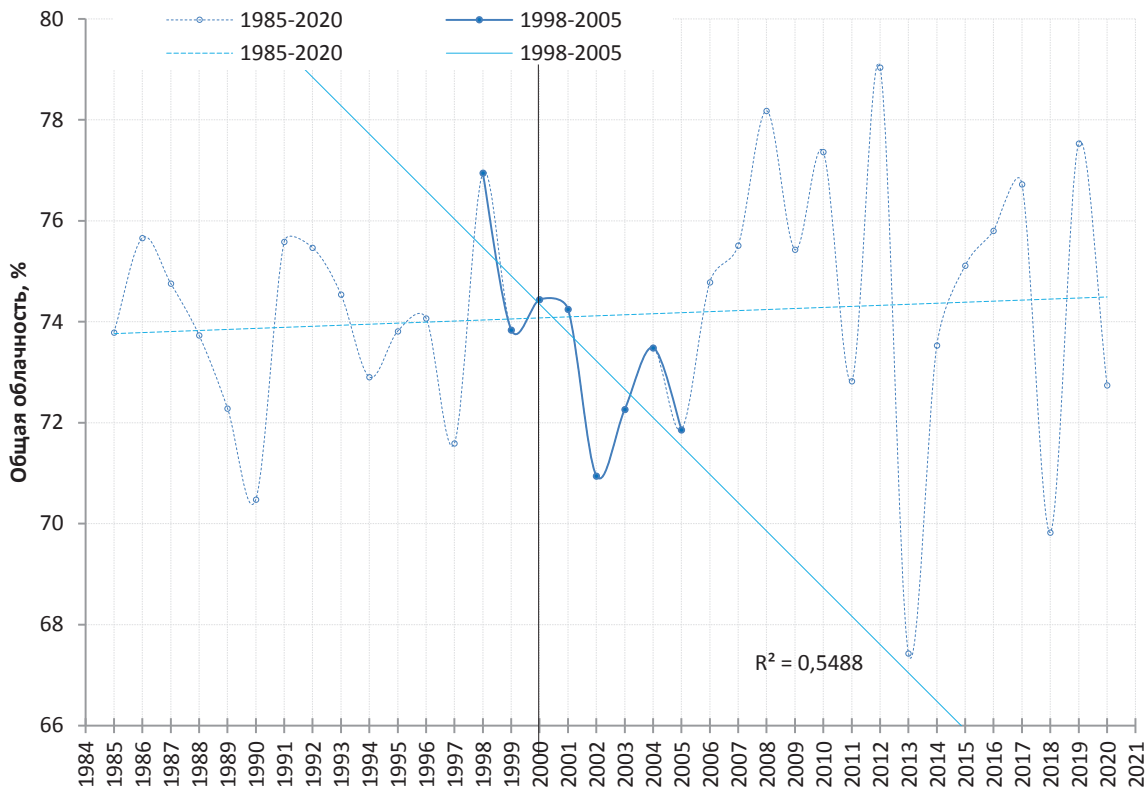


Рис. 8. Динамика показателя и тренды средней годовой облачности (%) за периоды 1985–2020 и 1998–2005 годов

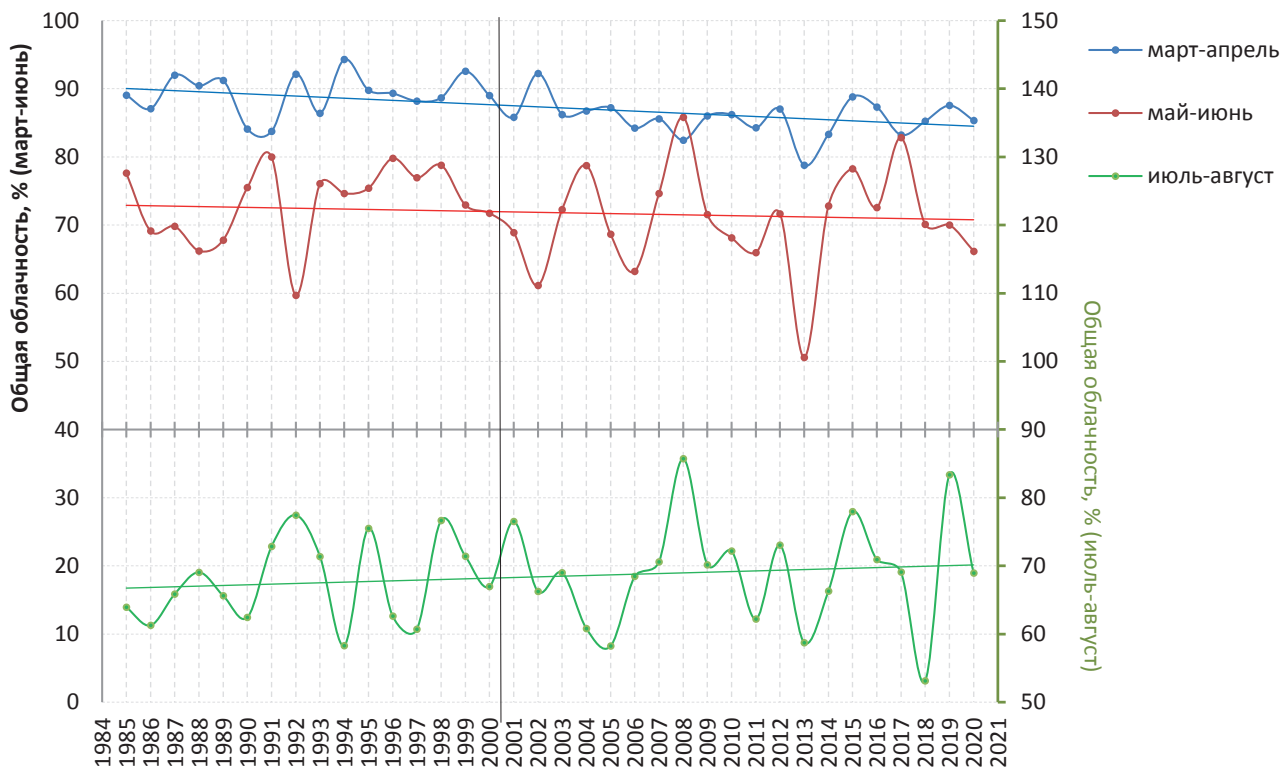


Рис. 9. Динамика показателя общей облачности (%) в вегетационный период

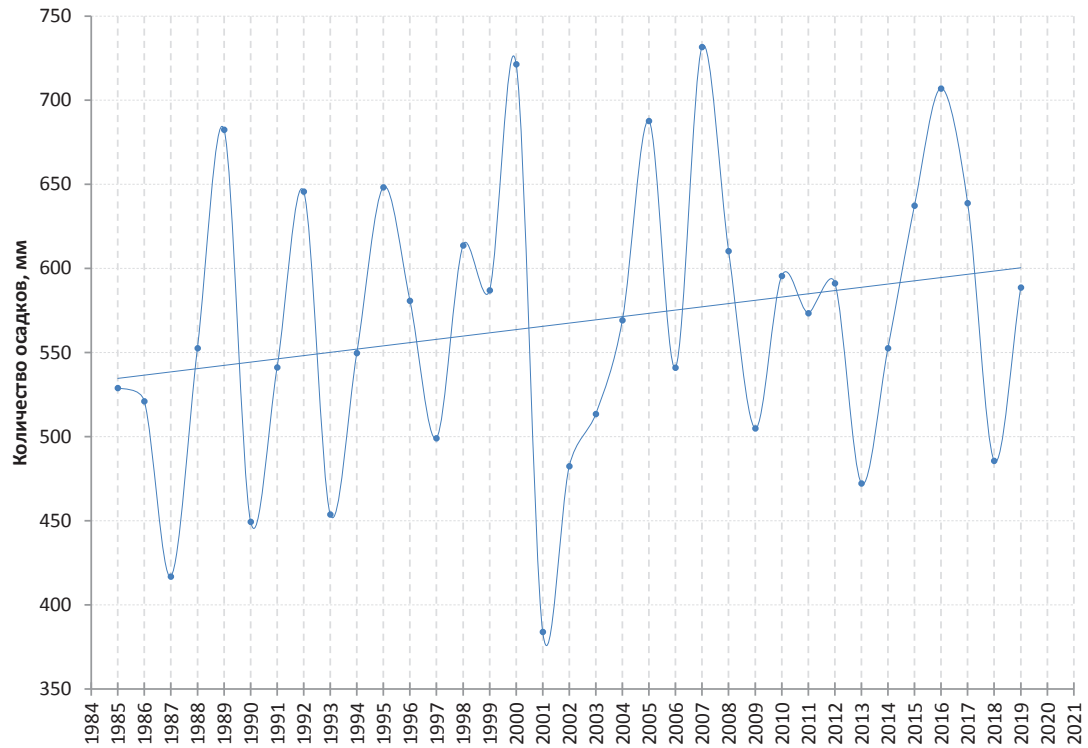


Рис. 10. Динамика суммарного годового количества осадков, выпавших в районе г. Апатиты

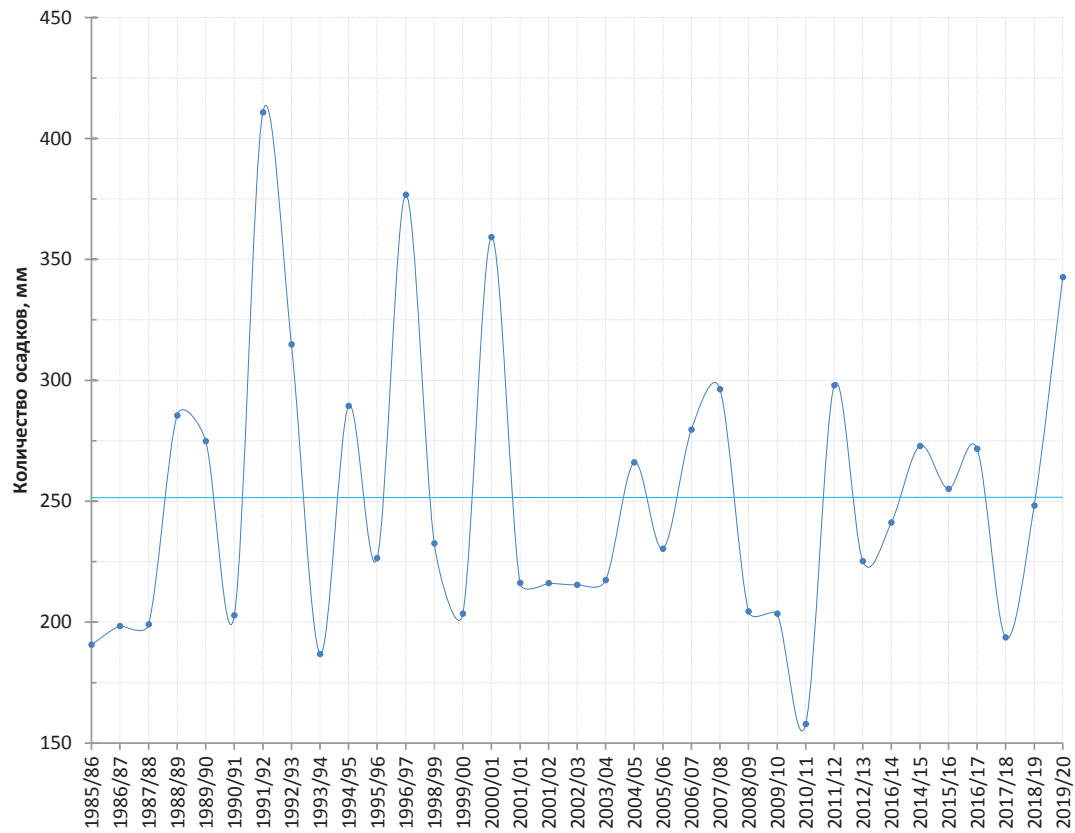


Рис. 11. Динамика суммарного количества осадков, выпавших за период ледостава (ноябрь-апрель)

Важным фактором, определяющим интенсивность фотосинтеза в подледный период, является высота снежного покрова, определяемая сложным комплексом метеоусловий (количество и характер осадков, температура, сила и направление ветра, количество и продолжительность оттепелей, выход озерной воды на лед и т. д.). Прямые измерения высоты снега на поверхности озера не проводились. Поэтому для их оценки использовали косвенные показатели: высота снежного покрова на территории водосбора, динамика в паводковый период расходов воды в р. Нива (сток оз. Имандра) – интегрирующий показатель запасов снега на территории ее водосбора и температурного режима в этот период.

Резкое снижение высоты снежного покрова в целом на территории водосбора произошло в 2000 году (рис. 12).

Видно, что за рассматриваемый период для апреля и мая характерно увеличение расхода воды в р. Нива, тогда как в июне – снижение (рис. 13). До 2000 года наблюдалось увеличение расхода воды в июне, и этот показатель был выше майских, что свидетельствует о пике паводка в июне. После 2000 года, как правило, майские расходы превосходили июньские, демон-

стрируя смещение пиков паводков на май и сокращение продолжительности ледостава. Увеличение расходов воды в апреле связано с увеличением количества оттепелей и/или жидких осадков, что способствует уменьшению высоты снежного покрова, снижению альбедо и лучшему проникновению света в водную толщу.

Показатели облачности отрицательно коррелировали с показателями ПСС. Суммарная годовая ПСС после снижения в 1998 году демонстрировала уверенный рост до 2005 года, после которого варибельность показателя сильно возросла (рис. 14).

Наиболее выраженный рост ПСС происходил в весенний период и в сентябре. Летом она в целом снижалась, за исключением периода 1998–2005 годов, когда наблюдалось резкое увеличение. В годовом цикле наибольшая ПСС в июне, и она соизмерима или превосходит суммарные показатели за апрель-май. Для весеннего периода (март-май), когда происходит быстрый рост содержания Chl *a* от нулевых значений до максимальных за год (табл. 1), наблюдался выраженный тренд увеличения ПСС в период с 1998 (минимальные значения) до 2013 года (максимальные значения) (рис. 15).

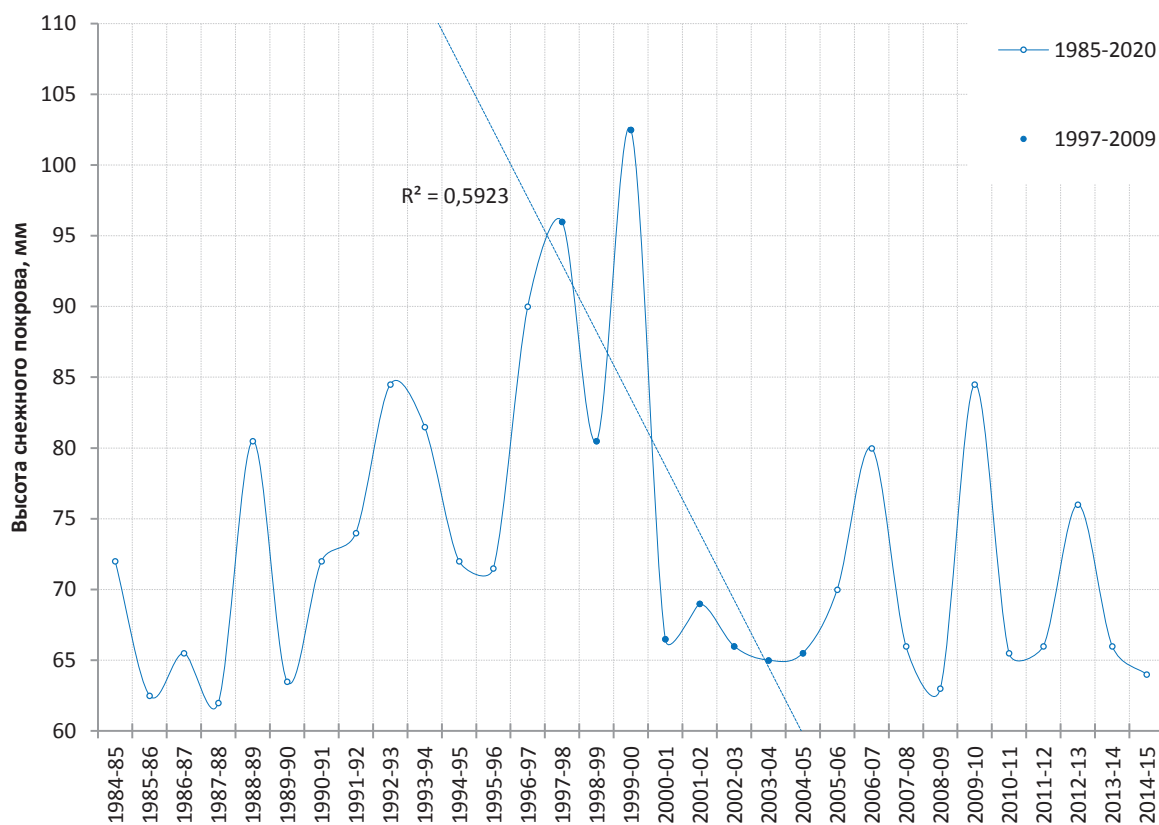


Рис. 12. Динамика показателей максимальной высоты снежного покрова по двум метеостанциям (22204 Ковдор и 2217 Кандалакша) за периоды 1985–2020 и 1997–2009 годов

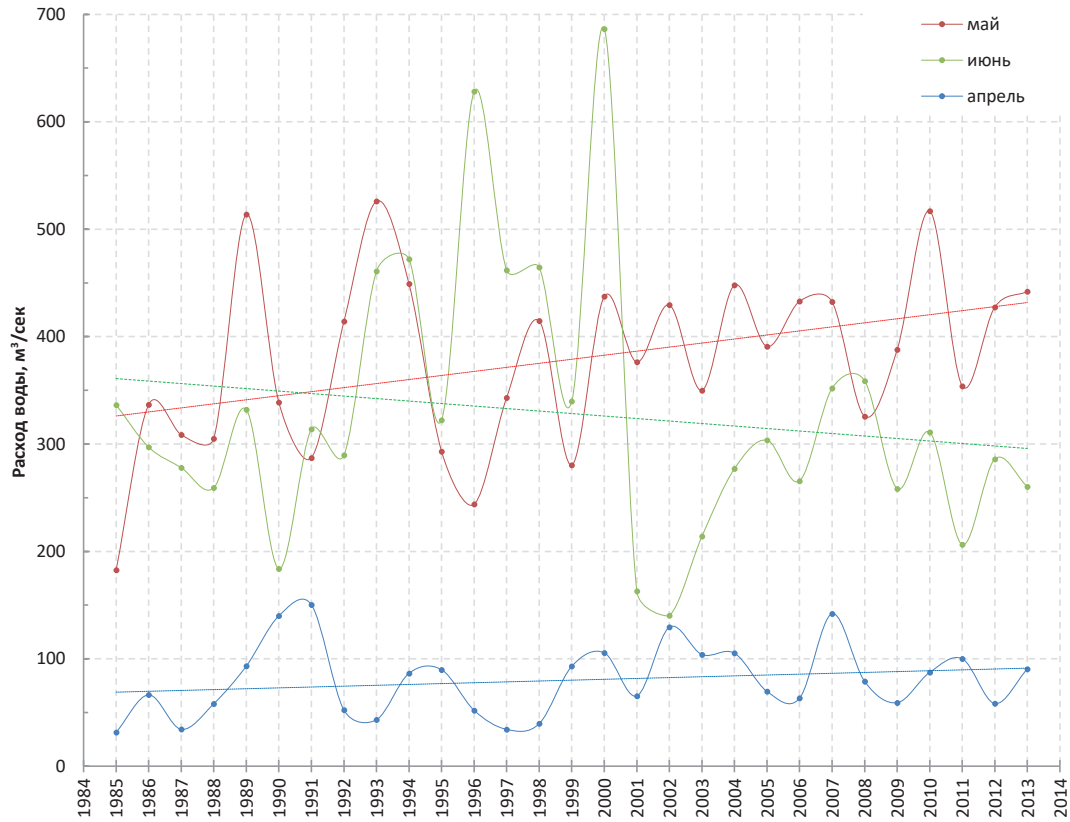


Рис. 13. Динамика среднемесячных расходов воды в р. Нива в весенние месяцы

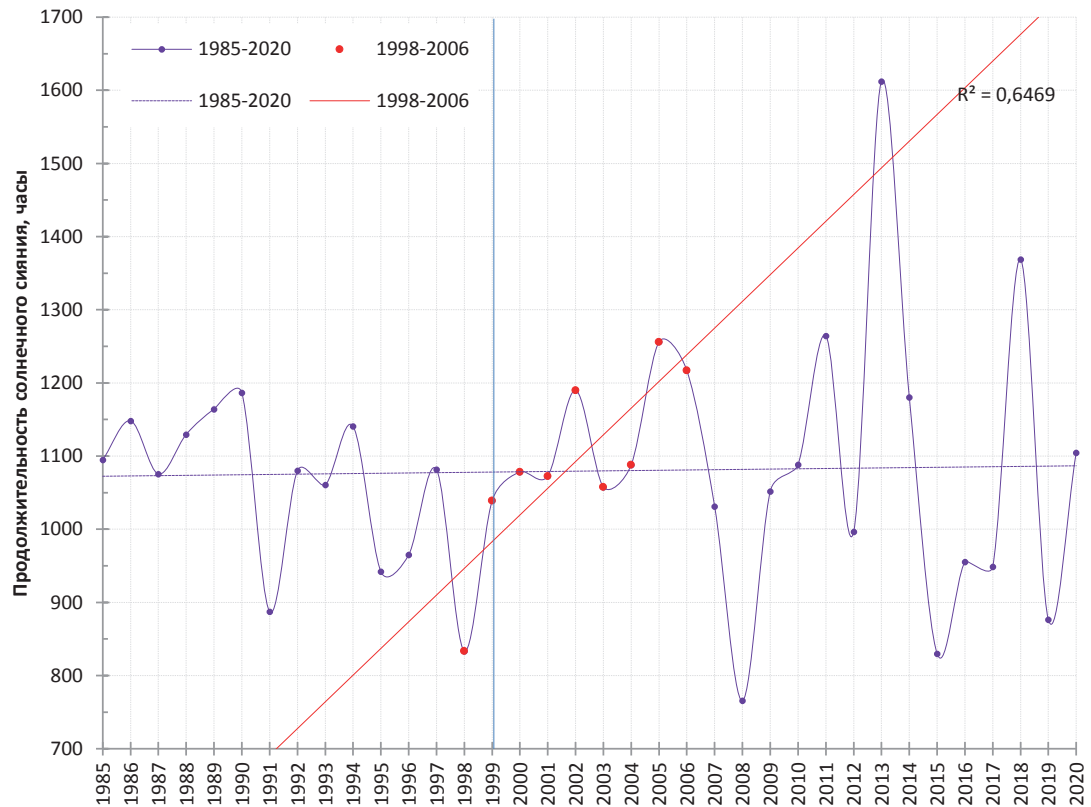


Рис. 14. Динамика суммарной за год продолжительности солнечного сияния (часы) в районе г. Апатиты

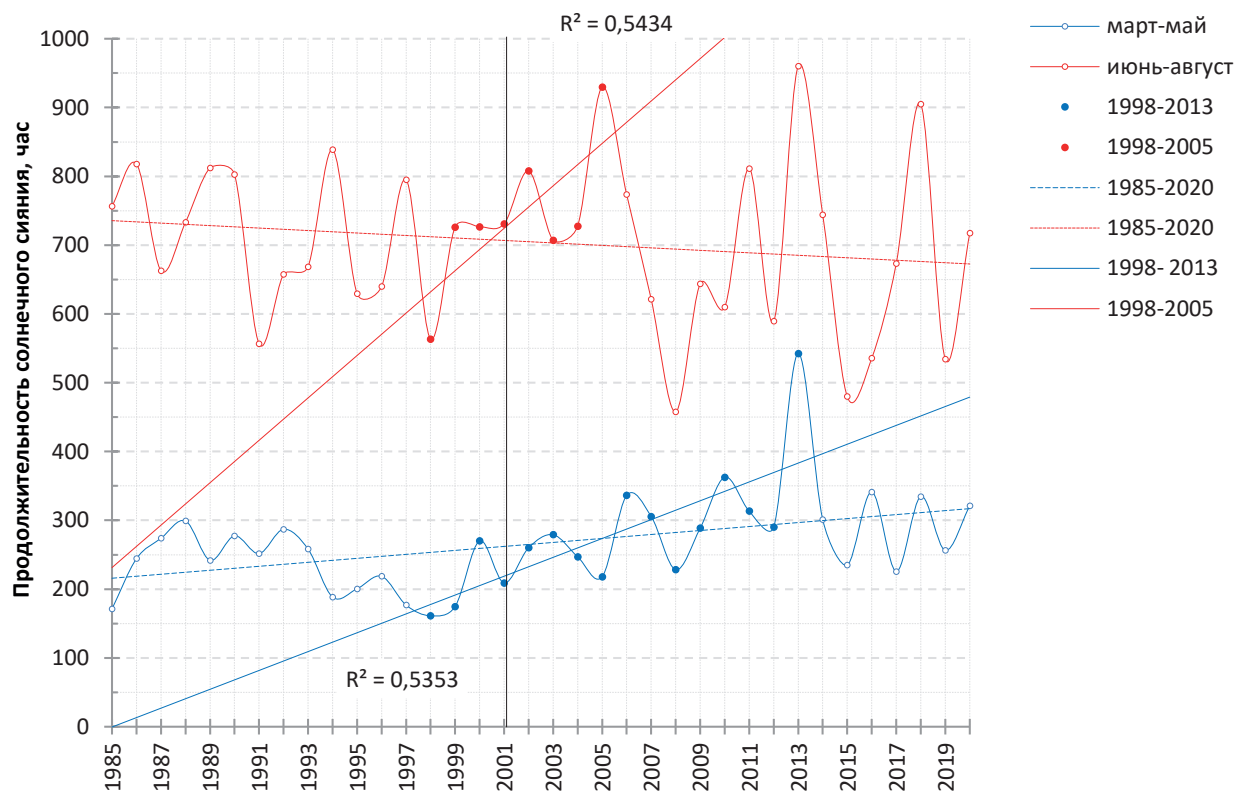


Рис. 15. Динамика суммарной за март-май и июнь-август продолжительности солнечного сияния (часы) в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

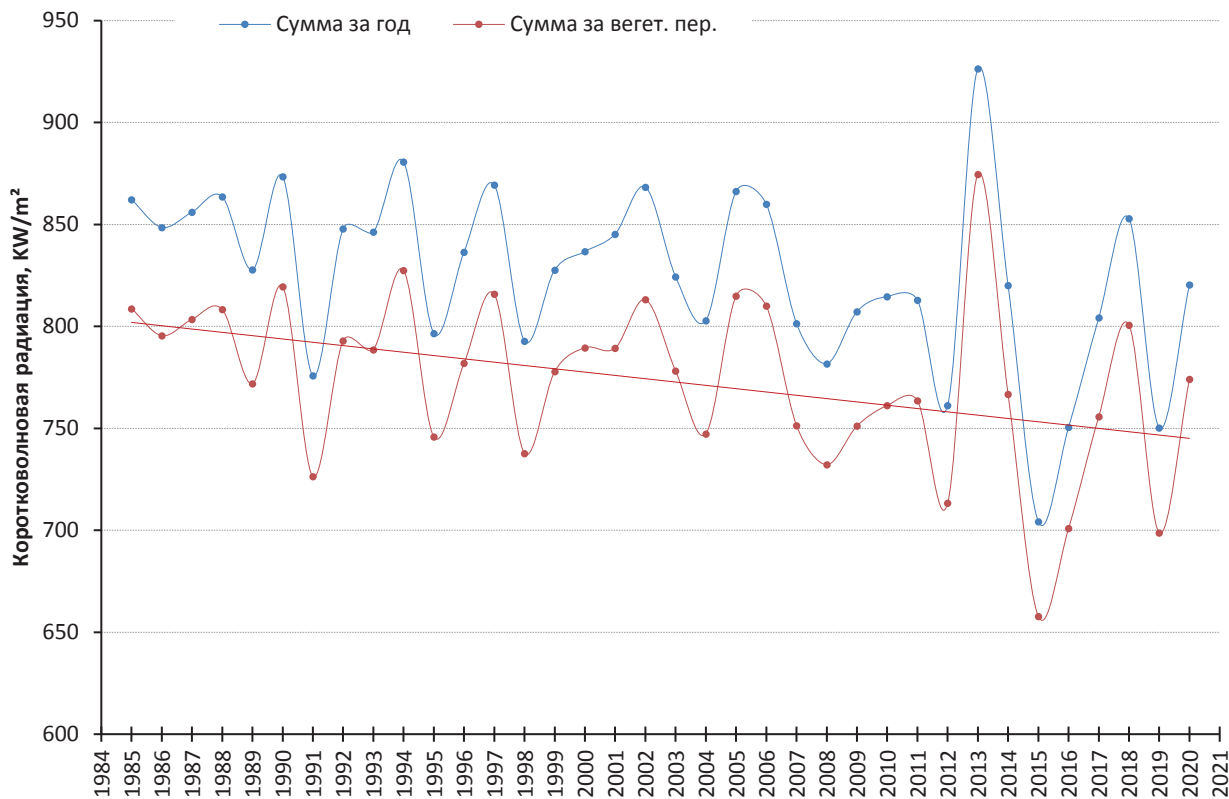


Рис. 16. Динамика суммарных за год и вегетационный период (март-октябрь) показателей общей коротковолновой радиации на земной поверхности в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

Солнечная радиация – ключевой компонент теплового баланса озера. Рост количества поступающей солнечной радиации увеличивает среднюю температуру воды озера, динамику циркуляции вод и определяет режим освещенности. Влияние облачного покрова на температуру озера может быть двенаправленным и сложным. Облачный покров может уменьшить падающую коротковолновую солнечную радиацию, но также приводит к увеличению длинноволновой (атмосферной) радиации, оказывающей влияние на тепловой баланс [72]. Динамика суммарных годовых и сезонных показателей общей (прямой и рассеянной) коротковолновой солнечной радиации в районе г. Апатиты соответствует изменениям показателей облачности и демонстрирует снижение за рассматриваемый период (рис. 16).

Наблюдаются различия динамики, рассеянной и прямой коротковолновой радиации, представляющей наибольшее значение для фототрофных процессов в водной среде (рис. 17). В целом среднегодовые показатели прямой коротковолновой радиации росли и рассеянной уменьшались, что несколько противоречит тенденции увеличения среднегодовых показателей

облачности. Однако это объясняется значительными сезонными различиями интенсивности потоков солнечной радиации, практически отсутствующей в период полярной ночи. В 1992–2005 годах наблюдался быстрый достоверный рост прямой коротковолновой радиации. Интенсивность солнечной радиации в весенний период в основном определяет годовую динамику, и наиболее выраженный рост наблюдался во II квартале в период 1985–2020 годов.

В качестве косвенного показателя поверхностного солнечного излучения предлагается использовать диапазон суточных температур (разница между дневной максимальной и минимальной температурами), позволяющий разделить влияние солнечного и теплового излучения за счет разделения дневного и ночного влияния солнечного потока на температуру [85]. Поскольку для высоких широт данный показатель малоэффективен для периодов полярных дня и ночи, с учетом стоящих задач мы рассматриваем его динамику только для весеннего периода (рис. 18). Наблюдался его достоверный рост в период 1995–2009 годов, что подтверждает увеличение освещенности весной в переходный период.

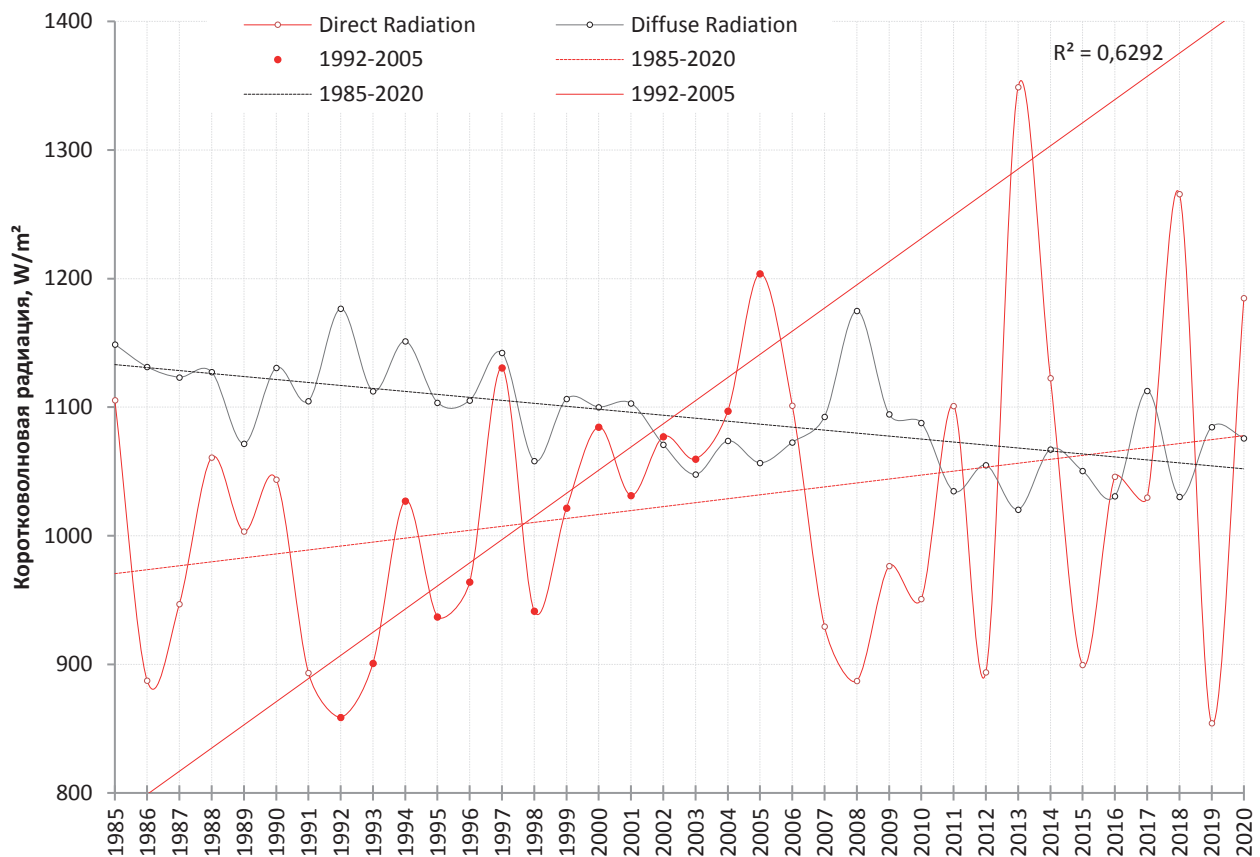


Рис. 17. Динамика среднегодовых показателей рассеянной и прямой коротковолновой солнечной радиации

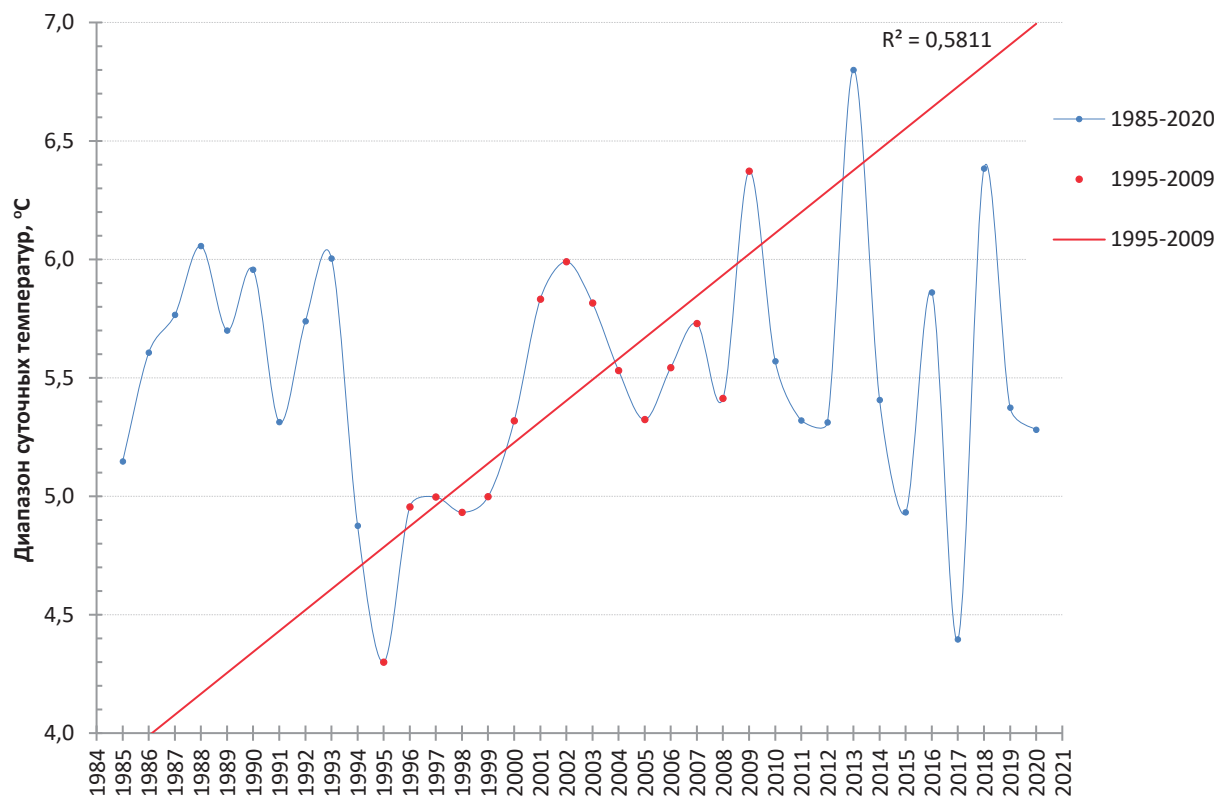


Рис. 18. Изменения средних за весенние месяцы (апрель-май) значений диапазона суточных температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты

Обсуждение

Возможные последствия метеорологических факторов

В настоящее время нет убедительных объяснений того, почему с начала XXI века происходит регулярное цветение заполярного оз. Имандра. Сезонные сукцессии водорослевых сообществ в водоеме включают последовательно сменяющие друг друга весенние вспышки психрофильных видов (*Bacillariophyceae*, *Chrysophyceae*) (рис. 19) и массовое развитие НАВ-видов (*Peridinales*, *Cyanobacteria*) во второй половине лета (рис. 1) [3, 4]. Среди ресурсов, определяющих темпы роста численности фототрофных продуцентов, особое место занимают питательные вещества, свет и температура. С учетом того, что превышение критических нагрузок основных биогенов в водах оз. Имандра наблюдается со второй половины XX века, и это не сопровождалось НАВ до 2000-х годов [5, 10, 13], наиболее вероятно, что триггерным фактором этого явления стали климатические изменения, произошедшие на границе веков. Вместе с тем, понимание воздействий изменений климата на структуру сообществ все еще очень ограничено [61].

Климат Мурманской области подвержен многолетним колебаниям [16]. Причиной их являются циклические изменения активности Солнца – интенсивности и спектрального состава поступающей от него радиации. Они определяют изменения в атмосферной циркуляции – важнейшем факторе формирования климата и его многолетней изменчивости [23]. Помимо циклических региональных изменений Арктику затрагивают и глобальные процессы. Отмечается, что нагрев Арктики опережает среднемировые показатели. При этом северные водоемы на фоне уменьшения облачности и повышения летней температуры воздуха и коротковолновой радиации демонстрируют наибольшие темпы прогрева в летний период (0,72 °C за 10 лет), а период ледостава становится более коротким [29, 60, 72]. Например, сокращение периода ледостава, обусловленное повышением средней температуры воздуха, регистрируется в северной части Швеции [84].

Глобальное увеличение поверхностного солнечного излучения происходит с середины 1980-х годов со скоростью 2,0 Вт/(м² за 10 лет) («глобальное повышение яркости»). Более сильное увеличение, порядка



Рис. 19. Весеннее цветение диатомовых водорослей в оз. Имандра. Толща воды окрашена в бурый цвет, на поверхности – пленка пыльцы ивы

6 Вт/(м² за 10 лет), происходило в период 1992–2002 годов. В Северной Европе с 1983 по 2003 год этот показатель увеличился на 4,4% и был наибольшим в весенние и летние сезоны [17, 23, 85]. Изменения яркости подтверждаются не только прямыми измерениями поверхностной солнечной радиации, но и связанными величинами (дневной температурный диапазон, ПСС). Для Кольского региона анализ ряда метеорологических параметров за период 1985–2020 годов показывает рост их значений, что соответствует глобальным и арктическим трендам климатических изменений.

Рассматриваемый нами период приходится на циклы 22–24 солнечной активности, и пики 23-го цикла были в 2000–2003 годах (SWP Center, <https://www.swpc.noaa.gov/products/solar-cycle-progression>). Повышенная солнечная активность в начале 2000-х годов и обусловленные этим изменения ряда метеорологических факторов, рассматриваемых ниже, могли послужить триггером, запустившим циклические процессы цветения оз. Имандра. Так, была показана связь между циклическими весенними цветениями оз. Байкал и 11-летними циклами солнечной активности [24].

Считается, что глобальные изменения не обязательно должны быть большими по величине, чтобы иметь значимое влияние на пресноводные экосистемы. Даже незначительные изменения температуры озера нелинейно прямо или косвенно влияют на ключевые физические, химические и биологические процессы [4, 17, 29]. При этом сообщества фитопланктона быстрее других реагируют на новые условия окружающей среды из-за их быстрых темпов роста и коротких жизненных циклов [36].

Как и в целом для Арктики, для центральной части Мурманской области характерны выраженные сезонные изменения полуденной высоты солнца от 0–0,5° в период зимнего и до 42,5–44,5° в период летнего солнцестояния, что определяет максимально-возможную продолжительность дня от 0 (в период полярной ночи) до 24 часов (период полярного дня). Колебания полуденной высоты солнца и продолжительности дневного радиационного облучения вызывают большие внутригодовые колебания максимально возможной суммарной солнечной радиации от 75,03 Вт/(м² · сутки) в декабре до 8334,83 Вт/(м² · сутки) в июне [16]. При этом фактические месячные величины сум-

марной радиации, при наличии большой облачности, меняются в еще больших пределах. В центральной части Мурманской области наиболее быстрые и значимые климатические изменения происходили в период 1995–2005 годов [54]. За рассматриваемый период в районе оз. Имандра произошло достоверное увеличение температуры воздуха – как среднегодовых, так и сезонных значений.

Но скорее всего начало цветения водоема обусловлено не прямо увеличением температуры, а сопровождающим его изменением светового режима. Сокращение периода ледостава, снижение количества зимних осадков и выраженное весеннее потепление в сочетании с увеличением ПСС и прямой коротковолновой солнечной радиации приводят к увеличению потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) в водоем, прежде всего в весенний период.

В последнее время появляется все больше доказательств этой гипотезы. Полагают, что в озерах регионов с выраженными сезонными изменениями условий рост фитопланктона зимой лимитируется светом, а не температурой. Температура воды играет косвенную роль в иницировании цветения, изменяя снежно-ледовый режим и увеличивая воздействие света. Классическая модель сезонной сукцессии планктона PEG (Plankton Ecology Group) и ее современные модификации в условиях Арктики показывают, что из числа физических факторов, являющихся триггерами весеннего цветения фитопланктона, ведущую роль играет освещенность [75, 76]. Экспериментальные исследования также показывают, что температура воды мало влияет на начальный наклон кривых зависимости роста и фотосинтеза от света у водорослей в условиях низкой освещенности, потому что их определяют фотохимические, а не ферментативные процессы [48]. Поэтому, хотя физиология водорослей и зависит от температуры воды, в озерах, покрывающихся льдом, именно свет обычно является основным фактором, регулирующим рост фитопланктона. При этом климат и структура пищевой сети влияют на сроки, силу и продолжительность пиков цветения и фазы чистой воды. Показано, что температура воды влияет лишь на начало роста пресноводного фитопланктона, в то время как на величину пиков влияет интенсивность света [55]. Она в значительной степени определяет физические, химические и биологические реакции, включая модуляцию роста, развития и воспроизводства планктонных организмов. Солнечное излучение обеспечивает процессы фотосинтеза (ФАР) или оказывает негативное воздействие (УФ-излучение), определяет эвфотическую глубину озера, влияет на термическую стратификацию [55, 59, 77, 86, 89]. В арктических озерах круглогодично сохраняется довольно узкий диапазон положительных температур воды, и доминируют психрофильные виды. Поэтому на интенсивность

продукционных процессов из физических факторов наибольшее влияние оказывает коротковолновое солнечное излучение, проникающее в фотический слой. Экстремальные сезонные изменения доступности света, наблюдаемые в высоких широтах, являются доминирующим фактором контроля над экосистемами Арктики. Абсолютные и относительные изменения нисходящей освещенности считают универсальным триггером для многих видов активности планктона арктических водоемов [21].

Поток ФАР определяется как глобальными факторами (циклы солнечной активности), так и региональными (сезонная динамика ПСС, высота солнца над горизонтом, облачности, ледового и снежного режимов, продолжительностью периода открытой воды, прозрачности воды и атмосферного воздуха и т. д.) [66, 80]. Водный столб и лед действуют как фильтры, определяя оптические режимы для первичных и вторичных продуцентов [21, 37, 40, 52, 75]. Было показано, что интенсивность и сроки цветения подледного фитопланктона контролируются ледяным и снежным покровами [51]. Они, помимо регулирования доступности света ими, играют важную роль в стратификации водной толщи, определяя удержание фитопланктона во взвешенном состоянии и ограничивая обмен питательными веществами, кислородом и другими газами между слоями воды. Небольшие различия в температуре воды и погодных условиях между последовательными годами могут вызвать значительные колебания гидродинамических условий и в динамике фитопланктона [41, 69]. Наш анализ показывает как увеличение солнечной радиации, так и снижение значимости «фильтров»: облачности, продолжительности периода ледостава, уменьшение снежного покрова оз. Имандра. Аналогичные изменения (малоснежные зимы, сокращение периода ледостава, частые оттепели) были зафиксированы для субарктических шведских озер. Причем потепления, наблюдаемые в XX веке, не вызывали подобных эффектов [28], но предсказывались на основании моделирования [32, 58].

В середине зимы при низком солнце снежный покров отражает большую часть солнечной радиации, и первичная продукция фитопланктона ограничена (рис. 2 *в-е*). В этот период фотосинтез в Имандре практически отсутствует. Уменьшение интенсивности процессов денитрификации и поглощения биогенных соединений продуцентами в сочетании с усилением минерализации органики в аноксических подледных условиях ведут к увеличению концентрации их минеральных форм в воде. Восстановление высоких уровней содержания питательных веществ в холодное время года за счет внешнего и внутреннего поступлений показано и в других озерах [83]. Накопление доступных форм биогенов в зимний период обуслов-

ливают массовое весеннее цветение психрофильных видов при усилении освещенности, за которым следует интенсивный нисходящий экспорт питательных веществ за счет седиментации биомассы. По мере увеличения ФАР фитопланктон начинает расти задолго до начала распаления льда. Рост содержания $Chl\ a$ в водах Имандры начинается в марте, с превышением 10 часов длительностью дня, хотя озеро покрыто льдом и снегом максимальной толщины (рис. 2 *и, к*). В апреле после схода снега со льда (рис. 2 *л, м*) содержания $Chl\ a$ в Имандре могут превосходить июльские и августовские показатели, несмотря на различия в температуре воды. Начинающиеся еще в подледный период весенние вспышки фитопланктона Имандры, демонстрирующие при этом максимальную за годовой цикл биомассу, обуславливают последующие изменения содержания и соотношений форм биогенных элементов, что определяет направленность последующих этапов сезонных сукцессий планктонных сообществ. Аналогичная динамика содержания биогенных элементов в верхнем слое воды с максимумами в декабре-феврале и кратным снижением в периоды подледного цветения характерна для оз. Байкал [25]. Цветение фитопланктона в оз. Байкал носит сезонный характер, начинаясь с подледного периода (март-апрель) и продолжаясь до июня [39].

Подледный фитопланктон хорошо приспособлен к низкой освещенности, низким температурам и подледному циркуляционному режиму вод. Увеличивающиеся солнечное излучение, температура воздуха, продолжительность и интенсивность оттепелей, сопровождающиеся выходом озерной воды на поверхность льда через трещины, меняют светопрозрачность льда. По мере таяния и уменьшения толщины снега и льда происходят изменения их плотности, текстуры и структуры (рис. 2 *л-п*). Показано, что проникновение солнечной радиации способствует возникновению сложных моделей конвекции подо льдом, удерживающей мелкоклеточные организмы и питательные вещества во взвешенном состоянии в фотической зоне [88]. После стаивания с поверхности льда снежного покрова увеличивается подледная освещенность, растут температура воды и глубина конвективно-перемешанного слоя, что интенсифицирует фотосинтез микроводорослей. В зависимости от характеристик снега лед может обеспечивать передачу до 95% ФАР, подпитывая зимнее цветение водорослей, которое конкурирует с летним. По мере снижения альбедо от 0,9 до 0,2 прозрачность льда изменяется в широком диапазоне от 0,1 до 0,6. При этом поток солнечной радиации на нижней границе льда изменяется от $50 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ до $200 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ [38, 52]. Лед сам может стать потенциально обширной сезонной средой обитания, на которой могут расти водоросли. В слое воды и снега на поверхности льда формируют-

ся богатые и продуктивные сообщества автотрофных и гетеротрофных организмов [22, 38, 41, 52, 64, 69, 88]. Прикрепленные ко льду водоросли обеспечивают сложную среду обитания и ресурсы для сообщества связанных микроскопических потребителей, которые передают энергию более крупным потребителям [42]. Так в Байкале обнаружена богатая криофильная ледяная флора и фауна. Всего за 2–3 недели весной рост водорослей в порах льда составлял примерно треть годовой первичной продуктивности [56]. Эксперименты с симпагическими сообществами озера Сен-Пьер продемонстрировали их способность к быстрому росту и сильную устойчивость к повышению температуры [26, 37, 47].

В период ледостава световые условия могут быть благоприятными для цветения фитопланктона в относительно узком слое воды. Однако это обеспечивает условия для быстрого начала массового весеннего цветения при улучшении условий освещения и после таяния льда. Показано, что при отсутствии слоев снега на льду фитопланктон может получать достаточно света для развития биомассы, соответствующей сезону открытой воды [26, 56, 88]. Результаты исследований финских озер показали, что за несколько недель до ледохода биомасса фитопланктона увеличивалась на два или три порядка, достигая или превышая летнюю биомассу [68, 88]. Симпагические водоросли, размножающиеся во льду или тесно с ним связанные, действуют как инокулят, повышающий первичную продуктивность фитопланктона во время вскрытия льда, и определяют направленность и интенсивность потоков материи и энергии в озерных и речных системах [26, 37, 47].

Важным последствием климатических изменений являются изменения циркуляции вод. В отличие от гипolimнетической, температура поверхностных вод демонстрирует быструю и непосредственную реакцию на климатическое воздействие, что оказывает значительное влияние на процессы перемешивания вод. Изменения свойств перемешивания вод в водоеме и глубины перемешивания могут иметь серьезные последствия для поступления питательных веществ в фотические горизонты и тем самым влиять на первичную продукцию и всю динамику пищевых сетей. Глубина перемешивания оказывает сильное влияние на экологию озера и качество воды. Уменьшение глубокого перемешивания вод повышает глубоководную аноксию, изменяя направленность геохимических процессов и ухудшая условия для биоты. В бескислородных условиях из отложений высвобождаются растворимый реактивный фосфор и аммонийный азот. В поверхностных слоях стратификация ухудшает поступление биогенов из нижних слоев, а интенсификация продукционных процессов вызывает их недостаток. Глубокое перемешивание выносит до-

ступный азот и фосфор на поверхность, где они способствуют росту водорослей. Динамика перемешивания озер зависит от режимов нагрева, охлаждения, ветрового перемешивания и циркуляции вод. Сопротивление перемешиванию поперек термоклина заметно возрастает даже при градиентах температуры всего в несколько градусов. В свою очередь каждый из этих процессов сильно зависит от региональной и глобальной климатической изменчивости [67].

Биотические факторы, определяющие сезонные сукцессии водорослевых сообществ

Весеннее цветение диатомовых водорослей хорошо известно для эвтрофных озер умеренного пояса (рис. 19). Типичной является схема сезонной сукцессии планктона с весенним цветением диатомовых водорослей, за которым следует летнее цветение цианобактерий [48]. Например, в оз. Эри темпы роста фитопланктона зимой могут быть такими же, как летом, и зимние ледовые условия определяют биомассу и состав фитопланктона в последующий сезон, свободный ото льда [41]. Озеро Вашингтон имеет очень устойчивое и выраженное ежегодное весеннее цветение диатомовых водорослей, которое происходит с марта по май. Во время этого цветения эпилимнетический $Chl\ a$ в три раза выше, чем в течение летних месяцев, и сообщество фитопланктона сильно влияет на сезонную изменчивость содержания минеральных форм кремния, азота и фосфора, растворенного органического вещества, рН и прозрачности воды [18]. В немецких горных водохранилищах биомасса фитопланктона достигает годового максимума весной и почти полностью состоит из диатомовых водорослей [44]. В шведском озере Эркен заметный пик продуктивности фитопланктона регулярно наблюдается в период ледостава. Доступность лучистой энергии – ключевой фактор для «взрыва» фитопланктона. Через две недели после схода льда биомасса, продуктивность и относительная эффективность фотосинтеза (поглощение углерода на единицу биомассы и единицу радиации) фитопланктона резко снижаются [34, 65].

Массовое развитие диатомовых водорослей зимой, наблюдаемое во многих покрытых льдом озерах, связывают с высокой эффективностью их фотосинтеза и специфическими подледными условиями, которые создаются стабильным водным столбом и обратной стратификацией. При этом свет считается единственным лимитирующим фактором зимой и ранней весной [76]. Свет в стратифицированных подледных условиях служит триггером, обеспечивающим рост фитопланктона при достаточно высоких уровнях питательных веществ и в отсутствие значительного количества растительных (гетеротрофные протисты, зоопланктон). Последствия измене-

ний зимней динамики озерных экосистем вследствие зимних вспышек диатомовых включают изменения круговорота питательных веществ, направленности и интенсивности сезонных сукцессий планктонных сообществ, в том числе нарушения трофических взаимодействий между зоопланктоном и фитопланктоном и фенологические несоответствия [48]. Большая весенняя биомасса водорослей определяет ограниченную доступность питательных веществ в начале лета, перераспределение их форм и накопление в биоте [61, 80]. Происходит уменьшение ресурсов, необходимых для фотосинтеза. После вскрытия, при достаточном количестве света и максимальных количествах биомассы фитопланктона в стратифицированном поверхностном слое происходит истощение запасов неорганических питательных веществ, увеличение их органических форм и изменение режима освещенности из-за снижения прозрачности [5].

Сезонная сукцессия от весенних сообществ диатомовых водорослей к летним сообществам цианобактерий или динофлагеллят – хорошо известная закономерность. Она давно признана во всем мире и связывается с истощением запасов минеральных форм Si, P, N и интенсивной седиментацией крупных диатомей при летней стратификации.

Появляющиеся в конце весны растительные, паразитирующие и патогенные микроорганизмы в сочетании с изменениями содержания питательных веществ и усиливающейся седиментацией диатомовых водорослей, обычно рассматриваются как терминаторы весеннего цветения [48]. В начальных фазах сезонных сукцессий, в отличие от лета, скорости роста у зоопланктона обычно ниже, чем у фитопланктона, и зоопланктон в весенний период не оказывает давления выпаса. После установления стратификации водной массы диатомовые водоросли в основном оседают из эпителимниона. Эти факторы определяют превышение биомассы фитопланктона в конце зимы над летней [68]. По мере прогрева воды выпас зоопланктона становится важным фактором, определяющим динамику сукцессий фитопланктонных сообществ. Фенологические изменения и связанные с ними трофические несоответствия могут влиять на рост и размножение фитопланктона и зоопланктона и в конечном счете изменять состав сообщества и функции экосистемы. Так, показано, что изменение структуры пищевой цепи определяет динамику фазы чистой воды – периода заметного снижения биомассы водорослей в конце весны, вызванного пастбищной активностью крупных растительных, начало которой зависит от изменения климатических условий [55].

В ходе сезонной сукцессии видовой состав сообществ фитопланктона изменяется в зависимости от градиента питательных веществ, доступности света и пресса выпаса. Доминирование гетеротрофных ци-

анобактерий обусловлено истощением N и, в частности, низким соотношением N:P. Таксон-специфический анализ выявил практически противоположные реакции роста диатомовых водорослей и цианобактерий на факторы окружающей среды [35]. PEG предсказывает переход от мелких съедобных водорослей весной к более крупным несъедобным водорослям летом в ответ на усиление пастбищного давления со стороны зоопланктона. Съедобность и устойчивость отдельных видов водорослей для растительноядных являются видоспецифическими. Высокий пресс веслоногих ракообразных летом может спровоцировать увеличение числа видов водорослей, для них несъедобных. Так для оз. Мендота (штат Висконсин) было показано, что относительная сила двух факторов – выпас зоопланктона и лимитирование питательных веществ – заметно варьировала в течение сезонной сукцессии фитопланктона и определялась не только сезонными изменениями в структуре сообщества зоопланктона и доступности питательных веществ, но и изменениями в структуре сообщества фитопланктона, которые привели к изменениям его съедобности для зоопланктона [79]. Весеннее цветение диатомовых водорослей и мелких жгутиконосцев оз. Мендота было очень уязвимо для выпаса циклопидных веслоногих ракообразных и дафний. Увеличение выпаса зоопланктона приводило к низкой биомассе фитопланктона (период чистой воды) и изменению структуры сообщества фитопланктона, в котором получали преобладание колониальные зеленые водоросли – таксоны, уязвимые для выпаса дафний, но не другого зоопланктона. После периода чистой воды в сообществе летнего фитопланктона преобладали сине-зеленые и динофлагелляты *Seratium*. При этом эффект выпаса зоопланктона был низким, но лимитирование питательных веществ стало серьезным фактором, определяющим численность и видовой состав фитопланктона. Уменьшение воздействия выпаса летом было результатом преобладания таксонов фитопланктона, устойчивых к выпасу.

Полагают, что закономерности сукцессии планктонных сообществ в основном определяются компромиссом между мелкоклеточными быстрорастущими видами, которые могут усваивать существующие ресурсы в разумно короткие сроки (*r*-стратегии), и крупноклеточными видами с более сложными и эффективными механизмами использования дефицитных минеральных питательных веществ или потреблением ранее не использовавшихся пулов питательных веществ (*K*-стратегии). Показано, что, поедая бактерии, миксотрофные виды способны использовать дополнительные источники фосфора, недоступные для облигатного автотрофного фитопланктона. При этом сезонное развитие функциональных характеристик отражает давление окружающей среды. Например,

средство к фосфату и миксотрофия достигают пика во время ограничения по фосфору летом, в то время как максимальная скорость роста и сродство к свету были высокими в сезон смешивания, когда свет ограничен, но питательные вещества доступны [82, 83]. Экосистемы демонстрируют способность компенсировать изменения в доступности ресурсов за счет изменений в составе сообщества фитопланктона и функциональных стратегиях. Увеличение миксотрофии и способность делать бактериальный фосфор доступным для фитопланктона становятся основными факторами, позволяющими сообществу фитопланктона адаптироваться к более низким уровням питательных веществ без потери общей биомассы [82].

Важность микробной пищевой сети (основанной бактериями, нанофитопланктоном и несколькими трофическими уровнями гетеротрофных протист) в сезонной сукцессии планктона не вызывает сомнений. Гетеротрофные протисты (гетеротрофные нано- и микропланктон, динофлагелляты, инфузории) являются многочисленной и богатой видами, наиболее распространенной группой зоопланктона. Возникающая в результате сложных трофических взаимодействий между ними высокопродуктивная микробная сеть вносит существенный вклад в оборот планктонного углерода и питательных веществ и их передачу более крупным потребителям. Гетеротрофные нанофлагелляты часто являются наиболее важными бактериоидными в водных системах и получают большую часть своей энергии от продукции бактерий, и их сезонное развитие связано с развитием бактерий [75]. По оценкам, более 50% первичной продукции проходит через микробный цикл во время интенсивного весеннего цветения фитопланктона в Боденском озере. В среднем за весенний период цветения $C_{\text{бактерий}}$ составляли 21% от $C_{\text{фитопланктона}}$ [81]. Спектр форм питания крупных протист, с преобладанием инфузорий и/или гетеротрофных динофлагеллят, включает бактериоидные, растительноядные, плотоядные и миксотрофные формы. Часто преобладают преимущественно растительноядные формы ввиду того, что производство фитопланктона является основным источником энергии в открытых водоемах. Во время годового цикла в водоемах умеренного климата эти гетеротрофные протисты быстро реагируют на начало цветения фитопланктона даже при низких температурах, пока их не подавляет мезозоопланктон. Впоследствии развиваются разнообразные летние сообщества, в которых также часто доминируют инфузории с различными способами питания или динофлагелляты [75].

Разные таксоны фитопланктона дают разные, генетически обусловленные реакции на изменения светового и температурного режимов, что определяет изменения видового состава и относительной численности при потеплении [2, 8, 46]. Увеличение температуры воды

Имандры в начале лета не приводит к увеличению биомассы фитопланктона, а в сочетании с изменением гидрохимического режима вызывает изменение видового состава фитопланктона с доминированием видов, формирующих НАВ. При увеличении светового режима и прогрева воды до $+(15-16)^\circ\text{C}$ создаются условия, благоприятные для развития миксо- и diaзотрофных НАВ-видов, но подавляющие чистых фототрофов. НАВ-виды способны более эффективно использовать доступные ресурсы (свет, питательные вещества), регулировать плавучесть, противостоять возрастающему давлению выпаса (крупные и колониальные формы, токсины) и воздействию УФ-излучения.

Ключом к экологическому успеху цианобактерий является их способность преодолевать неблагоприятные условия. Летнее НАВ сопровождается седиментацией стадий покоя цианобактерий. Отряды цианобактерий используют разные стратегии для сохранения в донных отложениях, включая образование специализированных спороподобных клеток (акинетов) в отрядах *Nostocales* и *Stigonematales* (например, планктонные роды *Anabaena* и *Aphanizomenon*) и «спящих» колоний в отряде *Chroococcales* (колониальный *Chroococcalean*, *Microcystis*). Их образование происходит в толще воды и запускается условиями, неблагоприятными для роста вегетативных клеток (температура, интенсивность света, концентрация питательных веществ), обычно имеющими сезонный характер и возникающими в конце лета или осенью [30]. Акинеты метаболически активны, скорость фотосинтеза у них ниже, а дыхания выше, чем в вегетативных клетках [49]. Исследование жизнеспособности и потенциала прорастания цианобактерий показывает способность интактных акинет к делению клеток даже после 1800 лет пребывания в донных отложениях, и деградация акинетов не увеличивается со временем, проведенным в осадке. Эта исключительная клеточная устойчивость в сочетании с долгосрочными эвтрофными условиями в озере может быть причиной пролиферации цианобактерий [50]. Они пребывают в донных отложениях, пока улучшение водных условий не приводит к ре-инвазии в водную толщу. У *Nostocales* ре-инвазии в водную толщу предшествует процесс прорастания акинеты, который генерирует молодые плавучие трихомы. В отсутствие связанного азота акинеты формируют гетероцисты – дифференцированные клетки, осуществляющие азотфиксацию.

Прорастание акинет специфично для каждого вида. Наиболее важными параметрами окружающей среды, независимо от видов цианобактерий, способствующими прорастанию, являются квота внутреннего азота, перемешивание донных отложений, повышение температуры и интенсивности света. Поскольку благоприятные условия для прорастания неоднородны по

всему озеру, прорастание акинет не происходит одновременно. Мелководные участки наиболее благоприятны для их прорастания. Однако оно наблюдалось и на глубинах более чем на 9 м ниже эвфотической зоны. Сочетание видоспецифичных особенностей и гетерогенность внутриводоемных условий определяет не синхронное прорастание акинет в озере для видов, что позволяет им сдвинуть время прорастания и определяет видовые стратегии колонизации водной толщи, позволяющие избегать конкуренции между видами и оптимизировать этот процесс [49, 50].

Концептуальная модель возникновения и поддержания регулярных НАВ в озере Имандра

В последнее время для понимания и объяснений динамики сообществ в ответ на экологические градиенты используются подходы, основанные на экологических признаках и функциях, что обеспечивает переход концептуальных моделей к экосистемному уровню и позволяет отслеживать долгосрочные тенденции сообщества с функциональной точки зрения, например, изучать реакции на эвтрофикацию или изменение климата [82]. Наши результаты и обобщение доступных исследований позволяют предложить функциональный паттерн концептуальной модели запуска и поддержания регулярных НАВ в крупном арктическом эвтрофном озере Имандра.

- Интенсивное загрязнение оз. Имандра с середины прошлого века сточными водами горно-перерабатывающих, коммунальных и сельскохозяйственных предприятий привело к эвтрофированию водоема и накоплению в компонентах его экосистемы (донные отложения, вода, биота) значительных количеств тяжелых металлов, органического вещества и биогенных соединений. С 2000-х годов наблюдается снижение нагрузки на водоем тяжелых металлов (снижение токсичности вод) при сохранении нагрузки биогенов, что создает благоприятные условия для развития фитопланктона.

- На начало XXI века пришлись пиковые значения солнечной активности 23-го цикла, обусловившие большой поток солнечной радиации на фоне «глобального повышения яркости» и быстрых климатических изменений в Арктике.

- В этот период в районе Имандры наблюдались выраженные тренды изменений метеорологических параметров:

- рост среднегодовых и сезонных температур, ПСС, коротковолнового солнечного излучения;

- снижение количества зимних осадков, облачности (прежде всего в весенний период), более ранние весенние паводки.

- Следствием этого стало снижение значимости «зимних светофильтров» за счет сокращения перио-

дов ледостава и покрытия льда снегом. Эти факторы обусловили повышение доступной ФАР для экосистемы оз. Имандра.

- Уменьшение поглощения соединений кремния, азота и фосфора продуцентами и снижение интенсивности процессов денитрификации в ледовый период в сочетании с поступлением минеральных форм биогенов как из автохтонных (минерализация органики в аноксических условиях), так и аллохтонных источников (различные виды загрязнения) ведут к увеличению их концентрации в воде в зимний период.

- Увеличение доступной ФАР в весенний период, в условиях избытка питания и снижения токсичности вод, запустило зимне-весеннее цветение симпагических и психрофильных видов, начинающееся в марте-апреле и результирующее в период таяния льда в максимальные за годичный цикл биомассы фитопланктона. Весеннее цветение радикально меняет количество и соотношение форм биогенных элементов в воде. Снижается уровень минеральных форм биогенов, доступных для облигатных фитотрофов, в фотическом слое.

- Наблюдаемая сезонная сукцессия фитопланктонных сообществ с весенним цветением *Vacillariophyceae* и *Chrysophyceae*, сменяющиеся летним цветением *Peridinales* и *Cyanobacteria*, определяется градиентами питательных веществ, доступности света и прессы выпаса. Следом за вспышкой весеннего фитопланктона следует увеличение численности растительоядных (гетеротрофные протисты, зоопланктон). В первой половине лета усиление прессы выпаса в сочетании с седиментацией диатомовых и стратификацией водных масс, препятствующей обогащению поверхностного слоя биогенными, создают условия, снижающие численность облигатных фитотрофов, но благоприятные для развития миксо- и diaзотрофных НАВ-видов, имеющих сложные и эффективные механизмы использования дефицитных питательных веществ.

- Высокая биомасса фитопланктона во время весеннего цветения формирует высокопродуктивную микробную сеть, вносящую существенный вклад в оборот планктонного углерода и питательных веществ и обуславливающую увеличение миксотрофии, что позволяет фитопланктонному сообществу адаптироваться к низким уровням минеральных форм биогенных веществ, используя бактериальный фосфор. Помимо нано- и пикопланктона, увеличивается количество растворенного органического вещества (например мочевины), доступного миксотрофам, в том числе цианобактериям. Диазотрофия цианобактерий – еще один путь компенсации возникающего дефицита азота.

- Благоприятные условия для развития diaзо- и миксотрофных видов создаются при увеличении све-

того режима и прогрева воды во второй половине лета до $+(15-16)^\circ\text{C}$ и выше. Массовая гибель рыбы наблюдается при температурах выше $+18^\circ\text{C}$. Температурный фактор для психрофильных видов сдвигается в зону пессимума, наравне с фактором доступности питательных веществ. НАВ поддерживается видами, способными более эффективно использовать доступные ресурсы (свет, питательные вещества), противостоять возрастающему давлению выпаса (крупные и колониальные формы, токсины) и воздействию УФ-излучения. НАВ может продолжаться до конца сентября при температурах воды $>10^\circ\text{C}$.

- При развитии НАВ прерывается передача энергии на более высокие трофические уровни. Возрастает роль микробной петли. Укорочение биогеохимических циклов биогенных элементов в водоеме и интенсификация их ремобилизации из донных отложений в условиях аноксии и роста накапливающегося органического вещества способствуют самоподдержанию цветения Имандры по принципу положительных обратных связей, упрощению пищевых сетей и нарушению структурно-функциональной организации экосистемы арктического водоема, не адаптированной к НАВ.

- Возросшая численность НАВ-видов обеспечивает формирование критической массы их покоящихся стадий, способных длительно переносить «неблагоприятные» для НАВ условия (температура, свет) и обеспечивающие взрывной рост численности при «благоприятных» условиях. Создается постоянная внутренняя нагрузка вредоносными видами, эволюционно приспособленными к выживанию в экстремальных условиях и использованию различных источников питания.

- Процесс регулярных НАВ в оз. Имандра после их запуска сочетанием климатических и гидрохимических факторов в начале XXI века не может быть остановлен экосистемными механизмами гомеостаза вследствие того, что в арктических водоемах нет как биотических механизмов регулирования численности вредоносных водорослей, так и адаптаций других стенобионтных групп гидробионтов (беспозвоночные, рыбы) к НАВ-индуцированным изменениям структурно-функциональной организации экосистемы. Это ведет к замене длинноцикловых стенобионтных видов на короткоцикловые эврибионты, что также способствует ускорению рециркуляции биогенов и поддержанию годовых циклов цветения. Для зоопланктонных сообществ наиболее вероятно перестройка с доминированием видов, адаптировавшихся к более низким температурам и использующих ресурсы фаз весеннего цветения и чистой воды, а также хищных видов в летний период, использующих ресурсы микробной сети, численность которых будет определяться устойчивостью к воздействию цианотоксинов.

• При современных уровнях внешней и внутренней нагрузки биогенных элементов в оз. Имандра существует большая вероятность продолжения регулярного НАВ вне зависимости от климатических условий. Межгодовые колебания метеопараметров и, прежде всего, светового режима в период март-май могут лишь сдвигать начало сезонных НАВ и влиять на их интенсивность.

Заключение

Планктонные организмы в водных системах имеют короткое время генерации, очень динамичны и сильно подвержены влиянию абиотических факторов и биотических взаимодействий. В озерных экосистемах Арктики сезонные изменения условий окружающей среды, таких как температура, интенсивность света, концентрация питательных веществ или пастбищные организмы, вызывают сдвиги в численности и видовом составе фитопланктона [82]. Хотя традиционно для водоемов умеренных и высоких широт зима считалась экологически несущественным сезоном с низкой биологической активностью, в настоящее время происходит радикальный пересмотр представлений о значимости подледного периода. Анализ глобальных тенденций показывает, что динамика зимнего ледяного покрова является главным фактором, определяющим тренды летних изменений в озерах и каскадные эффекты между сезонами, включая влияние на весенний и летний рост водорослей и другие важные биологические изменения в озере [26, 51, 56, 69].

Рассмотрение трендов ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветения в крупном арктическом водоеме оз. Имандра, показало происходящее на пороге тысячелетий увеличение среднегодовых и сезонных температур воздуха, ПСС и солнечной радиации на фоне снижения количества зимних осадков. Эти изменения привели к изменению светового режима в водоеме, прежде всего в весенний период. При существующих в водоеме повышенных уровнях нагрузки биогенными элементами [5–7, 9, 10, 13, 15, 45] снижение токсичности вод и увеличение ФАР в весенний период могли стать причинами радикальных изменений сезонных сукцессий фитопланктона и гидрохимических параметров. Весеннее цветение психрофильных видов [3], начинающееся в Имандре еще в подледный период,

является важнейшим процессом, приводящим к качественным и количественным изменениям содержания биогенных элементов, определяющим направленность сукцессии в последующий летний период [5, 46].

Снижение содержания минеральных форм биогенных соединений, стратификация водных масс, седиментация диатомовых, возрастающий пресс зоопланктона приводят к снижению численности облигатных автотрофов, и создаются благоприятные условия для миксотрофных видов НАВ. Их покоящиеся на дне стадии при переходе в водную толщу выносят дополнительное количество биогенов, что в сочетании со способностями к диазотрофии и использованию различных форм углерода (миксотрофия), а также с эволюционно сформированными механизмами защиты от выпаса и регулирования плавучести, позволяют им эффективно захватывать фотический слой и доступную световую энергию.

Наиболее благоприятные условия для НАВ создаются при условиях стратификации водных масс (штиль, закрытые заливы) и мелководья. Ветровое перемешивание на плесовых участках уравнивает соотношение форм биогенов и создает условия для развития видов, устойчивых к циркуляции вод, и поддерживает в какой-то мере зоопланктонные сообщества. Формирование при НАВ аномально большой биомассы водорослей, которую не способны потребить консументы более высоких трофических уровней, ведет к укорочению и ускорению циклов биогенных элементов, упрощает пищевые сети, снижает биоразнообразие и устойчивость экосистемы, снижает ее ресурсный потенциал [6, 7, 9, 11, 12, 14].

Хотя из классической экологии хорошо известно, что световой режим является одним из основных факторов формирования структуры водных пищевых сетей, определяющим потенциал фиксации углерода, его роль в метаболизме арктических водоемов рассмотрен недостаточно и заслуживает дальнейшего изучения.

Сведения о финансировании. Работа выполнена по государственному заданию по теме НИР № 0226-2019-0045 при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта 18-05-60125 «Крупные озера Арктики в условиях глобальных и региональных изменений окружающей среды и климата».

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Демин ВИ, Волков АВ. Сравнение изменений температуры воздуха в Хибинах и на окружающей предгорной равнине. *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017;3:16-27.
2. Денисов ДБ, Кашулин НА. Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра). *Труды Кольского научного центра РАН. Сер. Прикладная экология Севера*. 2013;3(16):68-96.

3. Денисов ДБ, Кашулин НА. Цианопрокариоты в составе планктона озера Имандра (Кольский полуостров). Труды Кольского научного центра РАН. Сер. Прикладная экология Севера. 2016;7(4):40-57.
 4. Денисов ДБ, Кашулин НА. Цианопрокариоты озера Имандра. Тезисы докладов Международной научной школы-конференции «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Апатиты; 2016. С. 54-5.
 5. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА, Петрова ОВ. Апатитовое горно-обогащительное производство и эвтрофирование арктического озера Имандра. Арктика: экология и экономика. 2019;3(35):16-34.
 6. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Денисов ДБ, Валькова СА, Вандыш ОИ, Терентьев ПМ, Кашулин АН. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области. Вестник Мурманского государственного технического университета. 2013;16(1):98-107.
 7. Кашулин НА. Неизбежна ли деградация ресурсов поверхностных вод Арктики? Материалы VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения, 10–14 октября». Апатиты; 2016. С. 35-7.
 8. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА. Особенности летнего пространственного распределения фосфора, азота и хлорофилла *a* в крупном эвтрофируемом арктическом озере Имандра (Мурманская область) в связи с массовым развитием фотосинтезирующих микроорганизмов. Биосфера. 2020;12(3):63-92.
 9. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Котельников ВА. Поверхностные воды Евро-Арктического региона в условиях глобальных изменений климата. Материалы X Международной научно-практической конференции «Анализ, прогноз и управление природными рисками с учетом глобального изменения климата – ГЕОРИСК-2018». Москва; 2018. Т. 2. С. 198-203.
 10. Кашулин НА, Беккелунд А, Даувальтер ВА. Долговременные изменения химических параметров и цветение вредоносных водорослей в арктическом озере Имандра. Арктика: экология и экономика. 2021;11(3):327-40.
 11. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА. НАВ'S в арктических озерах – новые вызовы. Расширенные тезисы докладов. II Всероссийская научная конференция с международным участием «Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Экосистемы и климат Арктической зоны». Москва; 2020. С. 303-6.
 12. Кашулин НА, Скуфьина ТП, Даувальтер ВА, Котельников ВА. Устойчивое водопользование в Арктике. Новые подходы и решения. Арктика: экология и экономика. 2018;32(4):15-29.
 13. Моисеенко ТИ, Даувальтер ВА, Лукин АА, Кудрявцева ЛП, Ильяшук БП, Ильяшук ЛИ, Сандимиров СС, Каган ЛЯ, Вандыш ОМ, Шарова ЮН, Королева ИН, Шаров АН. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука; 2002.
 14. Скуфьина ТП, Кашулин НА. Водные ресурсы арктического региона – индикатор экологической политики, состояния территории, фактор экономического развития. Фундаментальные исследования. 2018;7:167-71.
 15. Терентьева ИА, Кашулин НА, Денисов ДБ. Оценка трофического статуса субарктического озера Имандра. Вестник Мурманского государственного технического университета. 2017;20(1):197-204.
 16. Яковлев БА. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное изд-во; 1961.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Demin VI, Volkov AV. [A comparison of air temperature trends in Khibiny mountains and over surrounding plains]. *Fundamentalnaya i Prikladnaya Klimatologiya*. 2017;3:16-27. (In Russ.)
 2. Denisov DB, Kashulin NA. [Phytoplankton communities under the Kola Nuclear Power Plant impact (Imandra Lake)]. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2013;3(16):68-96. (In Russ.)
 3. Denisov DB, Kashulin NA. [Cyanoprocaryota of Imandra Lake (Kola Peninsula)]. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2016;7(4):40-57. (In Russ.)
 4. Denisov DB, Kashulin NA. [Cyanoprocaryota of the Imandra Lake]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnoy Nauchnoy Shkoly-Konferentsii "Tsianoprokarioty (Tsianobakterii): Sistematika, Ekologiya, Rasprostraneniye"*. [Proceedings of the International Conference Field Course "Cyanoprocaryota (Cyanobacteria): Systematics, Ecology, and Distribution"]. Apatity; 2016. P. 54-6. (In Russ.)
 5. Kashulin NA, Bekkelund AK, Dauvalter VA, Petrova OV. [Apatite mining and processing production and eutrophication of the Arctic Lake Imandra]. *Arktika Ekologiya i Ekonomika*. 2019;3(35):16-34. (In Russ.)
 6. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI, Terentyev PM, Kashulin AN. [Some aspects of current state of freshwater resources in the Murmansk region]. *Vestnik MGTU*; 2013;16(1):98-107. (In Russ.)

7. Kashulin NA. [Is the degradation of surface water resources inevitable in the Arctic?]. In: Materialy VI Vserossiyskoy Konferentsii s Mezhdunarodnym Uchastiyem "Ekologichaskiye Problemy Severnykh Regionov i Puti Ikh Resheniya". [Proceedings of the VI All-Russian Conference with Foreign Participants "Ecological Problems of Northern Regions and Approaches to Their Solution"]. Apatity; 2016. P. 35-7. (In Russ.)
8. Kashulin NA, Bekkelund AK, Dauvalter VA. [Characteristics of summertime spatial distribution of phosphorus, nitrogen and chlorophyll-a in a major eutrophic arctic lake Imandra (Murmansk region, Russia) as associated with harmful algal blooms]. *Biosfera*. 2020;12(3):63-92. (In Russ.)
9. Kashulin NA, Dauvalter VA, Kotelnikov VA. [Surface waters of the Euro-Arctic region in the context of global climate change]. In: Materialy X Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii GEORISK-2018. Moscow; 2018. P. 198-203. (In Russ.)
10. Kashulin NA, Bekkelund A, Dauvalter VA. [Long-term hydrochemical changes and "Harmful Algal Blooms" in the Arctic Lake Imandra]. *Arktika Ekologiya i Ekonomiya*. 2021;11(3):327-40. (In Russ.)
11. Kashulin NA, Bekkelund A, Dauvalter VA. [HABs in Arctic lakes – new challenges]. In: II Vserossiyskaya Nauchnaya Konferentsiya s Mezhdunarodnym Uchastiyem "Monitoring Sostoyaniya i Zagriazneniya Okrushayushey Sredy. Ekosistemy i Klimat Arkticheskoy Zony". [II All-Russian Scientific Conference with International Participation "Monitoring the State and Pollution of the Environment. Ecosystems and Climate of the Arctic Zone"]. Moscow; 2020. P. 303-6. (In Russ.)
12. Kashulin NA, Dauvalter VA, Skoufina TP, Kotelniko VA. [Sustainable water use in the Arctic. New approaches and solutions]. *Arktika Ekologiya I Ekonomika*. 2018;32(4):15-29. (In Russ.)
13. Moiseyenko TI, Dauvalter VA, Lukin AA, Kudriavtseva LP, Ilyashchuk BP, Ilyashchuk LI, Sandimirov SS, Kagan LYa, Vandysh OM, Sharova YN, Koroleva IN, Sharov AN. *Antropogennye Modifikatsii Eosisyem Ozera Imandra*. [Anthropogenic Modifications of the Ecosystem of Lake Imandra]. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)
14. Skoufina TP, Kashulin NA. [Water resources of the arctic region: an indicator of environmental policy and the state of the territory and a factor of economic development]. *Fundamentalnye Issledovaniya*. 2018;7:167-71. (In Russ.)
15. Terentyeva IA, Kashulin NA, Denisov DB. [Estimate of the trophic status of subarctic Imandra Lake]. *Vestnik MGTU*. 2017;20(1):197-204. (In Russ.)
16. Yakovlev BA. *Klimat Murmanskoy Oblasti*. Murmansk; Murmanskoye Knizhnoye Idatelstvo; 1961. (In Russ.)
17. Adrian R, O'Reilly CM, Zagarese H, Baines SB, Hessen DO, Keller W, et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(part2):2283-97.
18. Arhonditsis G, Brett M, Frodge J. Environmental control and limnological impacts of a large recurrent spring bloom in Lake Washington, USA. *Environ Manag*. 2003;31(5):603-18.
19. Ayala-Borda P, Lovejoy C, Power M, Rautio M. Evidence of eutrophication in Arctic lakes. *Arctic Sci*. 2021;7(4).
20. Berdalet E, Fleming LE, Gowen R, Davidson K, Hess P, Backer LC, et al. Marine harmful algal blooms, human health and wellbeing: challenges and opportunities in the 21st century. *J Marine Biol Assoc United Kingdom*. 2016;96(1):61-91.
21. Berge J, Cottier F, Last KS, Varpe Ø, Leu E, Søreide J, et al. Diel vertical migration of Arctic zooplankton during the polar night. *Biol Lett*. 2009;5(1):69-72.
22. Berge J, Renaud PE, Darnis G, Cottier F, Last K, Gabrielsen TM et al. In the dark: a review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Progr Oceanogr*. 2015;139:258-71.
23. Boeke RC, Taylor PC. Evaluation of the Arctic surface radiation budget in CMIP5 models. *J Geophys Res Atmosph*. 2016;121:8525-48.
24. Bondarenko N, Evstafyev V. Eleven-and ten-year basic cycles of Lake Baikal spring phytoplankton conformed to solar activity cycles. *Hydrobiologia*. 2006;568(1):19-24.
25. Bondarenko N, Ozersky T, Obolkina L, Tikhonova I, Sorokovikova E, Sakirko M, et al. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. *Limnologica*. 2019;75:19-29.
26. Bondarenko NA, Belykh OI, Golobokova LP, Artemyeva OV, Logacheva NF, Tikhonova IV et al. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal. *J Microbiol*. 2012;50:8-16.
27. Brooks BW, Lazorchak JM, Howard MD, Johnson MVV, Morton SL, Perkins DA et al. Are harmful algal blooms becoming the greatest inland water quality threat to public health and aquatic ecosystems? *Environ Toxicol Chem*. 2016;35:6-13.
28. Callaghan TV, Bergholm F, Christensen TR, Jonasson C, Kokfelt U, Johansson M. A new climate era in the sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts. *Geophys Res Lett*. 2010;37(14).

29. Carpenter SR, Stanley EH, Vander Zanden MJ. State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annu Rev Environ Resources*. 2011;36:75-99.
30. Cirés S, Wörmer L, Agha R, Quesada A. Overwintering populations of *Anabaena*, *Aphanizomenon* and *Microcystis* as potential inocula for summer blooms. *J Plankton Res*. 2013;35:1254-66.
31. Creed IF, Bergström AK, Trick CG, Grimm NB, Hessen DO, Karlsson J, et al. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes. *Global Change Biol*. 2018;24:3692-714.
32. De Stasio Jr BT, Hill DK, Kleinhans JM, Nibbelink NP, Magnuson JJ. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnol Oceanogr*. 1996;41:1136-49.
33. De Stasio Jr BT, Hill DK, Kleinhans JM, Nibbelink NP, Magnuson JJ. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnol Oceanogr*. 1996;41:1136-49.
34. Dodds WK, Bouska WW, Eitzmann JL, Pilger TJ, Pitts KL, Riley AJ, et al. Eutrophication of US freshwaters: analysis of potential economic damages. *Environ Sci Technol*. 2009;43:12-19.
35. Eriksson C, Forsberg C. Nutrient interactions and phytoplankton growth during the spring bloom period in Lake Erken, Sweden. *Internat Rev Gesamten Hydrobiologie Hydrographie*. 1992;77(4):517-51.
36. Ferris JA, Lehman JT. Interannual variation in diatom bloom dynamics: roles of hydrology, nutrient limitation, sinking, and whole lake manipulation. *Water Res*. 2007;41:2551-62.
37. Freeman EC, Creed IF, Jones B, Bergström AK. Global changes may be promoting a rise in select cyanobacteria in nutrient-poor northern lakes. *Global Change Biol*. 2020;26:4966-87.
38. Frenette JJ, Thibeault P, Lapierre JF, Hamilton PB. Presence of algae in freshwater ice cover of fluvial lac Saint-Pierre (St. Lawrence river, Canada) I. *J Phycol*. 2008;44(2):284-91.
39. Garcia SL, Szekely AJ, Bergvall C, Schattenhofer M, Peura S. Decreased snow cover stimulates under-ice primary producers but impairs methanotrophic capacity. *mSphere*. 2019;4(1):e00626-18.
40. Grachev M, Bukin Y, Blinov V, Khlystov O, Firsova A, Bashenkhaeva M et al. Is a high abundance of spring diatoms in the photic zone of Lake Baikal in July 2019 due to an upwelling event? *Diversity*. 2021;13(10):504.
41. Grattan LM, Holobaugh S, Morris Jr JG. Harmful algal blooms and public health. *Harmful Algae*. 2016;57:2-8.
42. Hampton SE, Galloway AW, Powers SM, Ozersky T, Woo KH, Batt RD, et al. Ecology under lake ice. *Ecol Lett*. 2017;20(1):98-111.
43. Hampton SE, Moore MV, Ozersky T, Stanley EH, Polashenski CM, Galloway AW. Heating up a cold subject: prospects for under-ice plankton research in lakes. *J Plankton Res*. 2015;37(2):277-84.
44. Heisler J, Glibert PM, Burkholder JM, Anderson DM, Cochlan W, Dennison WC et al. Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus. *Harmful Algae*. 2008;8(1):3-13.
45. Horn H, Paul L, Horn W, Petzoldt T. Long-term trends in the diatom composition of the spring bloom of a German reservoir: is *Aulacoseira subarctica* favoured by warm winters? *Freshwater Biol*. 2011;56:2483-99.
46. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI, Terentjev PM et al. Selected aspects of the current state of freshwater resources in the Murmansk Region, Russia. *J Environ Sci Health, Part A*. 2017;52(9):921-9.
47. Kashulin N, Kashulina T, Bekkelund A. Long-term eutrophication and dynamics of bloom-forming microbial communities during summer HAB in large Arctic lake. *Environments*. 2021;8(8):82.
48. Kiili M, Pulkkanen M, Salonen K. Distribution and development of under-ice phytoplankton in 90-m deep water column of Lake Päijänne (Finland) during spring convection. *Aquatic Ecol*. 2009;43(3):707-13.
49. Kong X, Seewald M, Dadi T, Friese K, Mi C, Boehrer B, et al. Unravelling winter diatom blooms in temperate lakes using high frequency data and ecological modeling. *Water Resh*. 2021;190:116681.
50. Legrand B, Le Jeune A-H, Colombet J, Thouvenot A, Latour D. Akinetes may be representative of past nostocalean blooms: a case study of their benthic spatiotemporal distribution and potential for germination in a eutrophic lake. *Appl Environ Microbiol*. 2017;83(23):e01571-17.
51. Legrand B, Miras Y, Beauger A, Dussauze M, Latour D. Akinetes and ancient DNA reveal toxic cyanobacterial recurrences and their potential for resurrection in a 6700-year-old core from a eutrophic lake. *Sci Total Environ*. 2019;687:1369-80.
52. Leppäranta M. Freezing of lakes and the evolution of their ice cover: Springer Science & Business Media; 2014.
53. Leu E, Mundy C, Assmy P, Campbell K, Gabrielsen T, Gosselin M et al. Arctic spring awakening—Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Progr Oceanogr*. 2015;139:151-70.
54. Marshall GJ. Decadal variability in the impact of atmospheric circulation patterns on the

- winter climate of northern Russia. *J Climate*. 2021;34(3):1005-21.
55. Marshall GJ, Vignols RM, Rees W. Climate change in the Kola Peninsula, Arctic Russia, during the last 50 years from meteorological observations. *J Climate*. 2016;29(18):6823-40.
 56. Matsuzaki SIS, Lathrop RC, Carpenter SR, Walsh JR, Vander Zanden MJ, Gahler MR et al. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes. *Limnol Oceanogr*. 2021;66:30-46.
 57. Matsuzaki SIS, Lathrop RC, Carpenter SR, Walsh JR, Vander Zanden MJ, Gahler MR et al. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes. *Limnol Oceanogr*. 2021;66(1):30-46.
 58. Melnik N, Lazarev M, Pomazkova G, Bondarenko N, Obolkina L, Penzina M et al. The cryophilic habitat of micrometazoans under the lake-ice in Lake Baikal. *Fundamental Appl Limnol*. 2008;170(4):315-23.
 59. Merel S, Walker D, Chicana R, Snyder S, Baurès E, Thomas O. State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins. *Environ Int*. 2013;59:303-27.
 60. Mortsch LD, Quinn FH. Climate change scenarios for Great Lakes Basin ecosystem studies. *Limnol Oceanograph*. 1996;41(5):903-11.
 61. Nevalainen L, Rantala MV, Kivilä EH, Lami A, Wauthy M, Rautio M et al. Biogeochemical and photobiological responses of subarctic lakes to UV radiation. *J Photochem Photobiol B Biol*. 2020;209:111932.
 62. O'Reilly CM, Sharma S, Gray DK, Hampton SE, Read JS, Rowley RJ, et al. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophys Res Lett*. 2015;42(24):10,773-10,81.
 63. Özkundakci D, Gsell AS, Hintze T, Täuscher H, Adrian R. Winter severity determines functional trait composition of phytoplankton in seasonally ice-covered lakes. *Global Change Biol*. 2016;22(1):284-98.
 64. O'neil J, Davis T, Burford M, Gobler C. The rise of harmful cyanobacteria blooms: the potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*. 2012;14:313-34.
 65. Paerl HW. Mitigating toxic planktonic cyanobacterial blooms in aquatic ecosystems facing increasing anthropogenic and climatic pressures. *Toxins*. 2018;10(2):76.
 66. Palshin N, Zdorovenova G, Zdorovenov R, Efremova T, Gavrilenko G, Terzhevik AY. Effect of under-ice light intensity and convective mixing on chlorophyll a distribution in a small mesotrophic lake. *Water Resources*. 2019;46(3):384-94.
 67. Pechlaner R. The phytoplankton spring outburst and its conditions in Lake Erken (Sweden) 1. *Limnol Oceanogr*. 1970;15(1):113-30.
 68. Roulet NT, Adams W. Spectral distribution of light under a subarctic winter lake cover. *Hydrobiologia*. 1986;134(1):89-95.
 69. Sahoo G, Forrest A, Schladow S, Reuter J, Coats R, Dettinger M. Climate change impacts on lake thermal dynamics and ecosystem vulnerabilities. *Limnol Oceanogr*. 2016;61(2):496-507.
 70. Salmi P, Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake. *Limnol Oceanogr*. 2016;61(1):240-53.
 71. Salonen K, Leppäranta M, Viljanen M, Gulati R. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecol*. 2009;43(3):609-16.
 72. Schindler DW, Smol JP. Cumulative effects of climate warming and other human activities on freshwaters of Arctic and subarctic North America. *AMBIO J Human Environ*. 2006;35(4):160-8.
 73. Schindler D. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(6, Pt 2):2349-58.
 74. Sharma S, Gray DK, Read JS, O'Reilly CM, Schneider P, Qudrat A et al. A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985–2009. *Sci Data*. 2015;2(1):1-19.
 75. Smayda TJ. What is a bloom? A commentary. *Limnol Oceanogr*. 1997;42(5, Pt 2):1132-6.
 76. Solomon S, Manning M, Marquis M, Qin D. *Climate Change 2007. The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge Univ Press; 2007.
 77. Sommer U, Adrian R, De Senerpont Domis L, Elser JJ, Gaedke U, Ibelings B, et al. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu Rev Ecol Evolut Systemat*. 2012;43:429-48.
 78. Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie*. 1986;106(4):433-71.
 79. Tanabe Y, Hori M, Mizuno AN, Osono T, Uchida M, Kudoh S et al. Light quality determines primary production in nutrient-poor small lakes. *Sci Rep*. 2019;9(1):1-8.
 80. Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, Loiselle SA, Striegl RG, Ballatore TJ et al. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(6, Pt 2):2298-314.

81. Vanni MJ, Temte J. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnol Oceanogr.* 1990;35(3):697-709.
82. Vehmaa A, Salonen K. Development of phytoplankton in Lake Pääjärvi (Finland) during under-ice convective mixing period. *Aquat Ecol.* 2009;43(3):693-705.
83. Weisse T, Müller H, Pinto-Coelho RM, Schweizer A, Springmann D, Baldringer G. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol Oceanogr.* 1990;35(4):781-94.
84. Wentzky VC, Tittel J, Jäger CG, Bruggeman J, Rinke K. Seasonal succession of functional traits in phytoplankton communities and their interaction with trophic state. *J Ecol.* 2020;108(4):1649-63.
85. Wentzky VC, Tittel J, Jäger CG, Rinke K. Mechanisms preventing a decrease in phytoplankton biomass after phosphorus reductions in a German drinking water reservoir – results from more than 50 years of observation. *Freshwater Biol.* 2018;63(9):1063-76.
86. Weyhenmeyer GA, Westöo A-K, Willén E. Increasingly ice-free winters and their effects on water quality in Sweden's largest lakes. In: *European Large Lakes Ecosystem Changes and their Ecological and Socioeconomic Impacts.* Springer; 2007. P. 111-8.
87. Wild M. Global dimming and brightening: A review. *J Geophys Res Atmosph.* 2009;114(D10).
88. Williamson CE, Neale PJ, Hylander S, Rose KC, Figueroa FL, Robinson SA, et al. The interactive effects of stratospheric ozone depletion, UV radiation, and climate change on aquatic ecosystems. *Photochem Photobiol Sci.* 2019;18(3):717-46.
89. Williamson CE, Saros JE, Vincent WF, Smol JP. Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnol Oceanogr.* 2009;54(6, Pt 2):2273-82.
90. Zdrovennova G. Spatial and temporal variations of the water–sediment thermal structure in shallow ice-covered Lake Vendyurskoe (Northwestern Russia). *Aquat Ecol.* 2009;43(3):629-39.
91. Zhang M, Zhou Y, Zhang Y, Shi K, Jiang C, Zhang Y. Attenuation of UVR and PAR in a clear and deep lake: Spatial distribution and affecting factors. *Limnologia.* 2020;84:125798.

