

**Н.Г. БОРИСОВА, О.А. АНЕНХОНОВ, С.В. ЗАЙЦЕВА, А.И. СТАРКОВ,
О.П. ДАГУРОВА, Л.Л. УБУГУНОВ**

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, Россия, nboris@list.ru, anen@yandex.ru, svet_zait@mail.ru,
alexstarkov@mail.ru, dagur-ol@mail.ru, l-ulze@mail.ru

КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ СХЕМЫ ВЛИЯНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ УРОВНЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ НА БИОТУ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Установлено, что при принятии решений по управлению уровнем воды в оз. Байкал, обладающем уникальной биотой и неповторимыми гидрологическими характеристиками, но при этом используемом в режиме водохранилища многолетнего регулирования, необходим учет требований, позволяющих экосистемам озера устойчиво функционировать. Такие требования могут быть определены в ходе разработки концептуальных схем, отражающих воздействия различных факторов на биоту с учетом взаимосвязей между ними и компонентами экосистем. Рассмотрены возможные факторы воздействия изменений уровня воды на три компонента (микробные сообщества, растительный покров и животный мир) экосистем прибрежной зоны Байкала и предложены соответствующие концептуальные схемы. Показан ряд механизмов влияния уровня воды на микробные сообщества, предположены прямые и опосредованные воздействия на структурные и функциональные характеристики микробных сообществ Байкала в разных условиях водности. Составлена двухуровневая система факторов, воздействующих на водную и наземную растительность при повышении и понижении уровня вод, и дана качественная оценка их степени влияния. Охарактеризованы риски для представителей животного мира (на примере водоплавающих и околоводных птиц), обусловленные изменениями уровня воды, в контексте их биотопических и трофических связей. В целом показана разнокачественность и разнонаправленность реакций компонентов биоты на колебания уровня воды. Подчеркивается, что экологическая целостность экосистем пресноводных озер, характер и степень воздействия на биоту изменений уровня воды озер до сих пор практически не изучены, что пока не позволяет разработать схемы экологически обоснованного управления водоемами.

Ключевые слова: экологические концептуальные модели, микробные сообщества, растительный покров, животный мир, гидрологические факторы, отклик биоты.

**N.G. BORISOVA, O.A. ANENKHONOV, S.V. ZAITSEVA, A.I. STARKOV,
O.P. DAGUROVA, L.L. UBUGUNOV**

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
670047, Ulan-Ude, ul. Sakhyanovoi, 6, Russia, nboris@list.ru, anen@yandex.ru, svet_zait@mail.ru,
alexstarkov@mail.ru, dagur-ol@mail.ru, l-ulze@mail.ru

CONCEPTUAL SCENARIOS OF THE INFLUENCE OF CHANGES IN THE LAKE BAIKAL LEVEL ON THE BIOTA OF COASTAL ECOSYSTEMS

It is established that when making decisions concerning the level management in Lake Baikal which possesses a unique biota and unprecedented hydrological parameters, yet being used in the mode of a reservoir of long-term regulation, it is necessary to take into account the requirements permitting the lake ecosystems to operate sustainably. Such requirements can be defined in the process of developing conceptual scenarios reflecting the impacts of various factors on the biota with due regard for the relationships between them and ecosystem components. We examine the possible factors of the impact of changes in water level on three components (microbial communities, vegetation cover, and fauna) of coastal ecosystems of Baikal and suggest relevant conceptual scenarios. A number of mechanisms of the influence of the water level on microbial communities are highlighted, and direct and indirect impacts on structural and functional characteristics of microbial communities of Baikal in different conditions of water levels are suggested. A two-level framework of factors affecting aquatic and terrestrial coastal vegetation with rising and falling water levels has been developed, and the influence of each factor was qualitatively assessed. Potential threats for the fauna (waterfowl and near-water birds were involved as a case) generated by the water level fluctuations were outlined in connection with biotopic and trophic relationships. In general, the heterogeneity and multidimensional character of the biota responses to the water level fluctuations has been revealed. It is emphasized that environmental integrity of ecosystems of fresh-water lakes, and the character and degree of impact on the biota from changes in water level of lakes still represent a “white gap” for the modern science. This is why the general schemes for ecosystem-based management of lakes have still not been developed.

Keywords: ecological conceptual models, microbial communities, vegetation cover, fauna, hydrological factors, biota response.

**2022 Борисова Н.Г., Аненхонов О.А., Зайцева С.В., Старков А.И.,
Дагурова О.П., Убугунов Л.Л.**

ВВЕДЕНИЕ

В правилах регулирования уровня воды (УВ) в оз. Байкал в качестве водохранилища Иркутской ГЭС [1] экологические требования не прописаны в эксплицитном виде. Проблема регулирования обострилась в последние годы вследствие наложения текущих многолетних климатических трендов на чередование фаз аридизации и гумидизации регионального климата на фоне законодательного сужения с 2001 г. коридора колебаний УВ от 456 до 457 м ТО. При принятии решений по регулированию в качестве приоритетных выступают социально-экономические факторы, в то время как «заложником» становятся экосистемы, непосредственно испытывающие на себе последствия природно-антропогенных колебаний УВ Байкала. Необходимость учитывать экологические требования при управлении участком Всемирного наследия ЮНЕСКО стала звучать достаточно часто даже среди энергетиков, правда, преимущественно как призывы сохранять естественный размах амплитуды колебаний УВ, не только внутригодовой (80–100 см), но и межгодовой (до 217–314 см) [2]. При этом возникает вопрос: что должны представлять собой экологические требования, исходя из приоритета сохранения оз. Байкал как уникального природного объекта и современных знаний функционирования пресноводных экосистем вообще и оз. Байкал в частности?

В 1996 г. были сформулированы экологические требования к регулированию УВ в озере [3], но они не позволяют осуществлять адаптивное регулирование, не имеют обоснования прописанных нормативов и достаточного временного разрешения.

В данной статье кратко представлены результаты обзора литературы, нацеленного на выявление существующих подходов к оценке воздействий изменений УВ на биоту как компонент экосистем, отражающий синергетические эффекты разномасштабных по времени экологических процессов, в рамках разработки экологических требований к регулированию УВ в оз. Байкал.

АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ РАЗРАБОТКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТРЕБОВАНИЙ

Влияние изменений УВ на озерные экосистемы исследовано слабо. Известно, что многие прямые искусственные манипуляции с уровнем озер для производства гидроэнергии и других нужд человека изменяют время, частоту, амплитуду и скорость изменений УВ. Для разработки экологических требований к режиму регулирования уровня, меняющемуся в ответ на изменения внешних параметров, нужны модели, связывающие гидрологические характеристики с параметрами различных компонентов экосистем озера.

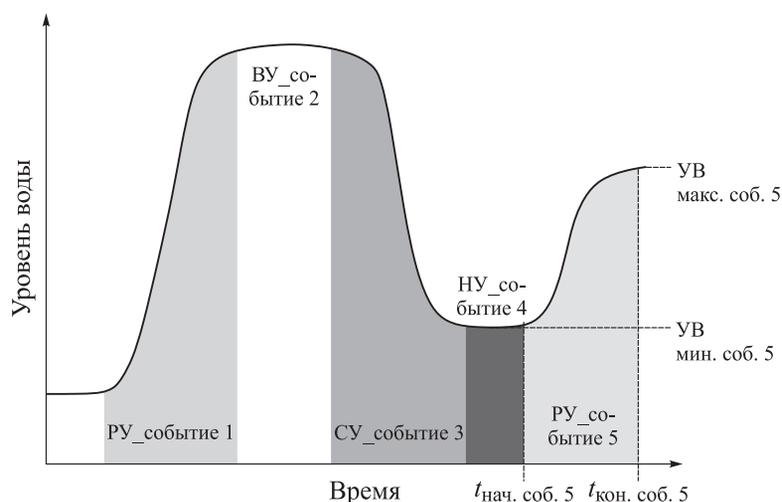
В настоящее время в мировой практике принята следующая последовательность действий при разработке экологических требований для конкретных водных объектов: сначала создаются концептуальные экологические модели взаимосвязей гидрологических факторов и компонентов экосистем; на их основе выбираются чувствительные территории и объекты; затем разрабатываются гипотезы для выбранных объектов: определяются индикаторы, характеризующие воздействие гидрологических параметров, характеристики реакций объектов, выявляются источники и устанавливаются границы неопределенностей; на следующем этапе сформулированные гипотезы проверяются посредством многолетнего мониторинга, дорабатываются; полученные количественные данные используются для математического моделирования [4].

Концептуальные экологические модели, представляющие собой предположения о том, как изменения УВ могут воздействовать на структуру и функционирование экосистем, организуют имеющуюся информацию, выявляют пробелы в знаниях, позволяют обосновать выбор чувствительных территорий и объектов. Проведенный нами анализ российской и мировой литературы позволяет утверждать, что для решения поставленных проблем регулирования мы имеем не только дефицит данных по влиянию УВ оз. Байкал на его экосистемы, но и, к сожалению, недостаток четко проработанных концепций механизмов влияния изменений УВ на озерные экосистемы в целом.

Под термином «колебания уровня воды в озере» мы понимаем любые изменения высоты воды (рис. 1) в прибрежной зоне, происходящие в разных временных масштабах: от секунд до сотен лет. Воздействие колебаний УВ на абиотические и биотические условия зависит от рассматриваемого временного масштаба. В литературе, посвященной влиянию УВ на биоту, преобладает анализ его долгосрочных изменений, вызывающих смещение береговой линии и смену мест обитания. Кратковременные колебания УВ не приводят к значительному смещению границы между водой и сушей, но создают существенную физическую нагрузку на организмы и среду их обитания. Мы считаем реле-

Рис. 1. Изменения высоты воды в разных временных масштабах.

УВ — уровень воды, РУ — рост уровня, ВУ — высокий уровень, СУ — снижение уровня, НУ — низкий уровень, нач. соб. — начало события, кон. соб. — конец события, макс. соб. — максимум события, мин. соб. — минимум события.



вантным для отслеживания реакций биоты разделить колебания УВ на отдельные события (см. рис. 1), поскольку факторы, действующие на организмы во время каждого из них, могут быть различны. Для последовательности колебаний УВ может иметь значение частота проявлений тех или иных событий, в том числе и непрерывная повторяемость событий с однонаправленными изменениями.

Установлено, что в глубоких больших озерах, расположенных в умеренном климате, наиболее подвержена влиянию колебаний УВ прибрежная зона [5]. В следующем разделе мы рассмотрим возможные факторы воздействия изменений УВ на три компонента экосистем прибрежной зоны озера Байкал: микробные сообщества, растительный покров и животный мир.

КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ВОЗДЕЙСТВИЯ КОЛЕБАНИЙ УРОВНЯ ВОДЫ НА БИОТУ

Микробные сообщества воды и донных отложений. Микробные сообщества тесно связаны с абиотическими условиями среды, поэтому изменения УВ оказывают сильное и быстрое влияние на их состав и функционирование [6, 7]. Мелководные прибрежные участки озер получают значительное количество аллохтонного органического вещества из наземных экосистем: здесь именно водный режим в значительной степени контролирует микробную трансформацию углерода, и во время эпизодических гидрологических потоков может происходить интенсификация биогеохимических процессов [8]. На рис. 2 показаны предполагаемые воздействия УВ на микробные сообщества для двух фаз колебаний УВ: плато высокого УВ и плато низкого УВ продолжительностью более двух суток в середине лета. Влияние УВ включает два аспекта: прямые эффекты разбавления и перемешивания биомассы и опосредованные эффекты изменения температурных условий, разбавления питательных веществ и доступности подводного света. Низкий УВ (см. рис. 2, а) приводит к низкой степени разбавления, повышению температуры воды, снижению освещенности, вследствие чего меняется гидрохимический состав воды и повышаются концентрации биогенных элементов. В ответ на эти изменения растет численность и увеличивается таксономическое разнообразие цианобактерий (*Cyanobacteria*) в составе фитопланктона. Так, в пробах, взятых при низком уровне воды в прибрежных водах озера, количество операционных таксономических единиц, ассоциированных с цианобактериями, составляло 34–41, в то время как при высоком УВ не превышало 18. Только в условиях низкого УВ в составе цианобактерий доминировала анабена азоллы (*Anabaena azollae*), отмечались представители родов афанизоменон (*Aphanizomenon*), долихоспермум (*Dolichospermum*) и микроцистис (*Microcystis*), ответственные за цветение воды. В свою очередь, массовое увеличение биомассы и повышение активности цианобактерий в составе фитопланктона мелководных прибрежных участков способно оказать существенное влияние на круговорот питательных веществ и устойчивость экосистемы оз. Байкал. В частности, цветение цианобактерий может влиять на круговорот питательных веществ, устойчивость и изменение режима за счет использования запасов азота (N) и фосфора (P), обычно недоступных для фитопланктона [9]. Способность многих таксонов цианобактерий фиксировать растворенный газообразный N₂ является потенциальным источником N, но некоторые таксоны могут также получать доступ к резервуарам P в отложениях и придонной воде. Более того, цветение цианобактерий в условиях олиготрофного озера с низкой концентрацией питательных веществ позволяет предположить, что изменения в круговороте веществ могут влиять на устойчивость всей экосистемы. Вариации состава продукционно-

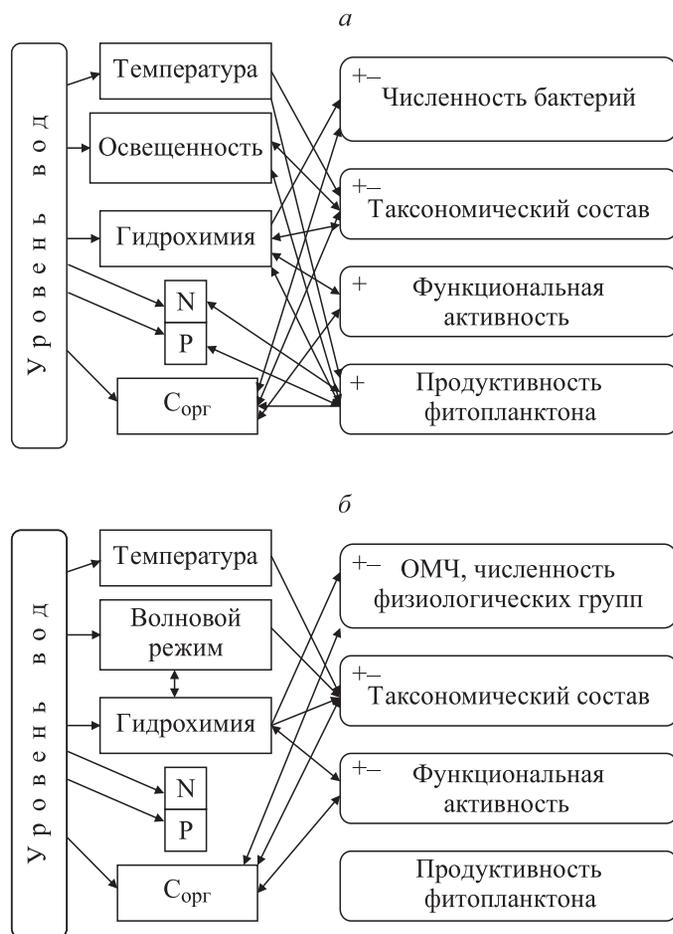


Рис. 2. Прямое и опосредованное влияние уровня воды на структурные и функциональные характеристики микробных сообществ мелководных и прибрежных экосистем оз. Байкал в условиях низкого (а) и высокого (б) уровня воды.

Содержание: N — азота, P — фосфора, $C_{орг}$ — органического вещества. ОМЧ — общее микробное число.

го звена микробных сообществ и сопряженные с этим изменения в потоках органического вещества, биогенов и гидрохимических параметров определяют как таксономические сдвиги в составе бактерий-деструкторов, так и изменения на следующих уровнях трофической сети водоема. Доминирование в микробных сообществах в период низкого УВ бактерий родов актинобактерия (*Actinobacteria*, hgcl-clade), флавобактериум (*Flavobacterium*), родоферакс (*Rhodofera*), лимногабитанс (*Limnohabitans*) и лютеолибактер (*Luteolibacter*), деструкторов, известных своей способностью продуцировать внеклеточные ферменты и предпочитающих местообитания с повышенным уровнем трофности [10], также может служить индикатором неблагоприятных изменений при снижении уровня. Условия высокого УВ связаны с большой степенью разбавления, хорошей

освещенностью, повышенным волновым влиянием (см. рис. 2, б). Хотя высокий УВ характеризуется увеличением объема воды и общим снижением концентрации химических элементов, волновое влияние способствует изменениям гидрохимического состава за счет привносов с затопляемых участков. Увеличение потока аллохтонного органического вещества в условиях высокого уровня воды приводит к структурно-функциональным изменениям микробного сообщества. Увеличиваются численность и активность гетеротрофных бактерий в микробных сообществах воды и осадков. Как было показано ранее, аллохтонное органическое вещество может использоваться микроорганизмами в качестве источника углерода достаточно долгое время (до 11 недель) [6]. В период высокого УВ летом 2021 г. до 27 % микробного разнообразия составляли неклассифицированные протеобактерии семейства комамонадовые (Comamonadaceae), метаболически разнообразная группа водных и почвенных микроорганизмов, которая включает аэробные органотрофы, анаэробные денитрификаторы, водородокисляющие и Fe^{3+} -восстанавливающие бактерии, фотоавтотрофные и фотогетеротрофные бактерии. Такой не характерный для прибрежных вод оз. Байкал таксономический профиль может быть обусловлен распространением почвенных бактерий в прибрежных мелководных участках при изменении гидрологических условий, связанных с повышением уровня. Распространение почвенных бактерий может быть важным фактором структуры микробного сообщества и в интерстициальных водах зоны заплеска, оказывая ключевое влияние на биогеохимические процессы и, несомненно, требует дальнейшего изучения.

Следует отметить, что последствия изменений, вызванных реакциями микробных сообществ воды и донных отложений на изменения УВ, для экосистем оз. Байкал в большинстве случаев не прослежены. В исследованиях, проведенных для других водоемов, расположенных в более теплых климатических условиях, показано, например, что повышение численности и активности цианобактерий может привести к появлению в окружающей среде веществ, токсичных для животных [11].

Растительный мир. Растительный покров прибрежных экосистем представлен разными жизненными формами гидро- и гигрофитов: погруженными в воду, плавающими на ее поверхности и возвышающимися над ней растениями; с подразделением этих групп на свободно плавающие и укорен-

няющиеся [12]. Растительный покров, с одной стороны, реагирует на многие факторы, порожденные изменениями УВ (табл. 1, 2); с другой стороны, для его разных компонентов характерна различная скорость реагирования, причем большинство реакций происходит с запаздыванием. Нами рассмотрены факторы, приводящие к сукцессионным изменениям растительного покрова. По литературным данным [13], такие изменения инициируются фазами аномально (отличающегося от естественного в данный отрезок времени) высокого и низкого стояния воды в вегетационный период продолжительностью не менее 10–15 сут.

Факторы воздействия на растительный покров при изменении УВ можно разделить на две группы, согласно вектору изменений: повышение либо понижение уровня вод. Эти группы, в свою очередь, делятся на факторы 1-го и 2-го порядков. Факторы 1-го порядка представляют собой гидрологические (либо гидрогенные) процессы, оказывающие непосредственное воздействие на все компоненты,

Таблица 1

Степень влияния факторов, оказывающих воздействия на растительный покров при повышении уровня вод в оз. Байкал

Код	Фактор	Ступени влияния				
		1	2	3	4	5
А-1	Увеличение глубины					
А-2	Затопление					
А-3	Подтопление					
А-4	Подъем уровня грунтовых вод					
А-5	Эрозия почвогрунтов					
Б-1	Изменения водного режима					
Б-2	Изменения гидрохимических и геохимических условий					
Б-3	Изменения световой обеспеченности					
Б-4	Изменения газового режима					
Б-5	Изменения термического режима					
Б-6	Отложения взвесей на поверхности почвы и на растениях					
Б-7	Изменения микробиологической активности почв					

Примечание. Ступени влияния: 1 – очень слабое (неопасно); 2 – слабое; 3 – среднее; 4 – сильное; 5 – очень сильное. Степень влияния, оцениваемая одновременно двумя и более степенями, подразумевает ее зависимость от степени воздействия фактора в конкретных случаях.

Таблица 2

Степень влияния факторов, оказывающих воздействия на растительный покров при понижении уровня вод в оз. Байкал

Код	Фактор	Ступени влияния				
		1	2	3	4	5
В-1	Снижение уровня вод: обмеление водных м/о**					
В-2	Снижение уровня вод с образованием земноводных м/о					
В-3	Снижение уровня вод с образованием наземных м/о					
В-4	Снижение уровня грунтовых вод в наземных м/о					
Г-1	Изменения водного режима местообитаний					
Г-2	Изменения гидрохимических и геохимических условий м/о					
Г-3	Изменения световой обеспеченности					
Г-4	Изменения газового режима					
Г-5	Изменения термического режима местообитаний					
Г-6	Седиментация взвесей на на почве и растениях					
Г-7	Изменения микробиологической активности почв					

Примечание. м/о – местообитания. Ступени влияния: 1 – очень слабое (неопасно); 2 – слабое; 3 – среднее; 4 – сильное; 5 – очень сильное. Степень влияния, оцениваемая одновременно двумя и более степенями, подразумевает ее зависимость от степени воздействия фактора в конкретных случаях.

структуру и функции растительного покрова. Факторы 1-го порядка порождают факторы 2-го порядка и в результате, помимо прямого воздействия на растительный покров, оказывают на него также и косвенное воздействие посредством факторов 2-го порядка. При повышении уровня можно выделить следующие факторы 1-го порядка: А-1) увеличение глубины водных местообитаний; А-2) затопление наземных местообитаний; А-3) подтопление наземных местообитаний; А-4) подъем уровня грунтовых вод в наземных местообитаниях (без выхода на поверхность); А-5) эрозия почвогрунтов. Факторы 2-го порядка, в частности изменения: Б-1) водного режима (обводнение) местообитаний; Б-2) гидрохимических и геохимических условий местообитаний и питательного режима почв [14]; Б-3) световой обеспеченности местообитаний [15], включая ослабление освещенности и изменения спектрального состава света; Б-4) газового режима [16], в особенности — концентраций кислорода и углекислого газа в местообитаниях [17]; Б-5) термического режима почв [18]; а также Б-6) отложения взвесей (органических и неорганических) на поверхности почвы и на растениях [19, 20] и Б-7) изменения микробиологической активности почв [21]. На основании литературных данных [22] и собственных (экспертных) оценок выполнено шкалирование степени воздействия указанных факторов на растительный покров (см. табл. 1).

Вышеперечисленные факторы влияют не только на растительный мир, но влекут за собой многочисленные изменения в экосистемах, которые, в свою очередь, также оказывают воздействие на растительный покров. При этом на данном уровне многие воздействия уже сопровождаются его откликом. Например, показано, что структурное разнообразие растительности влияет на особенности отложения седиментов как на самих растениях, так и на поверхности субстрата [23]. Это, в свою очередь, оказывает влияние на почвенные условия, на односторонние и консортивные связи растений и животных, растений и микроорганизмов и т. д. В результате возникают крайне сложные «сети взаимосвязей» между реакциями растений как компонента экосистем с другими компонентами, что чрезвычайно осложняет прогноз динамики экосистем в нестабильных условиях.

Следует отметить также и то, что сила воздействия факторов при подъеме уровня вод определяется не только самим фактом их возникновения, но также и продолжительностью их влияния [24].

Факторы Б-2, Б-3, Б-4 и Б-5 обусловлены увеличением глубины водных местообитаний (А-1) и связаны с литоральной зоной. Факторы Б-1, Б-2, Б-5, Б-6 и Б-7 действуют в местообитаниях на берегах аккумулятивной группы типов (аккумулятивный, биогенный), которые, как правило, характеризуются небольшим превышением по высоте над урезом воды и при этом низкими показателями углов наклона по отношению к горизонту. Фактор А-5 (эрозия почвогрунтов) характерен для берегов абразионной группы типов (структурно-абразионный, абразионный).

При понижении уровня вод также возникает ряд факторов 1-го и 2-го порядков, оказывающих воздействия на растительный покров, они имеют обратную направленность по сравнению с повышением уровня.

Сравнение степени влияния факторов, оказывающих воздействия на растительный покров, при повышении и понижении УВ показывает большую однозначность степени воздействия при повышении УВ, тогда как при понижении степень неопределенности существенно варьирует и уровень влияния более зависим от уровня воздействия (выраженности) фактора. Общий уровень степени влияния существенно выше при повышении УВ. Тем не менее решающим механизмом динамики растительного покрова может стать эффект «бутылочного горлышка» как результат действия закона минимума Либиха, и в этом случае значимость общих оценок воздействия совокупности факторов, как при повышении, так и при понижении уровня воды, радикально обесценится, поскольку направление сукцессии будет определяться только каким-то одним фактором, находящимся в крайнем пессимуме.

В целом, иерархичность факторов и их разносторонние взаимодействия друг с другом и с растительным покровом демонстрируют сложность и системность процессов в экосистемах, происходящих при изменениях уровня вод. Вместе с тем необходимо отметить, что конкретных исследований о степени влияния рассматриваемых факторов на растительный покров мелководных и прибрежных экосистем оз. Байкал нет. Приводимые оценки отражают экспертное мнение и в то же время являются условными, поскольку опираются на информацию, полученную в других регионах, на отличающихся объектах и преимущественно с иными целями.

Животный мир. Данный компонент экосистем в силу своей мобильности и большей обособленности от окружающей среды в меньшей степени зависит от абиотических изменений, порождаемых колебаниями УВ, по сравнению с двумя предыдущими компонентами, но зависит от большего коли-

чества биотических связей, поэтому при моделировании реакций животных необходимо включать модели ответов их кормовых объектов на изменения УВ, а также растительности как элемента, обеспечивающего микроклимат, защиту от хищников, и т. д., что значительно усложняет прогноз состояния данного компонента при изменениях УВ.

В рамках данной статьи мы ограничимся рассмотрением влияния колебаний УВ только на успешность размножения водоплавающих и околоводных птиц — облигатных обитателей прибрежных экосистем, в силу своей биологии отражающих множественные воздействия на прибрежные экосистемы, с одной стороны, и наиболее изученных как объект животного мира прибрежных экосистем озера Байкала — с другой стороны [25–28]. На рис. 3 приведена концептуальная схема влияний изменений УВ на успешность размножения водоплавающих и околоводных птиц (далее птиц). Регулирование УВ порождает следующие стрессоры для птиц: несвоевременность изменения уровня воды, его неестественные амплитуда и скорость. Они оказывают разное воздействие на различных фазах цикла размножения птиц.

Изменения УВ и связанные с ними характеристики окружающей среды могут играть роль триггеров в принятии птицами решения, приступать ли к размножению в данном месте (пропуск сезона для размножения встречается у ряда долгоживущих видов). Факторы для принятия таких решений

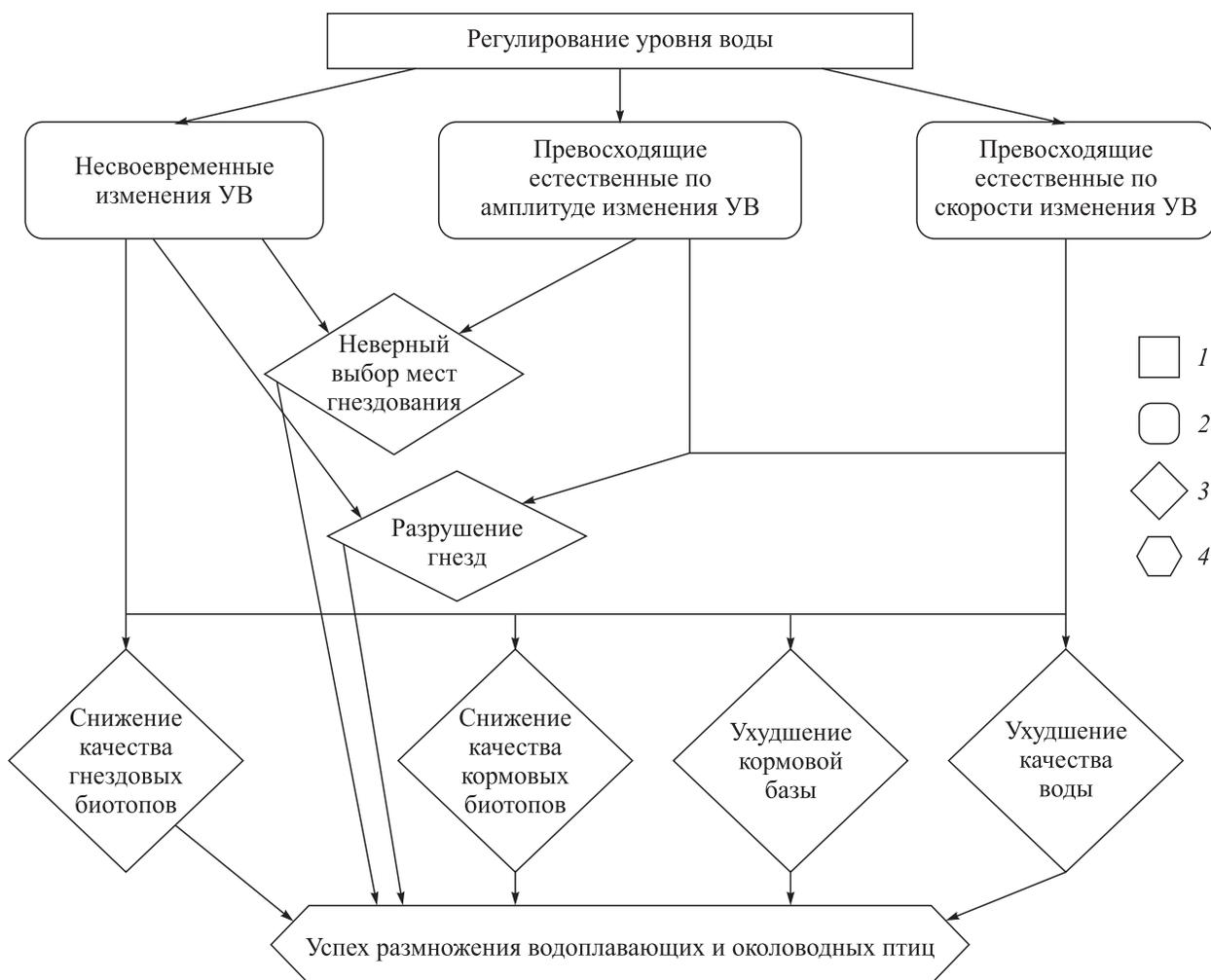


Рис. 3. Концептуальная экологическая модель влияния регулирования уровня воды на водоплавающих и околоводных птиц.

1 — фактор; 2 — стрессор; 3 — воздействие; 4 — индикатор состояния биоты. Связи между элементами указаны прямыми линиями, заканчивающимися стрелками. Множественные влияния элемента показаны ветвлением линий под прямым углом.

неизвестны для большинства видов. Для ряда видов установлена опосредованная роль изменений УВ для запуска процессов созревания гонад, которое определяется накоплением метаболических резервов. Причем, для некоторых видов птиц необходимо наличие достаточной кормовой базы именно по прибытии на место гнездования (есть виды, которые накапливают их на местах пролета, с этой точки зрения кормовая база в прибрежных экосистемах озера важна и для многих видов, останавливающихся на озере во время пролета). Состояние кормовой базы в прибрежных экосистемах озера, как известно, в значительной степени определяется УВ, причем не только текущим, но и предшествующим.

На следующем этапе цикла размножения при выборе места для гнезда УВ и его производные могут играть роль ключевых параметров. Верный выбор места обеспечивает физическую сохранность гнезда, оптимальную дистанцию до кормовых биотопов и защищенность от хищников. На этом этапе УВ, даже при сохранении паттерна его естественной динамики, но с запаздыванием, как происходит в настоящее время на Байкале [29], может дать неверные ключи. Если птицы, например, гнездились ранее, до зарегулирования, на фазе роста УВ после годового минимума, то теперь они попадают на фазу снижения, поэтому в течение периода до 15 сут их гнезда будут доступны для наземных хищников, что при продолжительности насиживания 20–25 сут весьма существенно.

Во время насиживания яиц и птенцового периода повышение УВ может привести к подтоплению или затоплению гнезд. Для такого воздействия более уязвимы виды, размещающие гнезда на земле и на растениях вблизи уреза воды: гнезда могут быть повреждены как вследствие скорости подъема воды, при которой птицы не успевают надстроить гнездо, так и амплитуды роста, при которой надстраивание уже не помогает. В работе И.В. Фефелова [26] указывается, что при скорости подъема УВ в 1–2 см/сут гибнет значительное количество кладок. В случае разрушения гнезд птицы могут повторно построить гнезда в другом месте. Для успеха компенсационного гнездования важно время его наступления, поскольку сезон гормональной готовности птиц ограничен по времени, и птенцы компенсационных кладок должны успеть достичь необходимых кондиций к моменту миграции. На данном этапе цикла размножения УВ влияет на фактор, в значительной степени определяющий успешность гнездования, — дистанцию до предпочитаемых кормовых биотопов. При изменениях УВ в любую сторону будет меняться расстояние до мест кормления, что повлечет за собой и увеличение энергетических затрат птиц при полетах за кормом, и рост риска хищничества. Также колебания УВ на этом этапе могут привести к изменениям местообитаний, а именно степени их открытости (при видоизменении растительного покрова) и обводненности. Это приведет к смене микроклиматических условий вокруг гнезд (требования к этим условиям изучены слабо), а также к изменениям в доступности гнезд для хищников. Установлено, что хищничество представляет собой основную причину гибели кладок и птенцов у большинства видов [30]. Защиту от хищников, ищущих добычу как визуально, так и ольфакторно, обеспечивает растительный покров. От ольфакторных хищников гнезда защищает наличие воды вокруг них и присутствие крупных объектов (деревьев, зарослей кустарников и т. п.), перераспределяющих воздушные потоки и переносимые ими запахи [31]. Снижение и низкий УВ вокруг мест гнездования, угнетение растительного покрова вследствие понижения и низкого УВ повышают доступность и видимость гнезд для всех хищников. Повышение и высокий УВ, если они приводят к гибели растительности, увеличивают доступность гнезд для пернатых хищников.

На всех этапах цикла размножения колебания УВ могут привести к изменениям качества воды, кормовой базы и кормовых биотопов. Под ухудшением гидрохимических характеристик воды мы имеем в виду, в первую очередь, поступление токсинов в воду при продуцировании их микробными сообществами при понижении УВ и/или при разложении затопленных растений при повышении УВ, поскольку это может привести к быстрой гибели животных. Однако поступление других токсикантов (тяжелых металлов и др.) вследствие, например, смывов с суши при повышении УВ, может иметь отсроченный эффект, но при этом сказаться на состоянии популяции в целом. Знаки изменений других параметров в ответ на повышение или понижение УВ видоспецифичны. Птицы предпочитают определенные глубины для добывания пищи. Также есть специфичные для разных видов предпочтения кормовых биотопов по степени их открытости, т. е. состоянию надводной растительности, меняющемуся под влиянием изменений УВ [32, 33]. Обилие и доступность пищи находятся в прямой зависимости от уровня воды: плотность и агрегированность растительных и животных кормовых объектов уменьшаются с увеличением высоты воды и наоборот, а также возникают затруднения при добывании животных, создаваемые развитием водной растительности, состояние которой в значительной степени определяется УВ.

Как и для всех компонентов биоты, почти все рассмотренные воздействия носят характер обратных связей: так, сами птицы могут влиять на химический состав воды, на растительность и т. п.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для адаптивного устойчивого управления уровнем воды в оз. Байкал необходима разработка и сравнение альтернативных сценариев [34]. Сценарное планирование наиболее целесообразно, когда будущие условия неопределенны, экологическая сложность объекта высока, а манипуляции требуют больших затрат и времени [35]. Альтернативные сценарии для обоснования действий по управлению, которые обеспечивают устойчивое функционирование экосистем озера при различных вариантах будущего, могут быть разработаны только на основе фактических данных о конкретных компонентах экосистем, об известных экологических факторах и процессах. Таких знаний на сегодня для оз. Байкал нет. Более того, в литературе не обнаружено результатов исследований, отражающих на современном уровне экологическую целостность экосистем пресноводных озер в контексте их сезонной и разногодичной динамики, отсутствуют описания подходов, которые позволили бы оценить в целом характер и степень воздействия на биоту изменений уровня воды, и, соответственно, не представлены разработки схем экологически обоснованного управления водоемами.

В настоящей статье разработаны концептуальные экологические схемы воздействия изменений уровня воды на три компонента биоты: микробные сообщества, растительный покров и животный мир. Мы никоим образом не претендуем на полноту и законченность приведенных схем. Цель наших разработок — стимулировать развитие исследований в данном направлении, дать толчок для формулирования и проверки гипотез о связях конкретных объектов биоты с изменениями уровня воды и параметрами, порождаемыми ими, а также для разработки системы индикаторов для сопряженного мониторинга биоты и гидрологического режима. При наличии таких индикаторов станет возможной разработка схемы организации мониторинга компонентов биоты в условиях изменений гидрологического режима, а по результатам мониторинга, в свою очередь, будет внесен вклад в верификацию построенных гипотез о функционировании экосистем Байкала.

Из разработанных нами схем для трех компонентов биоты очевидно, что на сегодня количественные многолетние данные для оз. Байкал, пригодные для разработки экологических требований к регулированию УВ, имеются только по водоплавающим и околоводным птицам дельты р. Селенги [25–28]. При этом с помощью данных индикаторов закрывается только часть годовой динамики УВ озера.

Работа проведена в рамках государственных заданий Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (FWSM-2021-0006, FWSM-2021-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Основные** правила использования водных ресурсов водохранилищ Ангарского каскада ГЭС (Иркутского, Братского и Усть-Илимского). — М.: Изд-во Мин. мелиорации и вод. хоз-ва РСФСР, 1988. — 65 с.
2. **Галазий Г.И.** Байкал в вопросах и ответах. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1987. — 383 с.
3. **Гидроэнергетика** и состояние экосистемы озера Байкал / Под ред. А.К. Тулохонова. — Новосибирск: СО РАН, 1999. — 280 с.
4. **Gentile J.H., Harwell M.A., Cropper W., Harwell C.C., DeAngelis D., Davies S., Ogen J.C., Lirman D.** Ecological conceptual models: A framework and case study on ecosystem management for South Florida sustainability // *Science of the Total Environment*. — 2001. — N 274. — P. 251–253.
5. **Wantzen K.M., Junk W.J., Rothhaupt K.-O.** An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes // *Hydrobiologia*. — 2008. — N 613 — P. 151–170.
6. **Weise L., Ulrich A., Moreano M., Gessler A., Kayler Z.E., Steger K., Zeller B., Rudolph K., Knezevic-Jaric J., Premke K.** Water level changes affect carbon turnover and microbial community composition in lake sediments // *FEMS Microbiology Ecology*. — 2016. — Vol. 92, N 5. — P. fiw035.
7. **Wang S., Yang G., Junjie J., Kun S., Lyu S., Li Z., Lu Y., Wen X.** Water level as the key controlling regulator associated with nutrient and gross primary productivity changes in a large floodplain-lake system (Lake Poyang), China // *Journ. of Hydrology*. — 2021. — Vol. 599. — P. 126414.
8. **McClain M.E., Boyer E.W., Dent C.L., Gergel S.E., Grimm N.B., Groffman P.M., Hart S.C., Harvey J.V., Johnston C.A., Mayorga E., McDowell W.H., Pinay G.** Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems // *Ecosystems*. — 2003. — N 6. — P. 301–312.
9. **Liu X., Chen K., Chen Y.** Spatial and seasonal variation in N₂-fixing cyanobacteria in Poyang Lake from 2012 to 2016: roles of nutrient ratios and hydrology // *Aquatic Sciences*. — 2019. — Vol. 81, Iss. 3. — P. 41–47.
10. **Zaitseva S.V., Dagurova O.P.** Freshwater microbial taxa as indicators of anthropogenic impact on the freshwater lakes of Buryatia // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* — 2021. — N 908. — P. 012003.
11. **Ibelings B., Havens K.** Cyanobacterial toxins: a qualitative meta-analysis of concentrations, dosage and effects in freshwater, estuarine and marine biota // *Adv. Exp. Med. Biol.* — 2008. — Vol. 619. — P. 675–732.

12. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: Методы изучения. — Л.: Наука, 1981. — 187 с.
13. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. — М.: Огиз, Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
14. Unger I.M., Motavalli P.P., Muzika R.-M. Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach // Agriculture, Ecosystems and Environment. — 2009. — Vol. 131. — P. 105–110.
15. Loisselle S.A., Bracchini L., Cozar A., Dattilo A.M., Rossi C. Extensive spatial analysis of the light environment in a subtropical shallow lake, Laguna Ibera, Argentina // Hydrobiologia. — 2005. — Vol. 534. — P. 181–191.
16. Mommer L., Visser E.J.W. Underwater Photosynthesis in Flooded Terrestrial Plants: A Matter of Leaf Plasticity // Annals of Botany. — 2005. — Vol. 96, Iss. 4. — P. 581–589.
17. Pedersen O., Colmer T.D., Sand-Jensen K. Underwater photosynthesis of submerged plants — recent advances and methods // Frontiers in Plant Science. — 2013. — Vol. 4. — P. 1–19.
18. Бадмаева С.Э. Орошаемые почвы юга средней Сибири: свойства, режимы и продуктивность: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та, 2008. — 35 с.
19. Lowe B.J., Watts R.J., Roberts J., Robertson A. The effect of experimental inundation and sediment deposition on the survival and growth of two herbaceous riverbank plant species // Plant Ecology. — 2010. — Vol. 209. — P. 57–69.
20. Kretz L., Seele C., van der Plas F., Weigelt A., Wirth C. Leaf area and pubescence drive sedimentation on leaf surfaces during flooding // Oecologia. — 2020. — Vol. 196. — P. 535–545.
21. Boye K., Herrmann A.M., Schaefer M.V., Tfaily M.M., Fendorf S. Discerning Microbially Mediated Processes During Redox Transitions in Flooded Soils Using Carbon and Energy Balances // Front. Environ. Sci. — 2018. — Vol. 6. — P. 1–14.
22. Кузьмина Ж.В., Трешкин С.Е. Методика оценки нарушений в наземных экосистемах и ландшафтах в результате климатических и гидрологических изменений // Экосистемы: экология и динамика. — 2017. — Т. 1, № 3. — С. 146–188.
23. Kretz L., Koll K., Seele-Dilbat C., van der Plas F., Weigelt A., Wirth C. Plant structural diversity alters sediment retention on and underneath herbaceous vegetation in a flume experiment // PLoS One. — 2021. — Vol. 16 (3). — P. 0248320.
24. Casanova M.T., Brock M.A. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? // Plant Ecology. — 2000. — Vol. 147. — P. 237–250.
25. Фефелов И.В. Роль гидрологического режима дельты реки Селенги в динамике населения уток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1996. — 18 с.
26. Фефелов И.В. Динамика численности водоплавающих птиц // Гидроэнергетика и состояние экосистемы озера Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. — С. 154–164.
27. Фефелов И.В. Изменение населения уток в дельте реки Селенга в зависимости от уровня озера Байкал: моделирование и проекция на природную цикличность // Изв. Самар. науч. центра РАН. Водные экосистемы. — 2006. — Т. 8, № 1. — С. 283–291.
28. Мельников Ю.И. Экология водоплавающих птиц в дельте р. Селенги: динамика обводненности территории и распределение по биотомам // Байкал. зоологич. журнал. — 2009. — № 2. — С. 49–60.
29. Болгов М.В., Бубер А.Л., Коробкина Е.А. Водные ресурсы озера Байкал и возможные стратегии управления его уровнем режимом // Водное хозяйство России. — 2017. — № 3. — С. 89–102.
30. Gawlik D.E. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds // Ecological Monographs. — 2002. — N 72. — P. 329–346.
31. Ringelman K.M., Skaggs C.G. Vegetation phenology and nest survival: Diagnosing heterogeneous effects through time // Ecol. Evol. — 2019. — N 9. — P. 2121–2130.
32. Lantz S.M., Gawlik D.E., Cook M.I. The Effects of Water Depth and Emergent Vegetation on Foraging Success and Habitat Selection of Wading Birds in the Everglades // Waterbirds. — 2011. — N 34 (4). — P. 439–447.
33. Dimalexis A., Pyrovetsi M. Effect of water level fluctuations on wading bird foraging habitat use at an irrigation reservoir, Lake Kerkini, Greece // Colonial Waterbirds. — 1997. — N 20. — P. 244–252.
34. Beerens J.M., Trexler J.C., Catano C.P. Predicting wading bird and aquatic faunal responses to ecosystem restoration scenarios // Restor. Ecol. — 2017. — N 25. — P. 86–98.
35. Polasky S., Carpenter S.R., Folke C., Keele B. Decision-making under great uncertainty: environmental management in an era of global change // Trends in Ecology & Evolution. — 2011. — Vol. 26, Iss. 8. — P. 398–404.

Поступила в редакцию 05.07.2022

После доработки 11.08.2022

Принята к публикации 03.10.2022