

Влияние географических факторов на биологическую продуктивность озерных экосистем: моделирование и прогноз

В. В. БУЛЬОН

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

Статья поступила 21.06.2016

Принята к печати 27.09.2016

АННОТАЦИЯ

На примере оз. Кривое (Северная Карелия) в форме динамической масс-балансовой модели описана зависимость продуктивности озерных экосистем от географических, климатических условий и продукции наземной растительности на водосборной площади. Представлен модельный алгоритм. Сделан вывод, что при естественных межгодовых колебаниях биогенной нагрузки и отсутствии антропогенных воздействий оз. Кривое на протяжении более 40 лет (1968–2013) сохраняет статус олиготрофного водоема.

Ключевые слова: факторы среды, первичная продукция наземных и водных экосистем, моделирование потоков вещества и энергии.

Оз. Кривое впервые исследовалось в 1968 и 1969 гг. в рамках Международной биологической программы под руководством проф. Г. Г. Винберга. Исследования возобновлены в 2002–2013 гг. с целью оценки современного состояния озера, для чего применили накопленные за прошедшие десятилетия знания о закономерностях функционирования водных экосистем.

Одним из важнейших факторов, влияющих на первичную продукцию планктона, является фосфорная нагрузка, которая имеет две составляющие – природную и антропогенную. Первая зависит от первичной продукции наземных экосистем, находящейся под воздействием внешних факторов – тем-

пературы, количества осадков и испарения [Исаченко, 1953; Rosenzweig, 1968; Lieth, 1972; Straškraba, 1980; Shuur, 2003].

Факторы внешней среды, воздействующие на продукционные процессы в озерах и на суше, тесно связаны с географической зональностью, включающей в себя широтную, меридиональную и высотную поясность. Зависимость биомассы и продукции фитопланктона от географического положения озер и содержания в воде фосфора активно дискутируется [Brylinsky, Mann, 1973; Dillon, Rigler, 1974; Schindler, 1978; Håkanson, Boulion, 2001; и др.]. Первичная продукция озер зависит также от продуктивности растительности на водосборе. Как отмечает А. М. Гиля-

ров [2004], “жизнь в озерах поддерживают наземные экосистемы”. Однако связь между водными и наземными экосистемами мало исследована, а ее описание в количественной форме практически отсутствует.

Разнообразные математические модели наземных и водных экосистем существуют по отдельности, изолированно друг от друга. Настоящее исследование ставит цель – поиск “точки сопряжения” водных экосистем с наземными. В этом заключается новизна исследования. При сборе и анализе данных внимание сфокусировано на выяснении связей между биотическими процессами, протекающими в воде и на суше, и параметрами среды, обусловленными зональностью. Главная задача исследования – обобщить собранную информацию в форме динамической масс-балансовой модели, способной с той или иной степенью вероятности оценить реакцию экосистемы озера (на примере оз. Кривого) на изменение внешних условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Площадь зеркала оз. Кривое составляет 0,5 км² при площади водосборного бассейна – 2,1 км². Средняя его глубина 12 м, максимальная – 30 м. Модуль стока 10 л/(км² · с) [Биологическая продуктивность..., 1975]. Удельный водосбор невелик, ~4,2. Обмен воды замедлен, она полностью сменяется примерно за 9 лет.

Климат в Северной Карелии характеризуется как умеренно прохладный с избыточной увлажненностью, типичный для гумидной зоны. Среднегодовая температура воздуха 0–0,5 °С [Назарова, 2008; Кучеров и др., 2009]. Осадков выпадает в среднем 520–550 мм/год [Литвиненко и др., 1998; Лозовик, Потапова, 2006; Назарова, 2008]. Индекс увлажнения Иванова $Pre/Eva > 1$ [Исаченко, 1953], где Pre – годовая сумма осадков, Eva – потенциальное испарение (испаряемость).

Среднесезонная биомасса фитопланктона в оз. Кривое варьировала от 0,15 до 0,80 мг/л [Никулина, 2014]. Поскольку она зависит от концентрации биогенных элементов, следовательно, от биогенной нагрузки, для оценки последней разработана динамическая масс-балансовая модель, алгоритм которой записан на языке Stella [Ащепкова, 2002; Håkan-

son, Boulion, 2002; Клековский, Меншуткин, 2003; Меншуткин, 2010]. Модель (рис. 1) описывает связь продукции фитопланктона озера с продукцией растительного покрова на водосборе и состоит из трех блоков: “продукция наземной растительности”, “фосфорный бюджет озера” и “продукция фитопланктона”. Входные параметры модели: географические координаты (широта, долгота и высота над ур. м.), содержание фосфора в атмосферных осадках, удельный водосбор, модуль стока и средняя глубина озера.

Согласно модели, географическая широта, долгота и высота определяют среднегодовую температуру воздуха и годовую сумму осадков. Ассимиляция углерода наземным растительным покровом на умеренных широтах лимитируется теплом, т. е. зависит от температуры среды. Часть валовой продукции тратится на дыхание и транспирацию, остальная – составляет чистую продукцию растительности, которая в зрелой экосистеме депонируется в почве и подвергается деградации. Освободившийся фосфор выносится в озеро. Его вынос и удельный водосбор формируют фосфорную нагрузку на озеро. Вклад в биогенную нагрузку вносят также атмосферные осадки.

От времени оборота воды в озере и глубины зависят потери фосфора со стоком воды и при седиментации и, как следствие, концентрация фосфора в воде. Концентрация фосфора определяет концентрацию хлорофилла (рис. 2), концентрация фосфора в совокупности с цветностью воды – прозрачность воды, концентрация хлорофилла, прозрачность воды и продолжительность вегетационного сезона – валовую и чистую продукцию фитопланктона за год. Длительность вегетационного сезона зависит от географической широты. Такой системный подход в сочетании с балансовым принципом заложен в предлагаемой здесь модели. Ниже приводится модельный алгоритм, составленный с помощью программного пакета Stella.

Наземная растительность

$$B_{\text{ter}}(t) = B_{\text{ter}}(t - \Delta t) + (GP_{\text{ter}} - NP_{\text{ter}} - R_{\text{ter}}) * \Delta t$$

* Δt – фитомасса на водосборной площади озера, ккал/м².

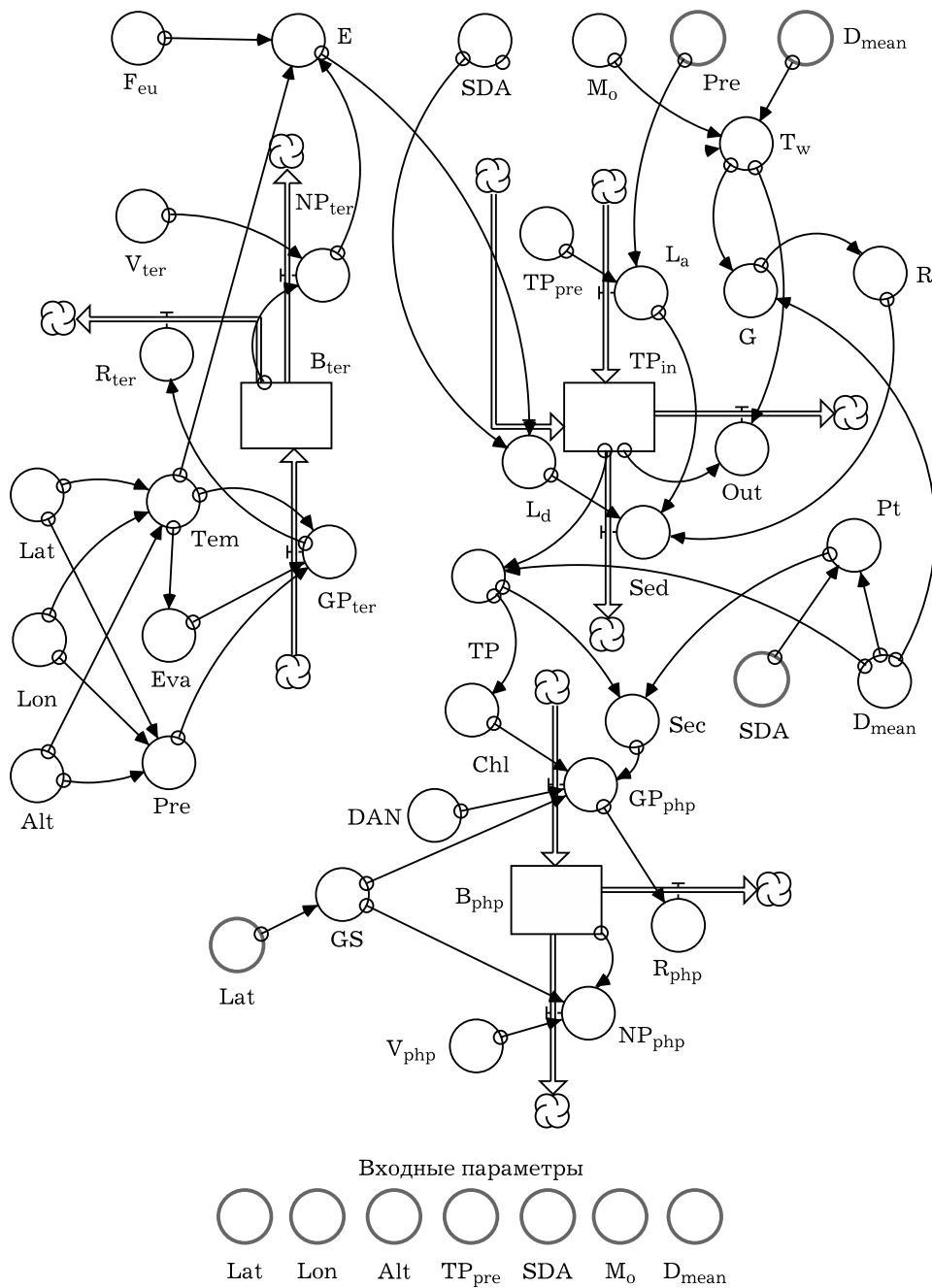


Рис. 1. Модель связи продукции фитопланктона с продукцией наземной растительности. Объяснение в тексте

INFLOWS:

$GP_{ter} = (IF (Eva > Pre) THEN (3000 * (1 - EXP (-0,000664 * Pre))) ELSE (3000/(1 + EXP (1,315 - 0,119 * Tem)))) * 4/0,6$ – валовая продукция наземной растительности, ккал/(м² · год), как функция годовой суммы осадков Pre или среднегодовой температуры воздуха Tem в зависимости от того, какой

фактор является лимитирующим – влага или тепло [Лит, 1974]. Показателем соотношения тепла и влаги служит индекс увлажнения Н. Н. Иванова. Принято, что если $Pre < Eva$, то GP_{ter} зависит от Pre, в противном случае GP_{ter} зависит от Tem. Коэффициенты: 4 – отношение калорийности к сухой массе растений, ккал/г; 0,6 – отношение чистой про-

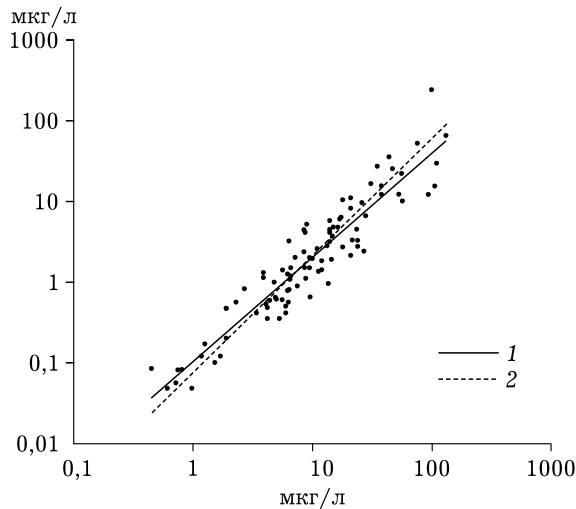


Рис. 2. Зависимость концентрации хлорофилла (ось ординат) от содержания фосфора (ось абсцисс). 1 – линия регрессии Chl по РР. Озера Монголии, Забайкалья, Карелии, Карельского перешейка, высокоширотное озеро на Земле Франца Иосифа, Баренцево море 69°16′–80°40′ с. ш. [Бульон, 1994, 1999]; 2 – линия регрессии Chl по ТР [Dillon, Rigler, 1974]

дукции к валовой величине [Моисеев, Алябина, 2004].

$E_{va} = 30 * (T_{em} + 10)$ – потенциальное испарение, или испарение с водной поверхности, мм/год, как функция среднегодовой температуры воздуха; рассчитано автором по: [Информационные ресурсы...].

$Pre = 1827 - 20,7 * Lat + 2,64 * Lon - 1,5 * Alt$ – годовая сумма осадков, мм/год, как функция географической широты, долготы и высоты над ур. м.; рассчитано автором по: [World Lake Database...].

$T_{em} = 37,2 - 0,53 * Lat - 0,043 * Lon - 0,0033 * Alt$ – среднегодовая температура воздуха, °C; рассчитано по: [World Lake Database...].

$Lat = 66,5^\circ$ с. ш. – географическая широта оз. Кривое.

$Lon = 33^\circ$ в. д. – долгота.

$Alt = 10$ – высота над ур. м., м

OUTFLOWS:

$NP_{ter} = B_{ter} * V_{ter}$ – чистая продукция наземной растительности, ккал/(м² · год).

$R_{ter} = 0,4 * GP_{ter}$ – траты энергии на дыхание и транспирацию, ккал/(м² · год).

$V_{ter} = 0,05$ – скорость оборота биомассы наземной растительности, год⁻¹ [Whittaker, Likens, 1975; Придня, Ромашин, 2003].

$TP_{in}(t) = TP_{in}(t - \Delta t) + (L_a + L_d - Sed - Out) * \Delta t$ – содержание фосфора под единицей площади озера, г/м².

INFLOWS:

$L_a = Pre * TP_{pre} / 1000$ – поступление фосфора в озеро с атмосферными осадками, г/(м² · год).

$L_d = E * SDA$ – поступление фосфора в озеро с водосборной площади, г/(м² · год).

$E = NP_{ter} * 0,1 * 0,002 * 0,02 * 2^{((T_{em} - 12)/10)}$ * F_{eu} – коэффициент экспорта фосфора с водосборной площади, г/(м² · год), как функция чистой продукции растительного покрова на водосборной площади и среднегодовой температуры воздуха. Коэффициенты: 0,1 – отношение массы органического углерода к ее калорийности; 0,002 – отношение Р : С в растительном материале; 0,02 – средняя для планеты доля выноса фосфора в водоемы из наземных экосистем с природным ландшафтом [Коплан-Дикс и др., 1985]. Интенсивность выноса фосфора зависит от скорости разложения продукции наземной растительности, следовательно, от температуры среды. Принято, что температурный коэффициент Вант-Гоффа $Q_{10} = 2$, а средняя для Северного полушария температура близка к 12 °C (рассчитано по: [World Lake Database...]). F_{eu} – фактор эвтрофирования озера, который при отсутствии антропогенной нагрузки равен 1.

$TP_{pre} = 0,006 - 0,011$ – содержание фосфора в атмосферных осадках, мкг/л [Лозовик, Потапова, 2006; Потапова, 2011].

$SDA = 4,2$ – удельный водосбор оз. Кривое.

OUTFLOWS:

$Sed = (L_a + L_d) * R$ – седиментация фосфора в донные отложения, г/(м² · год).

$Out = TP_{in} / T_w$ – потеря фосфора со стоком воды, г/(м² · год).

$R = 5 / (5 + G)$ – коэффициент седиментации фосфора [Håkanson, Boulion, 2002].

$T_w = D_{mean} / (0,0315 * M_o * SDA)$ – время пребывания воды, годы, как функция средней глубины озера, его удельного водосбора и модуля стока [Китаев, 2007].

$G = D_{mean} / T_w$ – гидравлическая нагрузка, м/год.

$D_{mean} = 12$ – средняя глубина озера, м.

$M_o = 10$ – модуль стока, л/(км² · с).

Фитопланктон

$B_{php}(t) = B_{php}(t - \Delta t) + (GP_{php} - NP_{php} - R_{php}) * \Delta t$ – биомасса фитопланктона в среднем за вегетационный сезон, ккал/м².

INFLOWS:

$GP_{php} = Chl * DAN * Sec * GS/100$ – валовая продукция фитопланктона, ккал/(м² · год).

$Chl = 0,075 * TP^{1,45}$ – концентрация хлорофилла в среднем за вегетационный сезон, мкг/л [Dillon, Rigler, 1974].

$Sec = 10^{(1,26 - 0,31 * LOG_{10}(Pt) - 0,36 * LOG_{10}(TP))}$ – прозрачность воды по диску Секки в среднем за вегетационный сезон, м [Nürnberg, Shaw, 1998].

$GS = -0,058 * Lat^2 + 0,549 * Lat + 365$ – длительность вегетационного сезона [Håkanson, Boulion, 2001, 2002].

$Pt = 23,2 * (SDA/D_{mean})^{0,62}$ – цветность воды, град [Бульон, 2007].

$TP = TP_{in}/D_{mean}$ – содержание общего фосфора в среднем за вегетационный сезон, мкг/л.

$DAN = 40$ – ассимиляционное число хлорофилла, мг С/(мг · сут).

OUTFLOWS:

$NP_{php} = B_{php} * V_{php} * GS$ – чистая продукция фитопланктона, ккал/(м² · год).

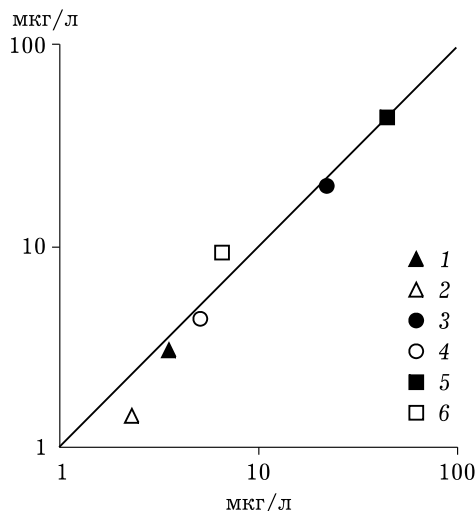


Рис. 3. Сравнение эмпирических (ось абсцисс) и прогнозируемых (ось ординат) концентраций хлорофилла в озерах Нарочь (1, 2), Мясстро (3, 4) и Баторино (5, 6). 1, 3, 5 – в период эвтрофирования озер (1970–1980 гг.), 2, 4, 6 – в период деэвтрофирования (в нулевые годы). Эмпирические данные по: [Экологическая система..., 1985; Михеева и др., 2006]

$R_{php} = 0,2 * GP_{php}$ – трата на дыхание, ккал/(м² · год).

$V_{php} = 0,3$ – скорость оборота биомассы фитопланктона, сут⁻¹.

Верификация модели проводилась по эмпирическим данным для трех озер Белоруссии – Нарочь, Мясстро и Баторино [Экологическая система..., 1985; Михеева и др., 2006; Бюллетень..., 2009]. С помощью рассмотренной модели спрогнозировано трофическое состояние озер на двух стадиях их функционирования, в годы эвтрофирования и последовавшие за ними годы деэвтрофирования, спровоцированного существенным снижением антропогенной нагрузки на эти озера вследствие организации на территории водосбора национального парка. Получено хорошее соответствие эмпирических и прогнозируемых с помощью модели значений Chl (рис. 3).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассчитанная по модели чистая продукция растительного покрова в зоне водосбора (2660 ккал/(м² · год)) не выходит за пределы данных, полученных для Северной Карелии (2000–3000 ккал/(м² · год)) с помощью космической съемки, экспериментов на лесных пробных площадях или разнообразных биоклиматических моделей (табл. 1).

Согласно модели, время воспроизводства наземного растительного покрова при удельной продукции 0,05 год⁻¹ составляет около 100 лет. По истечении этого срока достигается динамическое равновесие с внешней средой. При температуре 0,5 °С чистая равновесная продукция составляет около 2660 ккал/(м² · год). При повышении температуры на 1 °С продукция растительного покрова увеличится до 2930 ккал/(м² · год), примерно на ~10 %. При вариациях среднегодовой температуры в границах 0,5–1,5 °С, продукция растительного покрова варьирует относительно средней величины 2800 ккал/(м² · год) так, как это показано на рис. 4.

С помощью модели выполнен прогноз количества атмосферных осадков при двух значениях температурной аномалии – Δ0,5 и Δ1 °С (табл. 2). По первому сценарию годовая сумма осадков возрастет на 20 мм, по вто-

Параметры внешней среды в Северной Карелии

Параметр	Данные модели	Эмпирические данные	Источник
Чистая продукция наземной растительности, ккал/(м ² · год)	2660	2000–3000	[Schuur, 2003; Голубятников, Денисенко, 2004; Моисеев, Алябина, 2004; DataGraf.Net...]
Среднегодовая температура воздуха, °С	0,5	0–0,5	[Назарова, 2008; Кучеров и др., 2009]
Годовая сумма осадков, мм	523	520–550	[Литвиненко и др., 1998; Лозовик, Потапова, 2006; Назарова, 2008]
Испаряемость, мм	315	310	[Назарова, 2008]
Содержание фосфора в осадках, мг/л	0,006–0,039	0,006–0,011	[Лозовик, Потапова, 2006; Потапова, 2011]
Нагрузка атмосферным фосфором, г/(м ² · год)	0,003–0,020	0,0031	[Лозовик, Потапова, 2006]

рому – на 40 мм. Продолжительность вегетационного сезона увеличится, соответственно, на неделю и две недели. Из-за удлинения вегетационного сезона возрастет годовая продукция фитопланктона, соответственно, на 15 и 30 %.

Согласно натурным наблюдениям концентрация хлорофилла в оз. Кривое в разные годы составляла в среднем за вегетационный сезон 0,74 мкг/л при коэффициенте вариации 26 % [Максимов и др., 2009]. Эти оценки позволили реконструировать некоторые параметры экосистемы озера (табл. 3), в частности, концентрацию общего фосфора, которая составила 5 ± 1 мкг/л, суммарную фосфорную нагрузку с водосборной площади с и атмосферными осадками – $0,031 \pm 0,006$ г/(м² · год),

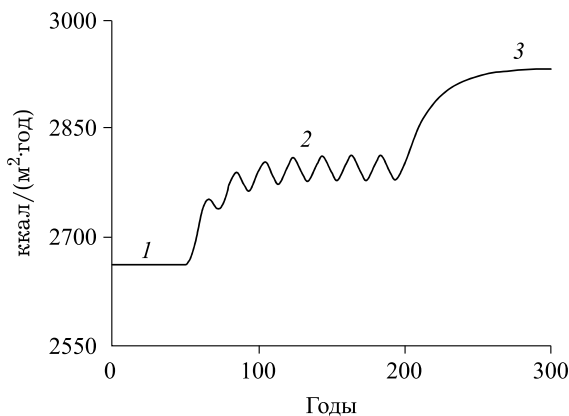


Рис. 4. Отклик продукции наземной растительности на изменение среднегодовой температуры воздуха (Тем), °С: 1 – 0,5; 2 – 0,5–1,5; 3 – 1,5

валовую продукцию фитопланктона – 200 ± 40 ккал/(м² · год).

Величины температурных аномалий для Северной Карелии незначительны [Назарова, 2008]: $\Delta T_{em} = +0,2$ °С (за 100 лет наблюдений, 1901–2000 гг.) и $+0,6$ °С (за 50 лет, 1951–2000 гг.). Анализ модели показал, что при таких изменениях прирост продукции фитопланктона в оз. Кривое из-за удлинения вегетационного сезона составит около 15 % (см. табл. 2).

Зависимость концентрации хлорофилла от содержания общего фосфора – центральная парадигма теории эвтрофирования озер. Р. Диллон и Ф. Риглер [Dillon, Rigler, 1974] описали эту связь в условиях дефицита фосфора, когда молярное соотношение $TN : TP \geq 20$.

Механизм этой связи заключается в том, что основная часть общего фосфора (его биологически доступная фракция), зарегистрированного в период весенней гомотермии, трансформируется к лету во взвешенную форму благодаря ассимиляционной активности фитопланктона. Если развитие фитопланктона не лимитируется фосфором или какая-то доля фосфора присутствует в недоступной для фитопланктона форме, в органическое вещество сестона будет включаться только часть общего фосфора, достаточно строго сопряженная с содержанием хлорофилла. По этой причине корреляция между Chl и взвешенным фосфором (PP) гипотетически должна соблюдаться при любом соотношении TN и TP. Такая точка зрения согла-

Т а б л и ц а 2

Прогноз годовой суммы осадков, длительности вегетационного сезона и годовой валовой продукции фитопланктона в оз. Кривое при разных значениях среднегодовой температуры воздуха

Тем, °С	Pre, мм	GS, сут	GP _{рhp} , ккал/(м ² · год)
0,5	523	145	152
1,0	543	152	173
1,5	564	159	198
Δ0,5	Δ20	Δ7,0	Δ21
Δ1,0	Δ41	Δ14	Δ46

П р и м е ч а н и е. Δ – прирост значений Тем, Pre, GS, GP_{рhp}.

Т а б л и ц а 3

Концентрация хлорофилла и общего фосфора, фосфорная нагрузка и валовая продукция фитопланктона за год в оз. Кривое. Результаты анализа модели

Параметр	Chl, мкг/л	TP, мкг/л	L _d + L _a , г P/(м ² · год)	GP _{рhp} , ккал/(м ² · год)
Среднее значение	0,74	4,9	0,031	200
Стандартное отклонение	0,19	0,9	0,006	39
Коэффициент вариации	26	18	18	20
Максимальное значение	1,05	6,3	0,040	264
Минимальное значение	0,50	3,8	0,024	152

суется с моделью В. Смита [Smith, 1982], согласно которой существует вполне определенная связь между PP и Chl, независимая от отношения TN : NP. Кроме того, PP ≈ TP при TN : TP > 30.

Анализ собственных материалов автора для разнотипных вод (в том числе морских), расположенных в разных точках планеты [Бульон, 1994, 1999], показал высокую корреляцию между Chl и PP (см. рис. 2):

$$\text{Chl} = 0,103 \text{ PP}^{1,29} \quad n = 95 \quad R^2 = 0,88.$$

Данная зависимость практически не отличается от уравнения регрессии Диллона и Риглера, поэтому она может рекомендоваться для оценки концентрации Chl в водоемах, когда содержание TP ниже порога чувствительности существующих методов его определения. Метод концентрации сестона на мембранные фильтры позволяет анализировать пробы воды с очень малым содержанием PP.

Оз. Кривое расположено у полярного круга, на 66,5° с. ш. Согласно модели, длительность вегетационного сезона на данной широте составляет 145 сут при среднегодовой температуре воздуха 0,5 °С. Если температуру среды увеличить на 0,5 °С (условно сместив озеро на 1° к югу) вегетационный сезон

станет длиннее на одну неделю, а валовая продукция фитопланктона за год возрастет примерно на 20 ккал/м², или на 15 % (см. табл. 2). Таким образом, из анализа модели следует, что экосистемы северных озер, отличающихся укороченным вегетационным сезоном, очень чувствительны даже к незначительным изменениям погодных условий.

Отклик продуктивности наземной экосистемы на изменение климатических факторов, в частности, температуры не является мгновенным. Для достижения равновесного состояния при новых внешних условиях требуются годы. Кроме того, продуктивность озера реагирует на изменение фосфорной нагрузки с водосборной площади с некоторой задержкой. Скорость реакции зависит от времени оборота воды в озере, которое составляет для оз. Кривое 9 лет.

На рис. 4 представлен прогноз многолетней динамики чистой продукции растительного покрова на водосборной площади оз. Кривое в связи с возможным изменением среднегодовой температуры воздуха. Принято, что на протяжении первых пятидесяти лет Тем = 0,5 °С, на отрезке времени 50–200 лет Тем изменяется каждые 10 лет от 0,5 до 1,5 °С, на отрезке времени 200–300 лет Тем

= 1,5 °С. Модель прогнозирует, что при варьировании T_{em} от 0,5 до 1,5 °С наземная растительность в силу ее инертности не успевает реализовывать свой продукционный потенциал и поэтому NP_{ter} слабо колеблется относительно уровня, задаваемого средней многолетней температурой среды.

Питание оз. Кривое на 30 % обеспечивается атмосферными осадками. Следовательно, нагрузка фосфором, содержащимся в осадках, оказывает значительное влияние на продукцию фитопланктона и в отличие от нагрузки с водосборной площади является быстро действующим фактором внешней среды. Анализ модели показал, что эмпирически установленные значения концентрации хлорофилла (0,5–1,1 мкг/л, в среднем за вегетационный сезон) возможны при суммарной фосфорной нагрузке 0,024–0,040 г/(м² · год), нагрузке атмосферным фосфором 0,003–0,020 г/(м² · год), содержании фосфора в осадках 0,006–0,039 мкг/л.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере оз. Кривое описана зависимость продуктивности озерных экосистем от продукции наземной растительности на водосборной площади в виде динамической масс-балансовой модели. Доказывается, что экосистемы суши и озер функционируют как единое целое.

Предложенная модель – универсальна, так как она базируется на общих закономерностях функционирования водных и наземных экосистем, расположенных в разнообразных географических и климатических зонах. Выявлены ключевые факторы среды, ставшие входными параметрами модели: географические координаты (широта, долгота и высота над уровнем моря), содержание фосфора в атмосферных осадках, удельный водосбор, модуль стока и средняя глубина озера. Модель находится на стадии развития и будет совершенствоваться и уточняться в деталях, но уже сейчас становится ясно, что с учетом специфики региональных условий она может стать хорошим инструментом реконструкции недостающих данных и экспертной оценки состояния экосистем.

Показано, что при естественных межгодовых колебаниях биогенной нагрузки и благодаря отсутствию антропогенного воздействия, оз. Кривое, послужившее экспериментальным водоемом для испытания модели, на протяжении более 40 лет сохраняет статус олиготрофного водоема.

Работа выполнена при частичной поддержке темы ОБН № 01201351192 и гранта РФФИ № 14-04-00207.

ЛИТЕРАТУРА

- Ащепкова Л. Я. Применение программного пакета Stella для моделирования сложных систем. Владивосток: ДВГУ, 2002. 27 с.
- Биологическая продуктивность северных озер / под ред. Г. Винберга. Л.: Наука, 1975. Т. 1. 228 с.
- Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
- Бульон В. В. Взаимоотношения между фитопланктоном и бактериями и их реакция на содержание фосфора в воде (на примере озер Карельского перешейка) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1999. Т. 279. С. 115–134.
- Бульон В. В. Влияние географических факторов на первичную продукцию озерных и наземных экосистем // Водн. ресурсы. 2007. Т. 34, № 5. С. 565–572.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2008) / под ред. А. П. Остапени. Минск: БГУ, 2009. 107 с.
- Гиляров А. М. Жизнь в озерах поддерживают наземные экосистемы // Природа. 2004. № 7. С. 84–85.
- Голубятников Л. Л., Денисенко Е. А. Влияние климатических изменений на продуктивность растительного покрова Европейской России // Использование и охрана природных ресурсов в России. Бюл. Мин-ва прир. ресурсов РФ. 2004. № 1. С. 78–85.
- Информационные ресурсы по биоразнообразию. <http://www.sci.aha.ru/biodiv>
- Исаченко А. Г. Основные вопросы физической географии. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1953. 391 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Клековский Р. З., Меншуткин В. В. Экологическое моделирование на языке Stella. Междунар. экол. центр Польской акад. наук, Дзеканов Лесны, 2003. 159 с.
- Коплан-Дикс И. С., Назаров Г. В., Кузнецов В. К. Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 182 с.
- Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В., Гимельбрант Д. Е., Максимов А. И., Максимова Т. А. Сосновые леса и редколесье Карельского берега Белого моря (Республика Карелия) // Тр. КНЦ РАН. 2009. № 4. С. 30–52.
- Лит Х. Моделирование первичной продуктивности Земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23.
- Литвиненко А. В., Филатов Н. Н., Лозовик П. А., Карпечко В. А. Региональная экология: эколого-экономические основы рационального использования водных ресурсов Карелии // Инженерная экология. 1998. № 6. С. 3–13.

- Лозовик П. А., Потапова И. Ю. Поступление химических веществ с атмосферными осадками на территории Карелии // Водн. ресурсы. 2006. Т. 33, № 1. С. 111–118.
- Максимов А. А., Березина Н. А., Голубков С. М., Умнова Л. П. Арктическое колебание и изменение в экосистеме северного озера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2009. С. 343–348.
- Меншуткин В. В. Искусство моделирования. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2010. 419 с.
- Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Лукьянова Е. В. Показатели количественного развития и функционирования фитопланктона Нарочанских озер в разные периоды эволюции их трофического статуса // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 199–211.
- Моисеев Б. Н., Алябина И. О. Оценка потоков и баланс органического углерода в основных биомах России. Использование и охрана природных ресурсов в России // Бюл. Мин-ва прир. ресурсов РФ. 2004. № 1. С. 61–69.
- Назарова Л. Е. Изменчивость гидрологических характеристик водосбора Онежского озера под влиянием климатических воздействий: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2008. 24 с.
- Никулина В. Н. Фитопланктон озера Кривого (Северная Карелия) по многолетним исследованиям // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: Кольский НЦ РАН, 2014. С. 201–204.
- Потапова Ю. И. Роль атмосферных осадков в формировании химического состава поверхностных вод Карелии // Тр. КНЦ РАН. 2011. № 4. С. 134–137.
- Придня М. В., Ромашин А. В. Исследования развития лесных экосистем водосборов на основе моделей // Электрон. журн. "Исследования в России". 2003. № 113. С. 1422–1431.
- Экологическая система Нарочанских озер / под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Университетское, 1985. 303 с.
- Brylinsky M., Mann K. H. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs // *Limnol. Oceanogr.* 1973. Vol. 18, N 1. P. 411–453.
- DataGraf.Net. <http://www.sci.aha.ru/cgi-bin/mapdat>
- Dillon P. J., Rigler F. H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1974. Vol. 19, N 5. P. 767–773.
- Häkanson L., Boulion V. V. A practical approach to predict the duration of the growing season for European lakes // *Ecol. Model.* 2001. Vol. 140. P. 235–245.
- Häkanson L., Boulion V. V. The Lake Foodweb – Modelling Predation and Abiotic/Biotic Interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
- Lieth H. Primary production terrestrial ecosystems // *Human Ecol.* 1972. Vol. 1. P. 303–332.
- Nürnberg G. K., Shaw H. Productivity of clear and humic lakes: nutrients, phytoplankton, bacteria // *Hydrobiologia.* 1998. Vol. 382, N 1–3. P. 97–112.
- Rosenzweig M. L. Net primary production of terrestrial communities, prediction from climatological data // *Amer. Nat.* 1968. Vol. 102. P. 67–74.
- Schindler D. W. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwater // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23, N 3. P. 478–486.
- Schuur E. A. G. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation // *Ecology.* 2003. Vol. 84, N 5. P. 1165–1170.
- Smith V. H. The nitrogen and phosphorus dependency of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1982. Vol. 27, N 6. P. 1101–1112.
- Straškraba M. The effects of physical variables on freshwater production: analyses based on models // *The functioning of freshwater ecosystems.* Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 13–84.
- Whittaker R. H., Likens G. E. The biosphere and man // *Primary production of the biosphere.* B.: Springer-Verlag, 1975. P. 305–328.
- World Lake Database. <http://www.ilec.or.jp/database>

Effect of Geographical Factors on Biological Productivity of Lake Ecosystems: Modelling and Forecast

V. V. BOULION

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

Based on the example of Krivoye Lake (North Karelia) dependence of productivity of lake ecosystems on geographical, climatic conditions, and drainage terrestrial production is described in the form of dynamic mass-balance model. A model algorithm is presented. It has been concluded that at natural interannual fluctuations of nutrient loads and owing to absence of anthropogenic influence Krivoye Lake has been keeping the status of oligotrophic waterbody over more than 40 years.

Key words: environmental factors, primary production of terrestrial and aquatic ecosystems, modeling of substance and energy streams.