

## Главный фактор, определяющий динамику озерной экосистемы при избыточной нагрузке биогенами (на примере Нарочанских озер)

Т. И. КАЗАНЦЕВА<sup>1, 3\*</sup>, Б. В. АДАМОВИЧ<sup>2</sup>, А. Ф. АЛИМОВ<sup>1</sup>, Т. М. МИХЕЕВА<sup>2</sup>, Т. В. ЖУКОВА<sup>2</sup>,  
Р. З. КОВАЛЕВСКАЯ<sup>2</sup>, В. Н. СОЛНЦЕВ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН  
199034, С.-Петербург, Университетская наб., 1

<sup>2</sup>Белорусский государственный университет  
220030, Минск, просп. Независимости, 4

<sup>3</sup>ФГБУ “Национальный медицинский исследовательский центр  
им. В. А. Алмазова” Минздрава России  
197341, С.-Петербург, ул. Аккуратова, 2  
\*E-mail: tamara.kazantseva@zin.ru

Статья поступила 06.05.2019

После доработки 17.05.2019

Принята к печати 21.05.2019

### АННОТАЦИЯ

Система Нарочанских озер, включающая в себя эвтрофное оз. Баторино, мезотрофное оз. Мясро и олиго-мезотрофное оз. Нарочь, послужила модельным объектом для исследования вопроса, от чего в первую очередь зависит состояние конкретной озерной экосистемы, находящейся в условиях переменной нагрузки биогенами. В период 1970 – 2000-х годов эти озера прошли этапы антропогенного эвтрофирования, деэвтрофирования и бентификации. Совокупность непрерывных рядов среднесезонных значений восьми параметров каждого озера за 1978–2015 гг. проанализирована методами главных компонент и сингулярного спектрального анализа (SSA, или “Гусеница”). В рассмотрение принята рассчитанная ранее по этим же данным динамика индекса трофности каждого озера. Сопоставление результатов позволило интерпретировать первую главную компоненту, которая определила состояние экосистем озер Баторино, Мясро и Нарочь соответственно на 63, 65 и 43 %, как устойчивость озерной экосистемы в условиях переменной биогенной нагрузки, находящуюся в обратной зависимости от трофности водоема.

**Ключевые слова:** озерные экосистемы, многолетняя динамика, устойчивость, трофический статус, метод главных компонент, метод SSA, интерпретация главного фактора, Нарочанские озера.

Анализ долговременных рядов значений различных характеристик экосистем в настоящее время становится одним из основных способов выявления общеэкологических закономерностей [Крогиус и др., 1987; Anneville et al., 2002; George et al., 2007; Остапеня и др., 2012; Lake Kinneret..., 2014; Oneida Lake..., 2016; Adamovich et al., 2017; Kovalenko et al., 2018]. Кроме сравнительно ясно просматриваемых трендов, демонстрирующих мно-

голетние тенденции в изменении отдельных характеристик сообщества или экосистемы, наблюдаемая динамика этих характеристик отражает действие различных циклических процессов, происходящих в экосистеме.

К настоящему времени в результате многолетнего мониторинга накоплены данные по динамике основных гидрохимических и гидробиологических показателей экосистем некоторых водоемов [Остапеня и др., 2012; Lake Kinneret..., 2014; Oneida Lake..., 2016; Burlakova et al., 2018]. Это позволяет перейти к выявлению основных закономерностей развития водной экосистемы, используя более тонкие методы анализа достаточно длинных непрерывных рядов значений измеренных показателей. В частности, методом Singular Spectrum Analysis (SSA, или “Гусеница”) можно разложить временной ряд на долговременный тренд, циклические составляющие разных периодов и амплитуд и остаток, не поддающийся разложению [Zhigljavsky, Golyandina, 2013]. Это дает возможность сопоставить обнаруженные тренды и циклы в динамике различных параметров и таким образом более доказательно обсуждать влияние конкретных факторов на экосистему. Другой полезный метод – это факторный анализ методом главных компонент [Айвазян и др., 1989; Jolliffe, 2002], позволяющий свести динамику совокупности любого количества реальных параметров экосистемы к динамике нескольких новых условных переменных (главных компонент), которые практически полностью описывают поведение исходных рядов. В соответствии с логикой построения [Jolliffe, 2002] метод главных компонент автоматически создает ортогональные, т. е. статистически независимые, переменные, что позволяет интерпретировать их независимо друг от друга. Проблема заключается

в том, чтобы найти правильную интерпретацию главных компонент и тем самым установить те явления или обстоятельства (главные факторы), от которых в наибольшей степени зависело изменение состояния экосистемы в рассматриваемый период времени.

Удобным объектом для подобных исследований является система Нарочанских озер (Республика Беларусь). Три озера разных морфометрии и степени трофности расположены в одном географическом регионе, соединены между собой протоками и находятся под влиянием одних и тех же климатических условий. Поэтому причину наблюдающихся различий в значениях биотических показателей этих озер и тенденциях их изменения следует искать в свойствах самих экосистем [Каратаев, Бурлакова, 1995; Остапеня и др., 2012; Жукова, 2013а, б; Адамович и др., 2015, 2016; Adamovich et al., 2017]. Задачей данного исследования является выявление “главного фактора”, который в наибольшей степени определяет долгосрочное развитие озерной экосистемы, находящейся в условиях переменной биогенной нагрузки.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы, проанализированные в данной работе, получены в результате многолетних исследований гидроэкологов Белорусского государственного университета. С 1978 г. проводится мониторинг основных характеристик трех Нарочанских озер. Результаты мониторинга с 1999 г. публикуются в ежегодных выпусках “Бюллетеня экологического состояния озер...” [1999–2018].

Озера Нарочь, Мясстро и Баторино, образующие единую озерную экосистему, существенно различаются как по морфометрическим и гидрологическим характеристикам (табл. 1), так и по степени трофности. Троф-

Т а б л и ц а 1  
Основные характеристики Нарочанских озер (по: [Жукова, 2013а])

Показатель	Баторино	Мясстро	Нарочь
Площадь водного зеркала, км <sup>2</sup>	6,3	13,1	79,6
Объем водной массы, 10 <sup>6</sup> м <sup>3</sup>	18,7	70,0	710,4
Глубина средняя, м	3,0	5,4	8,9
Глубина максимальная, м	5,5	11,3	24,8
Время водообмена, год	1,0	2,5	10–11
Площадь общего водосбора, км <sup>2</sup>	92,5	133,1	279,0
Удельный водосбор	14,7	10,2	3,5

ность водоемов снижается от первого в каскаде оз. Баторино к последнему – Нарочь. В 60-х годах прошлого века оз. Нарочь имело статус мезотрофного, оз. Мястро – слабоэвтрофного и оз. Баторино – сильноэвтрофного водоема [Остапеня и др., 1973]. В конце 70-х годов произошло заметное антропогенное эвтрофирование всех трех озер, которое в период 1983–1991 гг. остановлено принятыми мерами по снижению внешней фосфорной нагрузки на экосистему [Жукова, 2013а; Жукова, Остапеня, 2000]. Кроме того, в середине 80-х годов в Нарочанские озера, начиная с оз. Баторино, вселился двустворчатый моллюск-фильтратор *Dreissena polymorpha* Pallas. В сочетании со снижением биогенной нагрузки это дало толчок к развитию процесса бентификации озер, который характеризуется переключением продукционных потоков от планктонных сообществ к бентосным и перифитонным при сохранении продукционного уровня экосистемы в целом [Остапеня и др., 2012].

В настоящее время Нарочь имеет статус олиго-мезотрофного озера, Мястро – мезотрофного и Баторино – эвтрофного [Адамович и др., 2016; Adamovich et al., 2017].

В многолетнем мониторинге гидрохимические и биологические параметры анализируются на основе интегральной пробы воды, отражающей средний состав водной массы. Для получения интегральной пробы определенные квоты воды отбираются на шести горизонтах (0,5; 3; 6; 8; 12 и 16 м) в оз. Нарочь, четырех (0,5; 4; 7 и 9 м) – в оз. Мястро и трех (0,5; 3 и 5 м) – в оз. Баторино. В общей пробе объем воды, отобранной с указанных горизонтов, пропорционален доле, которую составляет данный слой в общем объеме озера в соответствии с данными батиметрии. Для анализа использовали ряды среднесезонных значений следующих восьми характеристик экосистемы каждого озера за 1978–2015 гг. (табл. 2): концентрация общего фосфора ( $P_{tot}$ , мг·л<sup>-1</sup>), биохимическое потребление кислорода за 5 суток ( $BOD_5$ , мг O<sub>2</sub>·л<sup>-1</sup>), концентрация хлорофилла *a* ( $Chl\ a$ , мкг·л<sup>-1</sup>), биомасса фитопланктона ( $B_{phyto}$ , мг·л<sup>-1</sup>), биомасса зоопланктона ( $B_{zoo}$ , мг·л<sup>-1</sup>), концентрация сестона ( $Seston$ , мг·л<sup>-1</sup>). Скорость продукционных ( $A_{opt}$ , мг С·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup>) и деструкционных ( $D_{opt}$ , мг С·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup>) процессов оценена на основе измерений первичной продукции и аэробной деструкции в ин-

тегральных пробах воды, экспонируемых на глубине оптимального фотосинтеза (30–50 см). Величина  $A_{opt}$  может использоваться для приближенной оценки первичной продукции в столбе воды [Vollenweider, 1976; Бульон, 1983, 1994].

Отбор проб воды проводили с помощью двухлитрового батометра Рутнера в глубоководной зоне озер на станциях и горизонтах постоянных наблюдений 1–3 раза в месяц во время вегетационного сезона. В зависимости от погодных условий первый отбор проводили в апреле или мае, последний – в октябре.  $P_{tot}$  определяли путем минерализации нефилтрованной воды с персульфатом калия в кислой среде на водяной бане [Руководство..., 1977], а концентрацию сестона – гравиметрическим методом [Методы..., 1980].  $BOD_5$  оценивали по убыли растворенного в воде кислорода при инкубации озерной воды в темноте в течение 5 суток при 20 °С [Унифицированные методы..., 1973]. При определении концентрации  $Chl\ a$  использовали спектрофотометрический метод с экстракцией пигментов в 90%-м растворе ацетона без коррекции на присутствие феопигментов ( $Chl\ a$ ) [SCOR-UNESCO..., 1966]. Для оценки  $B_{phyto}$  использовали пробы объемом 0,5 л, фиксированные методом Утермеля в модификации Т. М. Михеевой [1989]. Индивидуальную массу клеток рассчитывали методом геометрического подобия, плотность и биомассу фитопланктона – стандартным счетно-объемным методом [Михеева, 1999; Hillebrand et al., 1999]. Существенных различий между литоральной и пелагической зонами по составу фитопланктона и показателям его количественного развития не отмечено [Михеева, Лукьянова, 2004, 2008]. Зоопланктон брали планктонной сетью Апштейна с диаметром ячеек 64 мкм и фиксировали в 4%-м растворе формалина. Количество организмов подсчитывали в двух повторностях для каждой пробы. Массу рачков рассчитывали по длине тела, массу коловраток – путем приравнивания формы тела к определенным геометрическим фигурам. Удельный вес организмов принят равным 1 мг·мм<sup>-3</sup> [Балушкина, Винберг, 1979].  $A_{opt}$  и  $D_{opt}$  оценивали скляночным методом в кислородной модификации [Винберг, 1960]. Принимали, что 1 г O<sub>2</sub> эквивалентен 0,375 г С.

## Средние за вегетационный сезон значения характеристик экосистемы Нарочанских озер

Год	$P_{tot}$	Seston	$B_{phyto}$	$B_{zoo}$	$BOD_5$	$Chl\ a$	$A_{opt}$	$D_{opt}$
		мг·л <sup>-1</sup>			мг O <sub>2</sub> ·л <sup>-1</sup>	мкг·л <sup>-1</sup>	мг C·м <sup>-3</sup> ·сут <sup>-1</sup>	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
оз. Баторино								
1978	0,1	18,27	17,75	7,73	3,43	61,61	<b>374,66</b>	<b>278,16</b>
1979	0,083	20,74	23,72	7,02	4,07	66,92	431,67	308,33
1980	0,076	17,91	<b>21,53</b>	2,09	3,65	75,08	376,67	308,33
1981	0,081	15,9	23,38	2,89	3,91	45,17	285,56	198,89
1982	0,088	13,17	12,71	3,35	3,51	30,93	205	155
1983	0,107	12,59	23,16	4,41	3,8	79,22	381,67	324,44
1984	0,089	16,62	14,79	7,08	3,31	62,35	375,56	288,89
1985	0,105	20,37	<b>20</b>	7,87	3,34	51,32	336,67	256,67
1986	0,056	17,53	<b>18,79</b>	3,96	3,21	29,14	192,64	154,23
1987	0,076	17,87	<b>20,11</b>	5,69	3,31	33,36	225,33	156
1988	0,063	14,57	<b>19,77</b>	4,31	3,5	25,34	162,78	117,22
1989	0,063	14,67	<b>18,9</b>	5,58	3,48	24,19	156,67	131,11
1990	0,047	14,67	<b>18,21</b>	3,46	3,18	17,35	113,33	90
1991	0,048	8,38	9,64	2,79	2,91	11	237,62	206,67
1992	0,039	6,21	11,66	2,68	2,76	8,54	242,22	150
1993	0,04	8,13	12,66	1,58	2,53	9,15	224,44	131,67
1994	0,047	9,04	15,19	0,36	2,63	13,25	218,57	162,86
1995	0,043	9,85	14,98	2,22	2,52	11,28	243,38	160
1996	0,039	9,92	13,01	0,63	2,64	10,12	260,56	205
1997	0,039	9,92	10,46	3,13	2,64	10,12	207,78	152,78
1998	0,036	8,14	8,85	2,14	2,17	9,26	228,89	132,78
1999	0,05	11,02	7,81	1,36	2,26	7,19	394,8	160,8
2000	0,036	5,1	3,21	1,33	2,23	4,68	272	132
2001	0,036	9,34	6,38	1,58	2,15	7,13	371,4	218,4
2002	0,038	10,82	17,28	1,67	2,86	14,1	445	180
2003	0,03	5,5	3,35	1,22	2,55	8,53	322	200
2004	0,035	8,91	13,25	<b>1,73</b>	2,17	11,34	327	117,6
2005	0,031	7,51	13,67	<b>0,88</b>	2,28	14,92	533	158
2006	0,029	4,75	4,46	<b>0,81</b>	2,31	10,63	423	228
2007	0,032	7,14	9,21	0,69	2,17	10,73	379	132
2008	0,039	7,87	6,41	1,7	1,91	8,51	385	138,5
2009	0,034	6,35	11,31	1,92	1,79	7,3	338,5	138
2010	0,029	6,01	10,45	1,5	2,11	8,73	463	147,5
2011	0,029	7,04	5,34	3,18	1,74	7,69	381	136,5
2012	0,033	8,55	8,08	1,84	2,07	8,67	391	171,5
2013	0,023	6,38	6,74	2,31	1,72	8,07	325	128,5
2014	0,032	7,07	4,25	4,1	1,75	7,24	350	153,5
2015	0,036	7,6	6,01	4,9	1,68	8,33	296,5	113,5
оз. Мясро								
1978	0,058	7,01	9,00	2,91	2,31	24,65	234,81	225,93
1979	0,039	6,75	5,93	2,83	2,18	20,88	179,63	166,05
1980	0,069	6,87	12,72	2,27	2,11	29,09	243,70	203,33
1981	0,060	5,22	8,79	3,47	2,14	19,23	154,94	147,53
1982	0,071	7,54	9,21	3,00	2,40	18,54	155,25	148,46
1983	0,065	5,48	5,76	2,86	1,93	29,06	200,93	185,19
1984	0,052	5,42	11,48	1,39	1,84	22,58	202,47	181,48
1985	0,049	5,81	<b>7,95</b>	1,59	1,70	15,71	147,22	121,60
1986	0,035	4,64	<b>4,94</b>	3,26	1,96	11,51	128,52	98,15
1987	0,041	7,65	<b>10,07</b>	3,01	2,09	17,59	142,96	145,56
1988	0,037	6,26	<b>7,80</b>	2,86	1,90	14,19	126,85	108,95
1989	0,037	5,07	<b>6,51</b>	2,30	1,48	8,99	106,48	101,54
1990	0,024	2,45	<b>2,47</b>	1,46	1,15	5,93	60,19	59,57
1991	0,031	2,08	2,34	1,30	0,98	4,74	105,56	71,30
1992	0,035	1,94	3,88	1,36	1,36	7,18	159,79	91,48
1993	0,036	2,12	2,59	0,98	1,54	2,90	118,52	144,07
1994	0,039	1,07	1,00	0,33	1,35	2,09	125,66	100,00

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1995	0,036	1,32	1,23	1,91	0,97	4,97	120,37	95,93
1996	0,033	2,28	3,83	0,41	1,67	3,85	160,19	204,63
1997	0,035	1,81	1,96	1,60	1,26	3,40	111,11	147,22
1998	0,032	2,30	0,93	1,51	1,29	4,77	131,17	103,70
1999	0,039	2,19	1,20	0,87	1,63	4,50	322,00	131,00
2000	0,030	1,54	1,12	1,51	1,20	2,14	166,00	66,00
2001	0,034	2,31	2,30	1,63	1,43	5,56	230,00	113,00
2002	0,032	1,94	1,27	1,79	1,71	4,07	236,00	97,00
2003	0,029	2,15	2,20	1,30	1,45	3,44	183,00	96,00
2004	0,019	2,32	2,45	<b>1,78</b>	1,46	6,68	247,00	79,20
2005	0,035	2,38	2,91	<b>1,45</b>	1,47	6,48	290,00	105,00
2006	0,036	2,99	3,74	<b>1,64</b>	1,72	5,42	218,00	117,00
2007	0,029	2,17	2,17	1,35	1,35	3,33	196,00	83,00
2008	0,043	1,61	2,28	1,48	1,13	2,68	209,50	87,00
2009	0,048	1,98	3,58	1,55	1,17	4,09	255,50	78,60
2010	0,055	3,31	8,45	1,49	1,51	6,87	286,00	89,00
2011	0,032	2,52	4,06	1,71	1,00	4,84	230,50	66,50
2012	0,027	2,76	5,06	1,83	0,92	4,95	233,00	73,50
2013	0,023	1,95	2,00	1,80	1,40	3,87	199,50	100,00
2014	0,027	2,24	1,85	1,78	0,95	2,99	182,00	68,00
2015	0,032	2,41	4,79	1,64	1,48	6,08	219,60	84,50
оз. Нарочь								
1978	<b>0,029</b>	2,37	0,84	1,29	1,19	5,50	57,93	44,30
1979	0,023	1,49	0,62	0,68	0,82	4,82	55,35	52,72
1980	0,029	1,50	1,57	0,56	1,08	5,65	53,11	56,22
1981	0,035	1,88	2,45	1,19	1,14	2,68	28,67	29,78
1982	0,031	1,98	1,50	1,30	1,04	3,52	37,78	36,11
1983	0,037	1,99	1,41	1,54	1,07	5,77	63,89	58,70
1984	0,025	1,40	1,80	0,55	0,85	5,89	64,07	61,67
1985	0,035	1,79	<b>1,48</b>	0,78	1,01	5,95	65,74	62,41
1986	0,015	1,52	<b>1,34</b>	1,22	1,15	3,07	44,00	40,22
1987	0,015	2,15	<b>1,87</b>	1,02	1,32	4,54	50,83	53,06
1988	0,017	1,85	<b>1,52</b>	1,30	1,01	5,20	56,11	56,85
1989	0,017	1,88	<b>1,36</b>	1,56	1,16	5,27	71,85	58,15
1990	0,014	1,45	<b>1,40</b>	0,65	1,04	3,10	36,11	32,41
1991	0,017	1,18	3,41	0,80	0,93	2,28	50,32	51,90
1992	0,015	0,78	1,41	0,45	1,16	2,07	62,59	57,41
1993	0,016	0,75	0,66	1,10	1,27	1,18	50,00	51,75
1994	0,015	0,73	0,81	0,70	0,97	1,59	47,46	49,21
1995	0,015	0,67	0,72	0,29	0,73	1,23	37,59	37,59
1996	0,014	0,84	0,78	0,13	0,95	1,33	55,93	54,81
1997	0,018	0,60	0,22	0,52	0,86	1,02	59,81	48,52
1998	0,015	0,89	0,48	0,49	0,89	1,58	48,52	49,07
1999	0,019	0,79	0,61	0,53	1,15	1,30	59,00	78,50
2000	0,015	0,60	0,51	0,63	1,01	0,83	80,50	39,50
2001	0,013	0,59	0,58	0,46	1,01	0,57	69,00	43,20
2002	0,015	1,04	0,84	0,52	1,43	1,98	119,57	60,40
2003	0,014	1,08	0,76	0,61	1,16	1,76	105,50	76,50
2004	0,019	1,04	1,27	<b>0,63</b>	0,99	1,61	83,50	42,90
2005	0,015	1,09	1,57	<b>0,59</b>	0,94	2,30	101,50	51,30
2006	0,013	0,89	1,14	0,82	1,34	1,29	95,50	91,50
2007	0,014	0,98	1,62	0,47	1,13	1,54	71,50	58,00
2008	0,017	0,70	0,96	0,31	0,84	1,13	65,25	38,75
2009	0,014	0,72	0,86	0,58	0,70	0,98	84,75	59,63
2010	0,016	1,03	1,48	0,57	0,77	1,26	89,25	68,40
2011	0,012	0,95	1,31	0,90	0,68	1,53	95,50	70,50
2012	0,012	0,78	1,52	0,49	0,60	1,07	70,00	36,50
2013	0,011	0,90	1,01	0,69	0,66	1,31	78,50	43,00
2014	0,013	0,74	1,16	0,78	0,74	0,99	90,50	60,50
2015	0,012	1,00	1,77	0,79	0,78	1,33	90,50	57,00

П р и м е ч а н и е.  $P_{\text{tot}}$  – концентрация общего фосфора;  $BOD_5$  – биохимическое потребление кислорода за 5 суток;  $Chl a$  – концентрация хлорофилла  $a$ ;  $V_{\text{phyto}}$  – биомасса фитопланктона;  $A_{\text{opt}}$  – суточная первичная продукция на глубине оптимального фотосинтеза;  $D_{\text{opt}}$  – суточная деструкция на глубине оптимального фотосинтеза;  $V_{\text{zoo}}$  – биомасса зоопланктона. Выделены значения, восстановленные методом множественной регрессии.

Имевшиеся пробелы в данных по некоторым показателям в отдельные годы восполнены нами методом множественной регрессии [Дрейпер, Смит, 2007].

Факторный анализ методом главных компонент применен к семи биотическим показателям экосистемы каждого озера. Параметр  $P_{tot}$  не участвовал в анализе, так как именно избыточное поступление биогенов, в частности фосфора, с площади водосбора каждого озера стало причиной антропогенного эвтрофирования Нарочанских озер. Анализ проведен на основе корреляционной матрицы исходных переменных.

Динамика всех восьми перечисленных показателей разложена методом SSA на долговременные тренды и циклические составляющие. Суть метода SSA и порядок его применения описаны на примере оз. Нарочь в нашей предыдущей публикации [Казанцева и др., 2018]. Такому разложению была подвергнута и динамика главных компонент, выделенных для каждой экосистемы.

При интерпретации первой главной компоненты учитывалась динамика трофического состояния Нарочанских озер на протяжении 1978–2013 гг. [Адамович и др., 2016]. Трофность водоема (TSI) оценивали как среднюю арифметическую трех предложенных Р. Карлсоном [Carlson, 1977] безразмерных индексов, вычисленных по значениям концентрации хлорофилла  $a$  (Chl  $a$ ), концентрации общего фосфора ( $P_{tot}$ ) и прозрачности воды (SD), измеренных в одно и то же время в одних и тех же условиях. Значение SD определяли по белому диску Секки диаметром 30 см. Опыт применения индекса Карлсона для оценки трофического статуса различных водоемов [Baban, 1996; Matthews et al., 2002; Jarosiewicz et al., 2011; Nawrocka, Kobes, 2011] показал, что наиболее объективные оценки получаются при использовании именно этих трех индексов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 1–3 частично представлены результаты разложения методом SSA кривых, отображающих изменение выбранных параметров трех Нарочанских озер в период 1978–2015 гг. На фоне исходных кривых показаны тренды и циклические составляющие, кото-

рые внесли наибольший вклад в динамику соответствующего параметра. Численные значения периодов наиболее значимых колебаний, а также вклады этих колебаний и трендов в динамику параметра приведены в табл. 3. Для всех параметров каждого озера отмечены и другие колебания разных периодов от медленных (7–14 лет) до быстрых (2–4 года), однако их вклад в динамику параметра существенно меньше.

При естественной разнице абсолютных значений рассматриваемых показателей, убывающих по мере снижения трофности водоема от Баторино к Нарочи, характер изменения трендов большинства показателей во всех озерах одинаков (см. рис. 1–3). Почти все они снижались вслед за уменьшением концентрации общего фосфора, при этом тренд  $A_{opt}$  возрастал. Некоторые различия наблюдались также в поведении тренда деградации ( $D_{opt}$ ) и биохимического потребления кислорода за 5 суток ( $BOD_5$ ). Тренды вносили от 78 % ( $B_{phyto}$  оз. Нарочь) до 99 % ( $BOD_5$  оз. Баторино) вклада в изменение параметра.

Гораздо больше различий отмечено между доминирующими циклическими составляющими динамики одноименных параметров Нарочанских озер. У многих параметров доминируют очень медленные колебания с периодами, близкими к 22 годам. В наибольшей степени это относится к среднему по глубине и трофности оз. Мястро. В наиболее трофном и мелком оз. Баторино обращают на себя внимание составляющие динамики биомассы фитопланктона, которая на 93 % определяется убывающим трендом, и только на 2 % – колебанием с периодом 8 лет при общем 5%-м вкладе всех колебаний. В то же время для  $B_{phyto}$  озер Мястро и Нарочь отмечен наибольший суммарный вклад колебаний в динамику этого параметра (соответственно 12 и 15 %), а период доминирующего колебания равен 20 и 22 годам (см. табл. 3). Наибольшее разнообразие периодов доминирующих колебаний различных показателей наблюдается в наименее трофном и наиболее глубоком оз. Нарочь.

В результате анализа методом главных компонент данных о динамике семи показателей для экосистемы каждого озера установлены семь главных компонент, описывающих поведение экосистемы. Каждая главная компонента интерпретируется как некий глав-

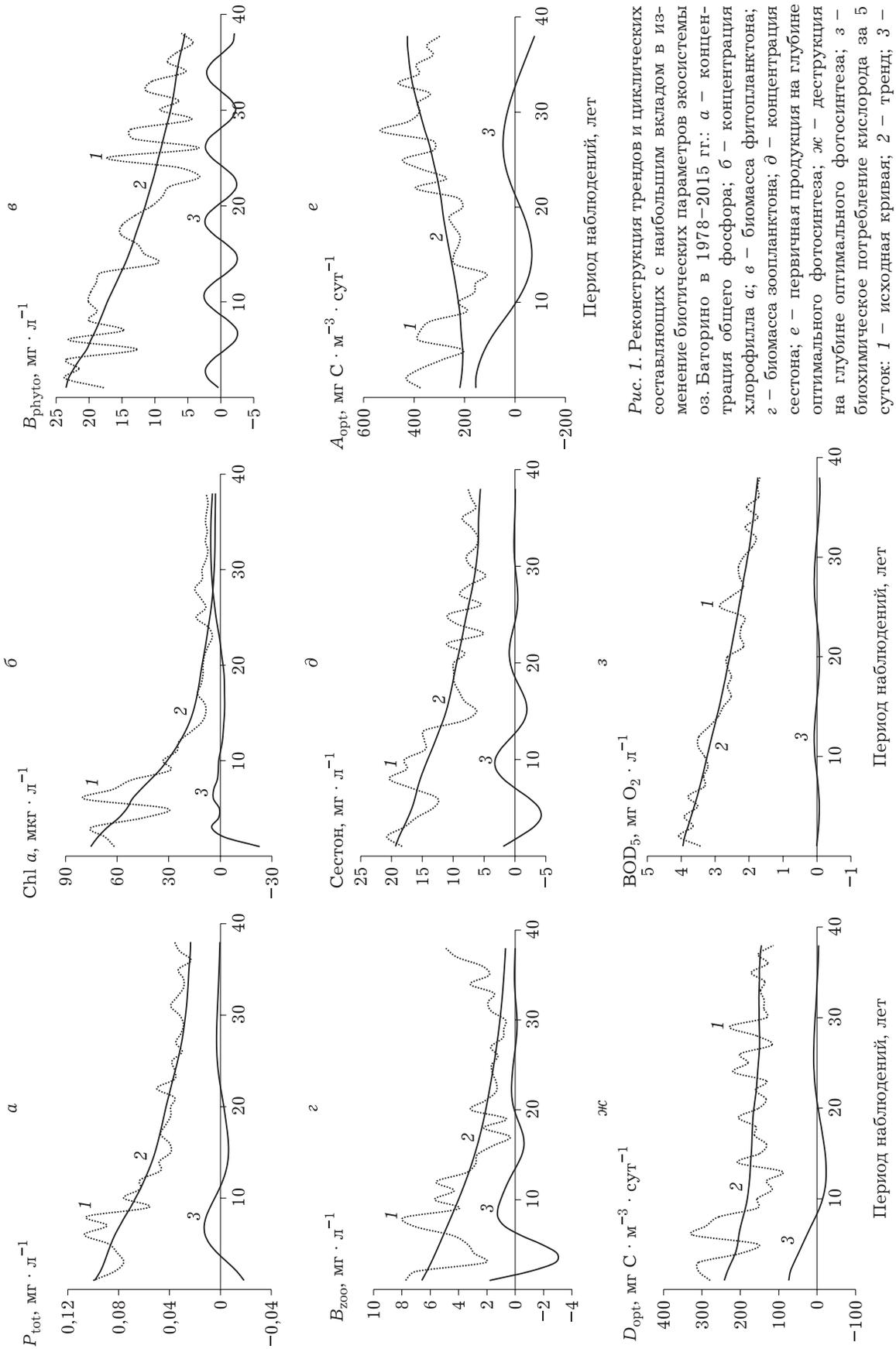


Рис. 1. Реконструкция трендов и циклических составляющих с наибольшим вкладом в изменение биотических параметров экосистемы оз. Баторино в 1978–2015 гг.: а – концентрация общего фосфора; б – концентрация хлорофилла а; в – биомасса фитопланктона; г – биомасса зоопланктона; д – концентрация первичной продукции на глубине оптимального фотосинтеза; ж – деградация на глубине оптимального фотосинтеза; з – биохимическое потребление кислорода за 5 суток; 1 – исходная кривая; 2 – тренд; 3 – наиболее значимая циклическая составляющая

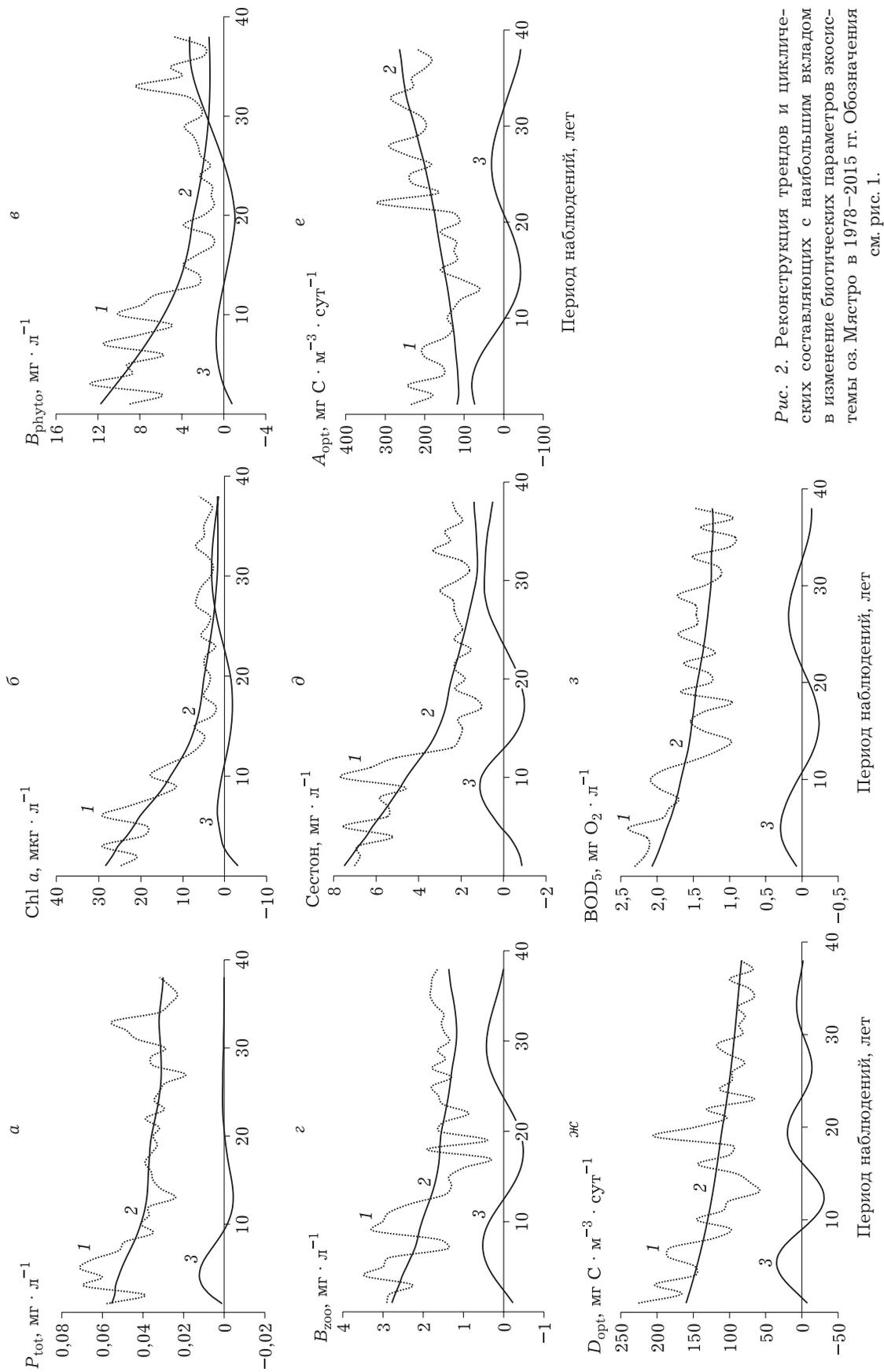


Рис. 2. Реконструкция трендов и циклических составляющих с наибольшим вкладом в изменение биотических параметров экосистемы оз. Мястро в 1978–2015 гг. Обозначения см. рис. 1.

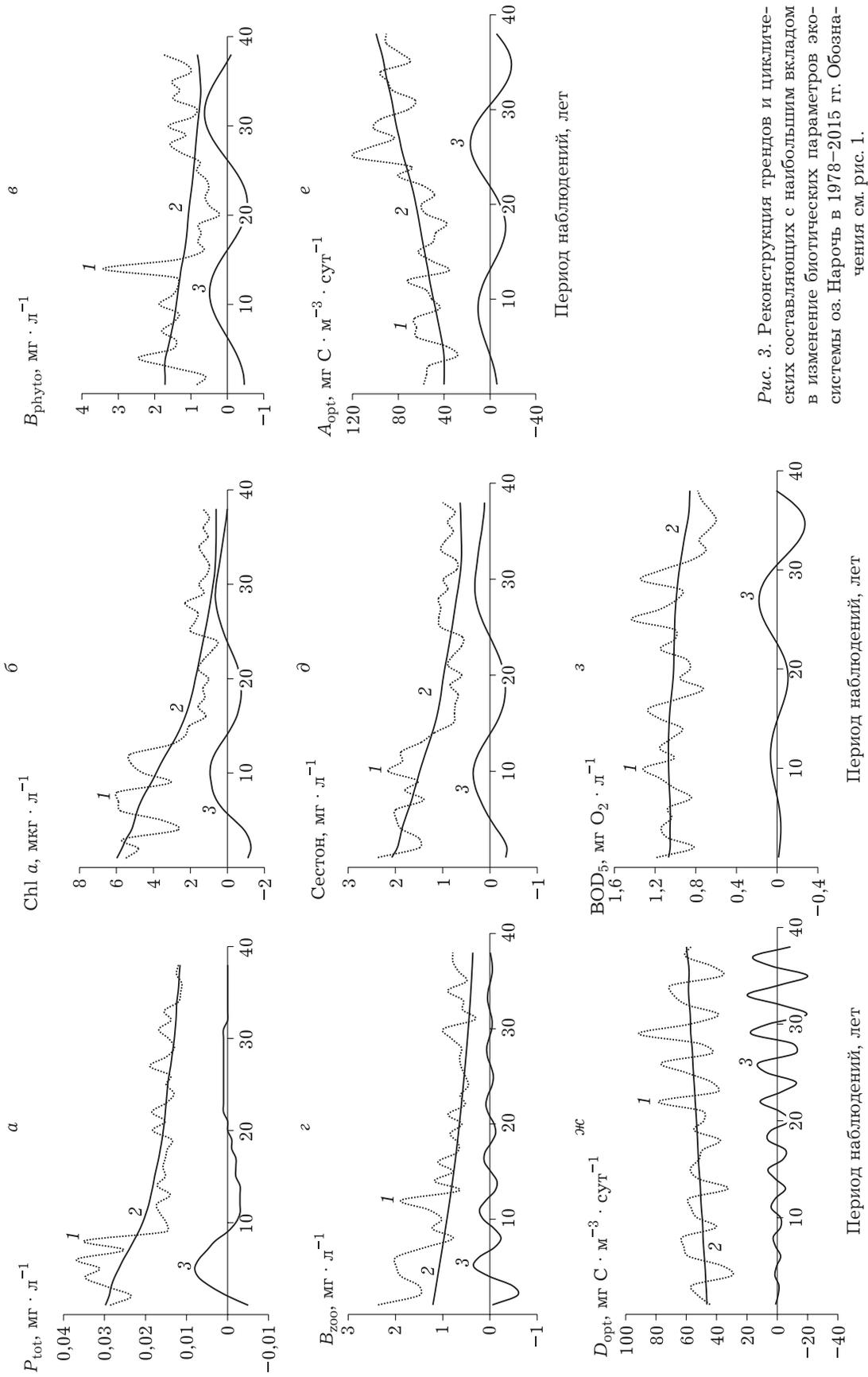


Рис. 3. Реконструкция трендов и циклических составляющих с наибольшим вкладом в изменение биотических параметров экосистемы оз. Нарочь в 1978–2015 гг. Обозначения см. рис. 1.

Некоторые результаты анализа многолетних рядов данных по озерам Баторино, Мястро и Нарочь  
(обозначения см. в тексте)

Параметр	Период колебания с максимальным вкладом в изменчивость параметра, лет	Процент вклада в изменчивость параметра			
		Тренд	Колебание с максимальным вкладом	Все колебания	Остаток
оз. Баторино					
$P_{tot}$	22	96,9	1,3	2,0	1,1
Chl <i>a</i>	23	89,4	3,7	7,3	3,3
$B_{phyto}$	8	92,5	2,1	4,5	3,0
$A_{opt}$	22	93,6	3,1	5,0	1,4
$D_{opt}$	22	93,7	1,4	4,6	1,7
$B_{zoo}$	11	83,9	6,4	7,6	8,5
Seston	11	95,3	2,0	3,5	1,2
BOD <sub>5</sub>	15	99,3	0,1	0,3	0,4
оз. Мястро					
$P_{tot}$	22	95,9	1,4	3,0	1,1
Chl <i>a</i>	22	89,5	4,9	7,9	2,6
$B_{phyto}$	23	81,4	6,3	11,8	6,8
$A_{opt}$	22	92,1	3,1	5,6	2,3
$D_{opt}$	14	92,1	2,5	4,8	3,1
$B_{zoo}$	22	87,6	4,7	8,6	3,8
Seston	23	88,9	5,8	9,0	2,2
BOD <sub>5</sub>	21	96,7	1,3	2,2	1,1
оз. Нарочь					
$P_{tot}$	20	95,3	2,3	3,0	1,7
Chl <i>a</i>	21	88,5	5,5	8,9	2,5
$B_{phyto}$	20	78,3	9,7	14,6	7,1
$A_{opt}$	18	94,5	2,5	3,4	2,1
$D_{opt}$	4	94,7	2,4	4,0	1,3
$B_{zoo}$	6	86,1	4,1	5,9	8,0
Seston	22	92,6	4,8	6,3	1,1
BOD <sub>5</sub>	15	97,2	1,1	2,4	0,5

ный фактор F, влияющий на развитие рассматриваемых процессов. Основанием для выбора количества факторов, значимых для данной экосистемы, послужили вклады главных компонент в дисперсию совокупности параметров и каждого параметра в отдельности (табл. 4, 5). Как следует из табл. 4, наибольшее действие на все экосистемы оказывает первый фактор, причем его действие сильнее всего проявляется в озерах Мястро и Баторино, значительно слабее – в Нарочи. По дей-

ствию других главных факторов оз. Нарочь также отличается от двух других озер. В данном исследовании мы рассмотрим только первый главный фактор F1.

Степень влияния F1 на отдельные параметры экосистемы в разных озерах не одинакова (см. табл. 5). Если в Мястро и Баторино F1 не влияет на  $A_{opt}$  при высокой степени воздействия на остальные показатели, то в Нарочи F1 сильно влияет только на Chl *a*, Seston и  $B_{zoo}$ . Вклад F1 в динамику  $A_{opt}$  хотя и не-

Вклад главных компонент F1–F5 (%) в общую дисперсию совокупности параметров экосистем Нарочанских озер

Озеро	F1	F2	F3	F4	F5	Сумма
Баторино	62,9	20,5	8,2	4,7	–	96,3
Мястро	65,1	15,3	9,8	5,1	–	95,3
Нарочь	42,7	22,1	13,3	9	7,1	94,2

Доля дисперсии параметров экосистем Нарочанских озер, объясняемая главными компонентами F1–F5

Параметр	Баторино				Мястро				Нарочь				
	F1	F2	F3	F4	F1	F2	F3	F4	F1	F2	F3	F4	F5
Chl <i>a</i>	<b>0,88</b>	–	–	–	<b>0,90</b>	–	–	–	<b>0,73</b>	–	–	0,12	–
$B_{\text{phyto}}$	<b>0,76</b>	–	–	–	<b>0,78</b>	–	–	0,18	0,27	–	<b>0,50</b>	0,22	–
$A_{\text{opt}}$	–	<b>0,89</b>	–	–	–	<b>0,90</b>	0,10	–	0,21	<b>0,51</b>	–	–	–
$D_{\text{opt}}$	0,49	0,37	–	0,11	<b>0,58</b>	–	0,31	–	–	<b>0,78</b>	–	–	–
$B_{\text{zoo}}$	<b>0,56</b>	–	0,41	–	<b>0,56</b>	–	0,25	–	<b>0,65</b>	–	–	–	0,25
Seston	<b>0,87</b>	–	–	–	<b>0,92</b>	–	–	–	<b>0,91</b>	–	–	–	–
BOD <sub>5</sub>	<b>0,84</b>	–	–	–	<b>0,81</b>	–	–	–	0,20	0,22	0,34	0,24	–

П р и м е ч а н и е. Выделены значения, не меньшие 0,5. Прочерк соответствует значению, меньшему 0,1.

велик, но заметен и сопоставим с вкладом в динамику  $B_{\text{phyto}}$ . Наименее зависимыми от F1 в оз. Нарочь оказались  $D_{\text{opt}}$  и BOD<sub>5</sub>.

Разложение компонент F1 методом SSA выявило в их динамике тренды и циклические составляющие (табл. 6, рис. 4, в–е). При большом различии в значениях исходных параметров трех озер динамика факторов F1 оказалась сходной как по характеру и амплитуде изменений, так и по срокам перехода из области отрицательных в область положительных значений (см. рис. 4, в). Однако тренды при кажущемся сходстве существенно различаются (см. рис. 4, г). Тренд F1 оз. Баторино меняется медленно, меняет знак в точках 14, 15, что соответствует 1993–1994 гг., и к концу периода выходит на плато. Тренд F1 оз. Мястро имеет характер слабо выраженной волны. Переход к положительным значениям происходит в точке 13 (1992 г.). Тренд F1 оз. Нарочь представляет собой очень медленное затухающее колебание. Наиболее значимые колебания фактора F1 трех озер также различны по характеру и периодам (см. рис. 4, д, е). В динамике F1 оз. Баторино доминируют затухающее колебание с периодом 6 лет и менее значимый равномерный 7-летний цикл, медленное колебание отсутствует. В динамике фактора F1 оз. Мястро главным становится 5-летний цикл с медленно затухающей амплитудой, а на второй план выходит

колебание с периодом 16 лет. В F1 оз. Нарочь доминирует четкий, практически равномерный 14-летний цикл, вторым по значимости является быстро затухающее колебание периодом 8 лет.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как следует из табл. 5, в озерах Баторино и Мястро главный фактор F1 в высокой степени определяет все параметры, кроме  $A_{\text{opt}}$ , который практически полностью определяется фактором F2. Особенно сильно влияние F1 на Chl *a*, Seston, BOD<sub>5</sub> и  $B_{\text{phyto}}$ . В оз. Нарочь сохраняется высокий вклад F1 в динамику хлорофилла *a* и сестона, увеличивается вклад в динамику  $B_{\text{zoo}}$  и  $A_{\text{opt}}$ , но сильно снижается влияние на  $B_{\text{phyto}}$ . Как отмечал Р. Карлсон [Carlson, 1977], именно биомасса фитопланктона является главным гидроэкологическим показателем трофического статуса озер.

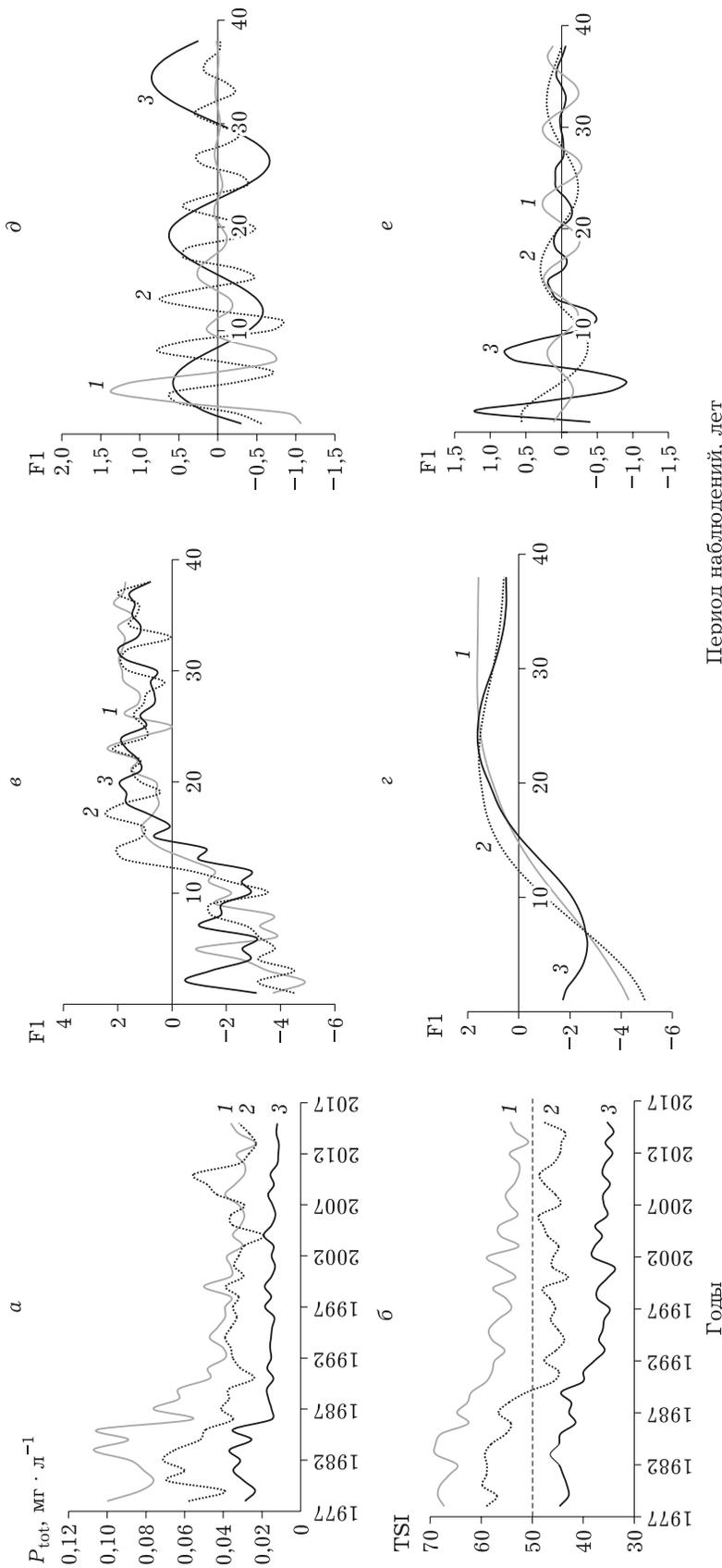
Результаты оценки изменения трофического состояния Нарочанских озер в период с 1978 по 2013 г. с использованием обобщенного индекса TSI [Адамович и др., 2016] представлены на рис. 4, б.

Для всех трех озер наблюдалось снижение TSI начиная с 1983 г. Средние значения (стандартные отклонения) индекса TSI за весь рассматриваемый период составили 38,9 (4,8) для оз. Нарочь, 49 (6,8) для оз. Мястро и 58,8 (6,5)

Тренды и наиболее значимые колебания, выделенные в динамике главных компонент F1 Нарочанских озер

Период	Баторино		Период	Мястро		Период	Нарочь	
	A	B		A	B		A	B
Тренд	84,6	53,2	Тренд	78,1	50,9	Тренд	79,1	33,8
6	6,0	3,8	5	7,1	4,6	14	10,8	4,6
7	2,3	1,5	16	3,6	2,3	8	3,9	1,6

П р и м е ч а н и е. А – вклад в изменчивость компоненты, %; В – вклад в общую изменчивость, %.



Период наблюдений, лет

Рис. 4. Сравнение динамики концентрации общего фосфора  $P_{tot}$  (а), индекса трофности TSI (б), главных компонент F1 с их трендами (в) Нарочанских озер в 1978–2015 гг.; колебательные составляющие компоненты F1 с наибольшим вкладом в динамику компоненты (г); вторые по значимости вклада колебания (е). 1 – Баторино; 2 – Мястро; 3 – Нарочь. TSI взяты из [Адамович и др., 2016]; пунктирная линия – условная граница эвтрофной и мезотрофной зон

для оз. Баторино. Если считать уровень  $TSI = 50$  условной границей эвтрофной и мезотрофной зон, то это означает снижение уровня трофности всех Нарочанских озер. По совокупности данных для всех озер также рассчитаны коэффициенты корреляции между индексом  $TSI$  и отдельными характеристиками водоемов. Наиболее высокими оказались положительные корреляции между  $TSI$  и концентрацией сестона (0,94), биомассой фитопланктона (0,83) и  $BOD_5$  (0,73).

Кажущееся противоречие в период деэвтрофирования экосистем между снижением индекса трофности и увеличением показателя  $A_{opt}$ , который используется для приближенной оценки первичной продукции в столбе воды [Романенко, 1985], можно объяснить, если принять во внимание развитие процесса бентификации экосистем Нарочанских озер [Остапеня и др., 2012; Adamovich et al., 2017]. В период антропогенного эвтрофирования при увеличении значений большинства параметров показатель  $A_{opt}$  всех трех Нарочанских озер был низким (см. рис. 1, e; 2, e; 3, e). Последующий период снижения внешней биогенной нагрузки практически совпал с периодом появления и массового развития вселенца *D. polymorpha*, что привело к развитию процесса бентификации всех трех экосистем. Характерными особенностями этого процесса являются: 1) снижение концентрации взвешенного вещества, увеличение прозрачности воды в результате фильтрационной активности дрейссены и, как следствие, увеличение трофогенного слоя в озерах; 2) экскреция дрейссеной значительного количества биодоступных форм биогенных элементов, что

способствует поддержанию продукции фитопланктона даже при снижении концентрации общего фосфора; 3) повышение фотосинтетической активности хлорофилла *a* вследствие развития более мелких и продуктивных видов фитопланктона. Следствием этого явилось усиление фотосинтеза в глубоких слоях и, в целом, по всему столбу воды. В результате показатель  $A_{opt}$  не только не уменьшился, как большинство остальных показателей, но даже несколько увеличился. В то же время индекс трофности  $TSI$ , который рассчитан по прозрачности воды и концентрациям  $Chl\ a$  и  $P_{tot}$ , снизился для всех трех озер (см. рис. 4, б).

Рассмотрим теперь коэффициенты корреляции между рассчитанными нами главными компонентами  $F1$  и характеристиками Нарочанских озер (табл. 7).

Для эвтрофного оз. Баторино и мезотрофного оз. Мястро корреляции между  $F1$  и всеми рассмотренными параметрами экосистем, кроме  $A_{opt}$ , высоки и отрицательны. Связь между  $F1$  и  $A_{opt}$  практически отсутствует. Высокие отрицательные корреляции отмечены и для пары  $F1$ ,  $P_{tot}$  (как сказано выше, параметр  $P_{tot}$  не принят во внимание при анализе данных методом главных компонент). Для мезо-олиготрофного оз. Нарочь характер связи между  $F1$  и большинством параметров аналогичен, однако сила связи с  $P_{tot}$ ,  $Chl\ a$ ,  $B_{phyto}$  и особенно с  $BOD_5$  существенно меньше. Возникла значимая положительная корреляция с  $A_{opt}$  и наметилась слабая положительная связь  $F1$  с  $D_{opt}$ . Абсолютное значение коэффициента корреляции между  $F1$  и  $P_{tot}$  снижается в ряду водоемов по мере уменьшения их трофности.

Таким образом, связи между степенью трофности озера, выраженной обобщенным индексом  $TSI$ , и параметрами  $Seston$ ,  $BOD_5$ ,  $B_{phyto}$ , с одной стороны, и фактором  $F1$  и этими же параметрами, с другой стороны, одинаково сильны, но имеют противоположную направленность.

Концентрация общего фосфора (см. рис. 4, а) – это тот показатель, который отражает “историю” экосистем Нарочанских озер с 1978 по 2015 г. После заметного эвтрофирования всех озер в конце 70-х – начале 80-х годов начиная с 1983 г. внешняя фосфорная нагрузка на экосистемы постепенно

Т а б л и ц а 7  
Коэффициенты корреляции между главными компонентами  $F1$  и параметрами экосистем Нарочанских озер

Параметр	$F1$		
	Баторино	Мястро	Нарочь
$P_{tot}$	-0,93*	-0,75*	-0,68*
$Chl\ a$	-0,94*	-0,95**	-0,85*
$B_{phyto}$	-0,87*	-0,88*	-0,52**
$A_{opt}$	0,06	-0,02	0,46**
$D_{opt}$	-0,70*	-0,76*	0,16
$B_{zoo}$	-0,75*	-0,75*	-0,80*
$Seston$	-0,93*	-0,96**	-0,95**
$BOD_5$	-0,92*	-0,90*	-0,44**

\* $p < 0,001$ ; \*\* $p < 0,01$ .

уменьшалась и приблизилась к своему “нормальному” уровню к началу 90-х годов. Это повлияло на другие характеристики водоемов и отразилось на динамике индекса трофности TSI (см. рис. 4, б), для расчета которого среди других параметров используется и  $P_{tot}$ .

Прежде чем рассматривать динамику факторов F1 (см. рис. 4, в), необходимо отметить, что они могут представлять собой какое-то свойство экосистемы, которое невозможно непосредственно измерить. Кривые F1, полученные методом главных компонент, в некоторых условных единицах отражают самую важную, самую существенную реакцию экосистем Нарочанских озер на ту ситуацию с изменением количества поступающих извне биогенов, которая происходила в рассматриваемый период времени. На эту реакцию повлияло еще и вселение дрейссены, ставшее причиной перераспределения продукционных потоков в экосистемах.

В предыдущей статье [Казанцева и др., 2018] на основании анализа динамики параметров одного оз. Нарочь мы высказали предположение, что первый главный фактор можно интерпретировать как трофический статус озера. Сопоставление результатов анализа данных по трем озерам разной степени трофности позволило нам уточнить эту интерпретацию.

В экологической литературе широко обсуждается понятие устойчивости экосистемы [Holling, 1973; Grimm, Wissel, 1996; Ives, 2007; Ives, Carpenter, 2007; Алимов и др., 2013], которое может рассматриваться с разных точек зрения и имеет множество различных интерпретаций. Предложены также методы количественной оценки устойчивости отдельных структурных единиц водной экосистемы и экосистемы в целом путем расчета соответствующих индексов устойчивости [Parparov et al., 2015; Parparov, Gal, 2017; Mikheyeva et al., 2017]. Поясним тот аспект понятия устойчивости экосистемы, в котором мы будем рассматривать результаты наших исследований.

Важнейшее свойство водной экосистемы – это способность создавать первичное органическое вещество. В зависимости от множества конкретных условий каждое озеро реализует свою возможность образования первичной продукции (продуктивность), которая определяет трофический статус озерной экосистемы. При естественных колебаниях внешних и внутренних условий величина создаваемой

продукции тоже колеблется, не выходя, однако, за пределы некоторой области значений, задаваемой допустимыми изменениями лимитирующего фактора. При этом внутренняя структура экосистемы сохраняет свои основные свойства – структурные группы, трофические связи, роль каждого звена в образовании и передаче органического вещества и энергии. Мы будем называть устойчивой такую экосистему, которая способна длительное время оставаться в границах своей естественной продуктивности, а при кратковременном отклонении возвращаться в эти границы без радикального изменения своей внутренней структуры. Очевидно, что в разные периоды времени границы устойчивости экосистемы могут быть разными в зависимости от того, какой именно лимитирующий фактор находится под влиянием внешнего воздействия. При длительном однонаправленном изменении какого-либо фактора среды экосистема неизбежно выйдет за пределы своей устойчивости и начнет изменять свою структуру, пока не достигнет нового устойчивого состояния.

С понятием устойчивости экосистемы можно связать понятие ее уязвимости. По сути дела, эти два понятия представляют собой две стороны одного и того же свойства экосистемы. Если экосистема, испытывая дополнительную нагрузку, способна ее “переработать” и остаться в границах своей естественной продуктивности, можно сказать, что она устойчива. Но, приближаясь к этим границам, риск потери устойчивости становится выше и степень уязвимости экосистемы повышается. Уязвимость можно интерпретировать как отрицательное качество экосистемы в противовес положительному качеству – устойчивости.

Показано, что устойчивость водной экосистемы тесно связана с ее трофностью. Чем выше степень эвтрофирования водоема, тем менее устойчива его экосистема в условиях долговременного избыточного поступления какого-либо ресурса [Алимов и др., 2013]. При одинаковой дополнительной внешней нагрузке эвтрофное озеро быстрее, чем олиготрофное, исчерпает свою способность увеличивать продуктивность вслед за увеличением одного ресурса, так как его экосистема уже близка к верхнему пределу своих продукционных возможностей и быстрее начнет ощущать дефицит других необходимых ресурсов.

Наша гипотеза заключается в том, что первый главный фактор, в наибольшей степени влияющий на многолетнюю динамику озерной экосистемы любой степени трофности, представляет собой устойчивость экосистемы к нарушению ее сбалансированного состояния при поступлении извне избыточного количества ресурса (в нашем случае фосфора), необходимого для создания первичной продукции. При этом более высокой степени вклада фактора F1 в динамику совокупности параметров экосистемы соответствует меньшая устойчивость (большая уязвимость) экосистемы к избыточной нагрузке.

Следуя изложенной выше интерпретации понятия “устойчивость”, область отрицательных значений F1 можно рассматривать как период высокой уязвимости экосистемы с риском необратимых изменений, приближение F1 к нулю – как постепенное уменьшение угнетающего воздействия, а область положительных значений – как период естественного развития экосистемы и постепенного приближения к новому устойчивому состоянию.

Во всех трех озерах главный фактор F1 и индекс трофности TSI изменялись в противоположном направлении (см. рис. 4, б, в). В начале рассматриваемого периода максимально высокому значению индекса TSI соответствовало максимально сильное отрицательное значение (действие) F1, причем этот отрицательный эффект в большей степени проявился в эвтрофных озерах (см. рис. 4, г). Это подтверждается и достаточно высоким отрицательным коэффициентом корреляции между фактором F1 и деструкцией ( $D_{opt}$ ) для озер Баторино и Мястро (см. табл. 7).

Область отрицательных значений фактора F1 можно интерпретировать как период низкой устойчивости (высокой уязвимости) экосистемы, когда она не может использовать весь поступающий извне фосфор из-за нехватки других ресурсов. По мере снижения фосфорной нагрузки происходило снижение антропогенной составляющей трофности озер и восстановление их естественного трофического статуса (см. рис. 4, б). При этом потенциальная продуктивность их экосистем ( $A_{opt}$ ) росла вследствие увеличения прозрачности, поддержанного фильтрационной активностью вселившейся к этому времени дрейссены, значения остальных параметров снижались,

а фактор F1 возрастал (см. рис. 1–3, 4, в, г). Момент перехода F1 от отрицательных значений к положительным для Нарочанских озер примерно соответствует окончанию периода деэвтрофикации. К этому времени количество поступающего с водосбора фосфора снизилось до уровня, при котором прекратилось лимитирование первичной продукции другими ресурсами. При дальнейшем снижении концентрации фосфора в экосистеме снова возник неиспользованный запас других ресурсов, что привело к повышению ее устойчивости.

Сравним теперь динамику факторов F1 Нарочанских озер между собой в период их положительных значений.

В мелком эвтрофном оз. Баторино тренд F1 в начале 2000-х годов вышел на максимальный уровень и дальше практически не менялся при очень небольшом размахе изменений самого фактора (см. рис. 4, в, г). С точки зрения нашей гипотезы это можно объяснить следующим образом.

В первые годы рассматриваемого периода после резкой весенней вспышки развития фитопланктона, поддержанной избыточным количеством биогенов, очень быстро происходило затенение поверхностных водных масс, сильно снижающее среднесезонный фотосинтез. А в водной толще усиливались деструктивные процессы. После восстановления нормального уровня притока биогенов прозрачность воды несколько увеличилась, но все равно осталась весьма низкой из-за общего высокого уровня биомассы фитопланктона в эвтрофном озере. При естественных межгодовых колебаниях среднесезонного уровня солнечной радиации, концентрации биогенов или других факторов среды происходило небольшое по величине, но существенное с точки зрения продукционных процессов изменение глубины оптимального фотосинтеза. Чтобы поддерживать свое равновесное состояние, экосистема должна была оставаться в достаточно узком диапазоне прозрачности. Именно прозрачность являлась главным лимитирующим “ресурсом”, влияющим на устойчивость экосистемы оз. Баторино. Определяющая роль переменных, влияющих на прозрачность ( $Seston$ ,  $Chl\ a$ ,  $B_{phyto}$ ) и интенсивность окислительных процессов ( $BOD_5$ ), подтверждается наибольшим вкладом этих параметров в формирование глав-

Т а б л и ц а 8  
Вклады переменных (доли от 1) в главные  
компоненты F1 Нарочанских озер

Параметр	F1		
	Баторино	Мястро	Нарочь
Chl <i>a</i>	0,20	0,20	0,24
$B_{\text{phyto}}$	0,17	0,17	0,09
$A_{\text{opt}}$	–	–	0,07
$D_{\text{opt}}$	0,11	0,13	0,01
$B_{\text{zoo}}$	0,13	0,12	0,22
Seston	0,20	0,20	0,30
$BOD_5$	0,19	0,18	0,07

ной компоненты F1 (табл. 8). А в многолетней динамике как среднесезонной прозрачности (SD), так и фактора F1 оз. Баторино присутствует колебание периодом 6 лет (см. рис. 4, *д*; 5, *а*). Небольшой допустимый предел уменьшения прозрачности и является показателем низкой устойчивости экосистемы оз. Баторино. Этим объясняется отмеченное выше (см. табл. 7) отсутствие корреляции между фактором F1 и  $A_{\text{opt}}$ . Значение  $A_{\text{opt}}$  определяется концентрацией хлорофилла *a* и потоком солнечной энергии и не связано напрямую с допустимым диапазоном изменения прозрачности. Это подтверждает и анализ колебаний, выделенных в динамике исходных параметров и главных компонент оз. Баторино. Как видно из рис. 1 и табл. 3, в оз. Баторино многие параметры, в том числе Chl *a* и  $A_{\text{opt}}$ , проявляли доминирующую цикличность 22 года. Однако в динамике фактора F1 подобных циклов не наблюдалось (см. рис. 4, *д*, *е*; табл. 6).

Таким образом, экосистема эвтрофного оз. Баторино характеризуется низкой устой-

чивостью (высокой уязвимостью) к избыточному поступлению фосфора, зависящей, по нашему предположению, от толщины его эвфотной зоны.

Тренд фактора F1 мезотрофного оз. Мястро в течение всего рассматриваемого периода проявлял очень медленное колебание. Его переход в область положительных значений и достижение максимального уровня произошли несколько раньше, чем в оз. Ба-

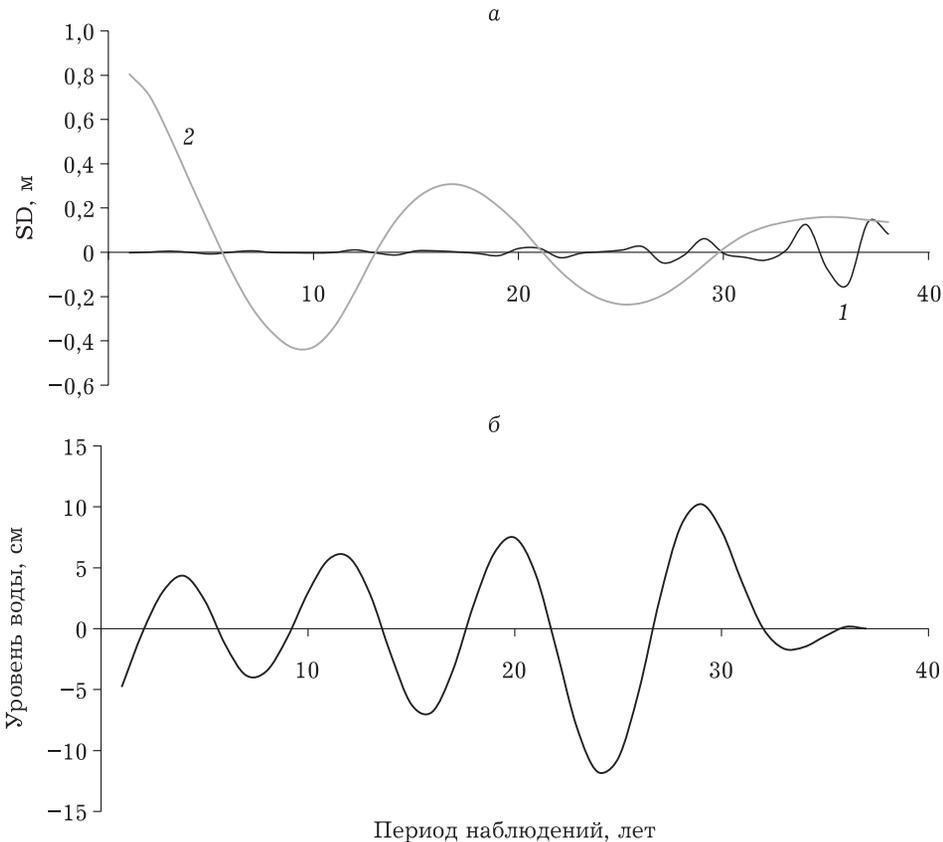


Рис. 5. Циклические составляющие, выделенные в динамике: *а* – прозрачности воды по диску Секки (SD) озер Баторино (1, период 6 лет) и Мястро (2, период 6 лет); *б* – уровня воды оз. Нарочь (период 16 лет)

торино. Последующее плавное снижение F1 свидетельствует о том, что устойчивость экосистемы оз. Мястро определяется не одним, а двумя или несколькими лимитирующими “ресурсами”. Вероятно, одним из них, так же как и в эвтрофном оз. Баторино, является ширина эвфотной зоны, причем здесь диапазон ее допустимых изменений должен быть больше, чем в оз. Баторино. Связь фактора F1 оз. Мястро с прозрачностью воды подтверждается наличием 16-летнего цикла в динамике F1 и SD (рис. 4, e; 5, a). Однако после устранения избыточного давления фосфора на экосистему остались какие-то другие воздействия, заставляющие экосистему отклоняться от равновесного состояния. Это подтверждается меньшим значением коэффициента корреляции между F1 и  $P_{tot}$  для оз. Мястро по сравнению с оз. Баторино при несколько более сильной корреляции F1 с деградацией и одинаковых корреляциях с другими параметрами (см. табл. 7).

Мы не можем пока с уверенностью делать какие-либо предположения о природе этих дополнительных воздействий и реакции экосистемы на них. Некоторые соображения возникают при сравнении периодов и характера колебаний, выделенных в динамике исходных параметров и фактора F1 оз. Мястро (см. табл. 3, 6; рис. 4). В динамике фактора F1 оз. Мястро доминирует затухающее колебание периодом 5 лет, которое можно связать с 4-летним затухающим колебанием  $V_{phyto}$ , вторым по значимости вклада, и с 4-летним затухающим колебанием  $D_{opt}$ . Эти параметры так или иначе связаны с планктоном, концентрацией кислорода и образованием первичной продукции. К сожалению, мы не имеем данных по динамике многих важных для понимания рассматриваемой проблемы характеристик за весь рассматриваемый период времени, а такой значимый компонент экосистем, как дрейссена, появился уже после начала работ по деэвтрофикации Нарочанских озер [Жукова, 2013б]. Однако именно в оз. Мястро отмечено наиболее сильное проявление процесса бентификации, связанного с влиянием дрейссены [Остапеня и др., 2012]. Возможно, это явилось причиной большего влияния фактора F1 на совокупную динамику параметров в оз. Мястро по сравнению с более трофным оз. Баторино.

Среди трех Нарочанских озер мезо-олиготрофное оз. Нарочь в наименьшей степени зависит от фактора F1 и в наибольшей степени откликается на воздействие других главных факторов (см. табл. 4). Как следует из табл. 8, наибольший вклад в главную компоненту F1 сравнительно глубокого оз. Нарочь внесли показатели Seston, Chl a и  $B_{zoo}$ . По сравнению с другими озерами значимость параметров, связанных с окислительными процессами ( $D_{opt}$  и  $BOD_5$ ), сильно снизилась, а с процессом фотосинтеза ( $A_{opt}$ , Chl a) – повысилась. Значительно возросла роль сестона и биомассы зоопланктона. При этом сохранились отрицательные корреляции между компонентой F1 и всеми параметрами, кроме  $A_{opt}$  и  $D_{opt}$  (см. табл. 7). Тренд F1 оз. Нарочь представляет собой очень медленное колебание, период которого можно оценить в 25–30 лет. Его можно сопоставить с доминирующим 22-летним циклом параметра Seston (см. рис. 3, 4, г; табл. 3), приняв во внимание возможное влияние неучтенных факторов, например, большого периода водообмена и вселения фильтратора *D. polymorpha*. Кроме этого колебания значимый вклад в динамику F1 оз. Нарочь вносят также колебания с периодами 14 и 8 лет (см. табл. 6; рис. 4, д, е). Восемилетнему циклу может соответствовать 8-летний цикл в динамике уровня воды оз. Нарочь (см. рис. 5, б) и вторые по значимости вклада 7-летние колебания параметров Seston и Chl a (в табл. 3 не указаны).

Сложная динамика фактора F1 и его составляющих оз. Нарочь еще труднее поддается детальной интерпретации и позволяет на данном этапе наших исследований сделать только общие выводы. Во-первых, правильное колебательное поведение тренда F1 на всех стадиях антропогенного эвтрофирования и последующего деэвтрофирования оз. Нарочь говорит о том, что причина дестабилизации его экосистемы вследствие избыточной биогенной нагрузки неоднозначна. Во-вторых, сравнительно небольшое влияние фактора F1 на динамику экосистемы оз. Нарочь свидетельствует о наиболее высокой степени устойчивости данной экосистемы в ряду Нарочанских озер.

Таким образом, главный фактор F1, который, по нашим расчетам, на 40–60 % определяет совокупную динамику параметров экосистем Нарочанских озер, действу-

ет на экосистему тем сильнее, чем выше ее трофический статус. При изменении трофности озера под действием переменной внешней фосфорной нагрузки фактор F1 изменяется в направлении, противоположном направлению изменения трофности – чем выше трофность, тем ниже значение фактора и наоборот. Полагаем, что этот фактор можно интерпретировать как устойчивость озерной экосистемы в условиях переменной биогенной нагрузки.

#### ВЫВОДЫ

Система Нарочанских озер, включающая в себя три озера разной степени трофности, послужила модельным объектом для исследования вопроса о том, от чего в наибольшей степени зависит состояние конкретной озерной экосистемы в условиях переменной биогенной нагрузки. Совокупность непрерывных рядов среднесезонных значений за 1978–2015 гг. семи биотических параметров каждого озера была подвергнута факторному анализу методом главных компонент. Оказалось, что четыре главных фактора определяли многолетнюю динамику экосистем озер Мястро и Баторино соответственно на 95 и 96 %, а динамика экосистемы оз. Нарочь на 94 % определялась пятью главными факторами. Первый главный фактор F1 определил состояние экосистем озер Баторино, Мястро и Нарочь соответственно на 63, 65 и 43 %. Сильные отрицательные связи F1 с основными характеристиками экосистем ослабевали от эвтрофного озера к мезоолиготрофному.

Для интерпретации фактора F1 использованы результаты анализа исходных рядов и рядов, описывающих динамику самих факторов F1 каждого озера, методом Singular Spectrum Analysis. Также в рассмотрение принята рассчитанная ранее по этим же данным динамика индекса трофности TSI каждого озера за эти же годы. Сопоставление всех данных позволило интерпретировать фактор F1 как устойчивость озерной экосистемы к переменной биогенной нагрузке, находящуюся в обратной зависимости от степени трофности водоема.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-54-00003) и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект Б18Р-095).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Адамович Б. В., Жукова Т. В., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Лукьянова Е. В. Многолетние изменения индекса трофического состояния Нарочанских озер и его связь с основными гидроэкологическими параметрами // Вод. ресурсы. 2016. Т. 43, № 5. С. 535–543.
- Адамович Б. В., Ковалевская Р. З., Радчикова Н. П., Жукова Т. В., Михеева Т. М., Медвинский А. Б., Нуриева Н. И., Русаков А. В. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озерах // Биофизика. 2015. Т. 60, вып. 4. С. 769–776.
- Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 607 с.
- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. С.-Петербург. отделение, 2013. 343 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 169–172.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 150 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 98).
- Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1994. 222 с.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (1999–2017 гг.) / Т. В. Жукова, Т. М. Михеева, Р. З. Ковалевская и др.; под ред. А. П. Остапени и Т. М. Михеевой. Минск: БГУ, 1999–2017.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 330 с.
- Дрейпер Н. Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Множественная регрессия. М.: Диалектика, 2007. 912 с.
- Жукова Т. В. Многолетняя динамика фосфора в Нарочанских озерах и факторы, ее определяющие // Вод. ресурсы. 2013а. Т. 40, № 5. С. 468–476.
- Жукова Т. В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озер (обзор) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология / под ред. А. В. Крылова, Е. Г. Пряничниковой. Ярославль: Канцлер, 2013б. С. 55–59.
- Жукова Т. В., Остапеня А. П. Оценка эффективности природоохранных мероприятий на водосборе Нарочанских озер // Природ. ресурсы (Межвед. бюл.). 2000. № 3. С. 68–73.
- Каратаев А. Ю., Бурлакова Л. Е. Роль дрейссены в озерных экосистемах // Экология. 1995. № 3. С. 232–236.
- Казанцева Т. И., Адамович Б. В., Алимов А. Ф., Жукова Т. В., Солнцев В. Н. Анализ динамики гидроэкологических показателей оз. Нарочь методом Singular Spectrum Analysis по данным 1978–2015 гг. // Экология. 2018. № 1. С. 3–16. DOI: 10.7868/S0367059718010018.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. Тихоокеанский лосось-нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 198 с.
- Методы исследования органического вещества в океане. М.: Наука, 1980. 343 с.
- Михеева Т. М. Методы количественного учета нанопланктона (обзор) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 4. С. 3–21.

- Михеева Т. М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: Изд-во БГУ, 1999. 396 с.
- Михеева Т. М., Лукьянова Е. В. Сравнительная оценка количественного развития фитопланктона в литоральной и пелагической зонах озера Нарочь на разных этапах эволюции его трофического статуса // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века: материалы междунар. науч.-практ. конф. Минск, 23–27 авг. 2004 г. Минск: ОДО “Тоншик”, 2004. С. 224–228.
- Михеева Т. М., Лукьянова Е. В. Сравнительная оценка количественного развития фитопланктона в литоральной и пелагической зонах озера Мясстро на разных этапах эволюции его трофического статуса и некоторые особенности структурной организации литорального планктона Нарочанских озер в период деэвтрофирования // Вопр. рыбного хоз-ва Беларуси. 2008. Вып. 24. С. 315–318.
- Остапеня А. П., Жукова Т. В., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Макаревич Т. А., Жукова А. А., Лукьянова Е. В., Никитина Л. В., Макаревич О. А., Дубко Н. В., Карабанович В. С., Савич И. В., Верес Ю. К. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований // Труды БГУ. 2012. Т. 7 (1). С. 135–148.
- Остапеня А. П., Петрович П. Г., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Крючкова Н. М., Потаенко Ю. С., Гаврилов С. И. Особенности биологической продуктивности экосистем озер Нарочь, Мясстро, Баторин // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод / под ред. Г. Г. Винберга. Минск: БГУ, 1973. С. 83–94.
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 295 с.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с.
- Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1973. 376 с.
- Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M., Kovalenskaya R. Z., Makarevich T. A., Zhukova A. A. Eutrophication, oligotrophication, and benthification in Naroch Lakes: 40 years of monitoring // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2017. Vol. 10 (4). P. 379–394.
- Anneville O., Ginot V., Druat J. C., Angeli N. Long-term study (1974–1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multi-table approach // J. Plank. Res. 2002. V. 24 (10). P. 993–1008.
- Baban S. M. J. Trophic classification and ecosystem checking of lakes using remotely sensed information // Hydrol. Sci. J. 1996. Vol. 41, N 6. P. 939–957.
- Burlakova L. E., Hinchey E. K., Karatayev A. Y., Rudstam L. G. U.S.EPA Great Lakes National Programm Office monitoring of the Laurentian Great Lakes: Insights from 40 years of data collection // J. Great Lakes Res. 2018. Vol. 44 (4). P. 535–538. DOI: 10.1016/j.jglr.2018.05.017.
- Carlson R. E. A trophic state index for lakes // Limnol. Oceanogr. 1977. Vol. 11. P. 361–369.
- George G., Hurley M., Hewitt D. The impact of climate change on the physical characteristics of the larger lakes in the English Lake District // Freshwater Biol. 2007. Vol. 52 (9). P. 1647–1666. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01773.x.
- Grimm V., Wissel Ch. Babel, or The Ecological Stability Discussion: An Inventory and Analysis of Terminology and a Guide for Avoiding Confusion // Oecologia. 1996. Vol. 109 (3). P. 323–334.
- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 403–424.
- Holling C. S. Resilience and Stability of Ecological Systems // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1973. N 4. P. 1–23.
- Ives A. R. Diversity and stability in ecological communities // Theoretical Ecology Principles and Applications. (3rd ed.) / Eds. R. May, A. McLean. Oxford: Oxford Univ. Press, 2007. P. 98–110.
- Ives A. R., Carpenter S. R. Stability and Diversity of Ecosystems // Science. 2007. Vol. 317. Issue 5834. P. 58–62.
- Jarosiewicz A., Ficek D., Zapadka T. Eutrophication parameters and Carlson-type trophic state indices in selected Pomeranian lakes // Limnol. Rev. 2011. Vol. 11, N 1. P. 15–23.
- Jolliffe I. T. Principal Component Analysis, Series: Springer Series in Statistics, 2nd ed. N.Y.: Springer, 2002. XXIX. 487 p.
- Kovalenko K. E., Reavie E. D., Barbiero R. P., Burlakova L. E., Karatayev A. Y., Rudstam L. G., Watkins J. M. Patterns of long-term dynamics of aquatic communities and water quality parameters in the Great Lakes: Are they synchronized? // Journal of Great Lakes Res. 2018. Vol. 44 (4). P. 660–669. DOI: 10.1016/j.jglr.2018.05.018.
- Lake Kinneret: Ecology and Management / Eds. T. Zohary, A. Sukenik, T. Berman, A. Nishri. Berlin; Heidelberg, Germany: Springer, 2014. 683 p.
- Matthews R., Hilles M., Pelletier G. Determining trophic state in lake Whatcom, Washindton (USA), a soft water lake exhibiting seasonal nitrogen limitation // Hydrobiologia. 2002. Vol. 468. P. 101–121.
- Mikheyeva T. M., Parparov A., Adamovich B. V., Gal G., Lukyanova E. V. The dynamics of freshwater phytoplankton stability in the Naroch Lakes (Belarus) // Ecol. Indicat. 2017. Vol. 81. P. 481–490.
- Nawrocka L., Kobes J. The trophic state of the Vistula Lagoon: an assessment based on selected biotic and abiotic parameters according to the Water Framework Directive // Oceanologia. 2011. Vol. 53, N 3. P. 881–894.
- Oneida Lake: Long-term dynamics of a managed ecosystem and its fishery // American Fisheries Society / Eds. L. G. Rudstam, E. L. Mills, J. R. Jackson, D. J. Stewart. Maryland: Bethesda, 2016. 541 p.
- Parparov A., Gal G. Quantifying Ecological Stability: From Community to the Lake Ecosystem // Ecosystems. 2017. Vol. 20. Issue 5. P. 1015–1028.
- Parparov A., Gal G., Zohary T. Quantifying the ecological stability of a phytoplankton community: the Lake Kinneret case study // Ecol. Indicat. 2015. Vol. 56. P. 134–144.
- SCOR-UNESCO Working group N 17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water // Monographs on Oceanologic Methodology. Paris: UNESCO, 1966. P. 9–18.
- Vollenweider R. A. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication // Memorie dell’Istituto Italiano di Idrobiologia. 1976. Vol. 33. P. 53–83.
- Zhigljavsky A., Golyandina N. Singular Spectrum Analysis for Time Series // Springer Briefs in Statistics. 1. Auflage, 2013. 120 p.

# The main factor determining the dynamics of the lake ecosystem under excessive nutrient loading (a case study on the Naroch Lakes)

T. I. KAZANTSEVA<sup>1, 3\*</sup>, B. V. ADAMOVICH<sup>2</sup>, A. F. ALIMOV<sup>1</sup>, T. M. MIKHEEVA<sup>2</sup>, T. V. ZHUKOVA<sup>2</sup>,  
R. Z. KOVALEVSKAYA<sup>2</sup>, V. N. SOLNTSEV<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Zoological Institute of RAS  
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 1*

<sup>2</sup>*Belarusian State University  
220030, Minsk, Nezavisimosti av., 4*

<sup>3</sup>*Almazov National Medical Research Centre  
197341, St. Petersburg, Akkyratov str., 2  
\*E-mail: tamara.kazantseva@zin.ru*

The system of the Naroch Lakes, including eutrophic lake Batorino, mesotrophic lake Myastro and oligo-mesotrophic lake Naroch, served as a model object for the study of the factors which initially influence the state of particular lake ecosystem affected by variable nutrient loading. During the 1970s – 2000s, these lakes have been going through the stages of anthropogenic eutrophication, de-eutrophication and benthification. The set of continuous data based on the seasonal means of the eight parameters from each lake for the period 1978–2015 had been analyzed by Principal Component and Singular Spectrum Analysis (SSA, or “Caterpillar”). In addition, we considered the dynamics of the trophic index of each lake, which had been calculated earlier at the same data set. The first main component contributed to the condition of the lakes Batorino, Myastro and Naroch on 63 %, 65 % and 43 % respectively. Comparison of all results allowed us to interpret the first main component as the stability of the lake ecosystem under variable nutrient loading, which is inversely related to the water body trophic state.

**Key words:** lake ecosystems, multiannual dynamics, ecological stability, trophic state, Principal Components Analysis, Singular Spectrum Analysis, main factor interpretation, Naroch Lakes.