

## Факторы, в наибольшей степени определяющие динамику озерных экосистем при переменной нагрузке биогенными элементами: анализ данных многолетнего мониторинга Нарочанских озер

Т. И. КАЗАНЦЕВА<sup>1\*</sup>, Б. В. АДАМОВИЧ<sup>2</sup>

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

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

\*E-mail: tamara.kazantseva@zin.ru

Статья поступила 27.01.2022

После доработки 02.02.2022

Принята к печати 03.02.2022

### АННОТАЦИЯ

Со второй половины 70-х годов XX в. экосистемы озер Баторино, Мясстро и Нарочь прошли этапы антропогенного эвтрофирования, целенаправленного деэвтрофирования и бентификации, вызванной вселением моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas. Данные непрерывного мониторинга восьми основных характеристик экосистем этих озер в течение вегетационных сезонов 1978–2015 гг. были проанализированы математико-статистическими методами главных компонент (PCA) и сингулярных спектров (SSA). Анализ показал, что сложная многолетняя динамика совокупности выбранных характеристик экосистем озер Баторино и Мясстро в этот период времени на 92 и 90 % соответственно описывалась тремя, а экосистемы оз. Нарочь – на 94 % пятью главными компонентами. Предложена биологическая интерпретация этих главных компонент, т. е. выдвинута гипотеза о том, какие факторы в наибольшей степени влияли на динамику экосистем в эти годы. Первый главный фактор, определивший динамику выбранных параметров экосистем озер Баторино, Мясстро и Нарочь на 63, 65 и 43 % соответственно, интерпретирован как устойчивость озерной экосистемы к переменной биогенной нагрузке, находящаяся в обратной зависимости от степени трофности водоема. Второй главный фактор, вклад которого в динамику параметров экосистем Нарочанских озер (в том же порядке) составил 21, 15 и 22 %, интерпретирован как активность солнечного излучения. Интерпретация третьего главного фактора зависит от свойств конкретной экосистемы. Для экосистем, не испытывающих недостатка в биогенных элементах (озера Баторино и Мясстро, вклад фактора в динамику экосистемы составил 8 и 10 %), его можно интерпретировать как передачу созданного первичного органического вещества потребителям следующего трофического уровня, связанную со структурой пищевой цепи в экосистеме. Для экосистемы, в которой процесс образования первичной продукции лимитируется доступным количеством биогенных элементов (оз. Нарочь, 13 % вклада третьего главного фактора в динамику экосистемы), именно это доступное количество биогенов и является третьим главным фактором, влияющим на ее многолетнюю динамику. С процессом образования первичной продукции связан и четвертый главный фактор, на 9 % определявший динамику экосистемы оз. Нарочь. И только пятый главный фактор, определявший динамику экосистемы оз. Нарочь в рассматриваемый период времени на 7 %, контролирует передачу первичной продукции потребителям

первого трофического уровня. Таким образом, проведенное статистическое исследование не только подтвердило эмпирически установленные закономерности функционирования озерных экосистем, но и впервые позволило получить количественные оценки значимости каждого главного фактора для развития экосистемы в конкретных обстоятельствах, зависящие от степени трофности водоема.

**Ключевые слова:** озерные экосистемы, многолетняя динамика, трофический статус, метод PCA, метод SSA, интерпретация главных факторов, количественные оценки, Нарочанские озера.

Основная функция природной экосистемы – создание первичного органического вещества и распределение его по трофическим сетям. Как показывает мировой опыт многолетних исследований, функционирование экосистемы обеспечивают следующие компоненты и процессы: сообщество, поток энергии и круговорот веществ. При этом экосистема должна быть устойчивой, т. е. обладать способностью сопротивляться нарушениям, поддерживая неизменной свою структуру и функцию [Одум, 1986]. В водных и наземных экосистемах главным процессом, обеспечивающим создание первичной продукции, является фотосинтез.

Фотосинтез осуществляется под действием солнечной энергии. Однако, как мы видим на примере трех Нарочанских озер, одинаковое количество солнечной энергии, падающее на единицу поверхности разных озер, ведет к образованию разного удельного количества первичного вещества. Экосистема дает столько первичной продукции, сколько она может дать в соответствии со своими исторически сложившимися географическими и экологическими индивидуальными свойствами, в частности, морфометрией озерной котловины, характером донных отложений, гидрохимическим режимом, биогенной нагрузкой на территорию водосбора, структурой и уровнем развития водных биологических сообществ

[Wetzel, 2001; Karatayev et al., 2005; Schindler, 2006; Dodds, Cole, 2007]. В соответствии с этими индивидуальными характеристиками экосистема приобретает определенную потенциальную продуктивность и определенный трофический статус.

Нарочанская система озер представляет собой каскад из трех озер, различающихся по своим характеристикам и по степени трофности (табл. 1). До середины 70-х годов XX в. оз. Баторино имело статус высокоэвтрофного, оз. Мястро – эвтрофного, оз. Нарочь – мезотрофного [Экологическая система..., 1985]. Однако затем было отмечено антропогенное эвтрофирование всех трех экосистем, проведена их целенаправленная деэвтрофикация, а в середине 80-х годов произошло вселение моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas, что дало толчок развитию в этих экосистемах процесса бентификации [Жукова, Остапеня, 2000; Остапеня и др., 2012; Жукова, 2013; Adamovich et al., 2017]. По-видимому, именно перестройка потоков энергии внутри экосистем вследствие вселения дрейссены стала одной из основных причин того, что в настоящее время трофический статус всех трех озер понизился до эвтрофного (оз. Баторино), мезотрофного (оз. Мястро) и олиго-мезотрофного (оз. Нарочь) [Остапеня и др., 2012; Адамович и др., 2016]. При этом следует иметь в виду, что термин “трофность” рас-

Т а б л и ц а 1

**Основные характеристики Нарочанских озер (по: [Бюллетень..., 1999–2021])**

| Показатель                                         | Баторино | Мястро | 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, лет                              | 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    |

смачивается нами как состояние водной толщи, т. е. в понимании, близком к пониманию его Э. Науманном, впервые предложившим данное понятие [Naumann, 1927]. Если “трофность” связывать со всей первичной продукцией озера, включая продукцию макрофитов, микрофитобентоса и перифитона, принятый нами показатель трофического статуса, отражающий состав, структуру и функционирование планктона, теряет смысл.

С 1978 г. по настоящее время наблюдения за озерами ведутся регулярно на протяжении каждого вегетационного сезона и охватывают основные гидроэкологические показатели состояния экосистем всех трех озер [Бюллетень..., 1999–2021]. Это позволяет использовать полученные данные для количественного исследования многолетней динамики выбранных показателей. Предложенный нами подход к анализу этих данных позволил выделить факторы, в наибольшей степени влиявшие на развитие данных водных экосистем в текущий исторический период.

Исследование проводили в несколько этапов, каждый из которых подробно описан в предыдущих публикациях [Казанцева и др., 2018, 2019, 2021, 2022]. Данная статья является итоговой.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исходными данными для исследования послужили непрерывные 38-летние (1978–2015 гг.) ряды средних за вегетационные сезоны значений следующих характеристик озер Баторино, Мястро и Нарочь в интегральных пробах, отражающих средний состав озерной воды с учетом батиметрической составляющей: концентрация общего фосфора ( $P_{tot}$ ,  $mg \cdot l^{-1}$ ), биохимическое потребление кислорода за 5 суток ( $BOD_5$ ,  $mg O_2 \cdot l^{-1}$ ), концентрация хлорофилла *a* ( $Chl a$ ,  $mcg \cdot l^{-1}$ ), биомасса фитопланктона ( $B_{phyto}$ ,  $mg \cdot l^{-1}$ ), биомасса зоопланктона ( $B_{zoo}$ ,  $mg \cdot l^{-1}$ ), концентрация сестона ( $Seston$ ,  $mg \cdot l^{-1}$ ), а также первичная продукция ( $A_{opt}$ ,  $mg C \cdot m^{-3} \cdot сут^{-1}$ ) и аэробная деструкция ( $D_{opt}$ ,  $mg C \cdot m^{-3} \cdot сут^{-1}$ ) в интегральных пробах воды, экспонируемых на глубине оптимального фотосинтеза (30–50 см). Полные таблицы исходных данных и методики, использованные для их получения, приведены в [Казанцева и др., 2019].

Для решения поставленной задачи применены два математико-статистических метода: метод главных компонент (PCA) [Айвазян и др., 1989; Jolliffe, 2002] и метод анализа сингулярных спектров (SSA) [Zhigljavsky, Golyandina, 2013]. Метод PCA позволяет на базе исходных переменных сформировать новые взаимно независимые переменные, называемые главными компонентами (Principal Components). Смысл замены исходных переменных главными компонентами заключается в том, что динамика совокупности любого количества исходных переменных практически полностью описывается динамикой малого количества главных компонент. Проблема состоит в необходимости придания биологического смысла главным компонентам и стоящим за ними главным факторам, определявшим многолетнюю динамику изучаемых экосистем. Метод SSA позволяет разложить временной ряд на долговременный тренд, циклические составляющие разных периодов и амплитуд и остаток, не поддающийся разложению. Это разложение дает возможность сопоставить обнаруженные тренды и циклы в динамике различных параметров и таким образом более доказательно обсуждать влияние конкретных факторов на экосистему.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Многолетняя динамика указанных выше характеристик каждой экосистемы в общих чертах повторяла динамику концентрации общего фосфора  $P_{tot}$ , которая в наибольшей степени отражала антропогенное влияние на экосистемы. Рисунок 1 на примере оз. Мястро графически представляет разложение исходных рядов методом SSA на тренды и циклические составляющие с наибольшим вкладом в динамику параметра. Тренды внесли от 78 до 99 % вклада в изменчивость параметров, выявленные колебания имели разные периоды – от очень быстрых до очень медленных, но для большинства параметров самый большой вклад в их динамику внесли колебания с периодом, близким к 22 годам.

Методом PCA была проанализирована совокупность 38-летних рядов семи биотических параметров экосистемы каждого озера. В анализ не был включен параметр  $P_{tot}$ , так как он отражает не только внутрисистемные

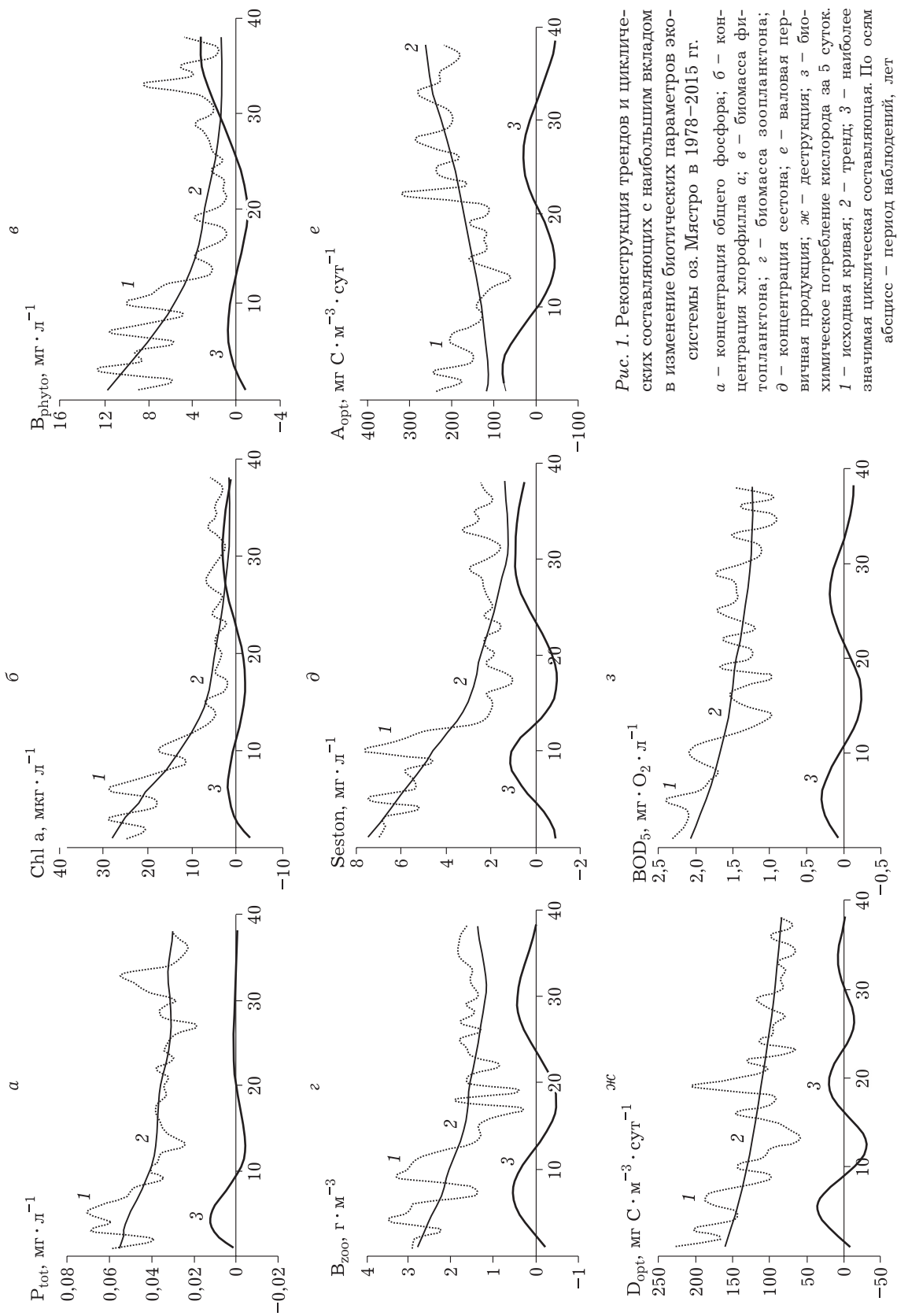


Рис. 1. Реконструкция трендов и циклических составляющих с наибольшим вкладом в изменение биотических параметров экосистемы оз. Маястро в 1978–2015 гг.

$a$  – концентрация общего фосфора;  $b$  – концентрация хлорофилла  $a$ ;  $b$  – биомасса фитопланктона;  $g$  – биомасса зоопланктона;  $d$  – концентрация сестона;  $e$  – валовая первичная продукция;  $ж$  – биохимическое потребление кислорода за 5 суток. 1 – исходная кривая; 2 – тренд; 3 – наиболее значимая циклическая составляющая. По осям абсцисс – период наблюдений, лет

Т а б л и ц а 2

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  | –  | –   | 91,6  |
| Мястро   | 65,1 | 15,3 | 9,8  | –  | –   | 90,2  |
| Нарочь   | 42,7 | 22,1 | 13,3 | 9  | 7,1 | 94,2  |

процессы, но и внешнее антропогенное воздействие, результатом которого на протяжении рассматриваемого нами периода времени стало сначала эвтрофирование, а потом деэвтрофирование всех трех экосистем. В результате анализа для каждой экосистемы выделено семь взаимно независимых и взаимно ортогональных главных компонент, из которых 3–5 практически полностью отражают динамику исходных переменных (табл. 2).

Как следует из табл. 3, в экосистемах озер Баторино и Мястро главная компонента F1 внесла большой вклад в динамику практиче-

ски всех параметров, кроме потенциального фотосинтеза  $A_{opt}$ , который служит показателем валовой первичной продукции планктона и на который очень сильно влияла компонента F2. В оз. Нарочь под сильным воздействием F1 находилось меньшее число параметров, зато расширился спектр влияния F2. Компонента F3 связана с зоопланктоном только в Баторино и Мястро, а в Нарочи эту роль взяла на себя компонента F5.

Сильные корреляционные связи между F1, F2 и исходными параметрами почти всегда отрицательны (табл. 4). Исключение составляют

Т а б л и ц а 3

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

| Параметр         | Баторино    |             |      | Мястро      |             |      | Нарочь      |             |             |      |      |
|------------------|-------------|-------------|------|-------------|-------------|------|-------------|-------------|-------------|------|------|
|                  | F1          | F2          | F3   | F1          | F2          | F3   | F1          | F2          | F3          | F4   | F5   |
| Chl <i>a</i>     | <b>0,88</b> | –           | –    | <b>0,90</b> | –           | –    | <b>0,73</b> | –           | –           | 0,12 | –    |
| $B_{phyto}$      | <b>0,76</b> | –           | –    | <b>0,78</b> | –           | –    | 0,27        | –           | <b>0,50</b> | 0,22 | –    |
| $A_{opt}$        | –           | <b>0,89</b> | –    | –           | <b>0,90</b> | 0,10 | 0,21        | <b>0,51</b> | –           | –    | –    |
| $D_{opt}$        | 0,49        | 0,37        | –    | <b>0,58</b> | –           | 0,31 | –           | <b>0,78</b> | –           | –    | –    |
| $B_{zoo}$        | <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.

Т а б л и ц а 4

Значимые коэффициенты корреляции между главными компонентами F1 – F5 и параметрами экосистем Нарочанских озер

| Пара-<br>метр    | F1     |         |         | F2      |        |         | F3    |        |        | F4      |       |        | F5       |
|------------------|--------|---------|---------|---------|--------|---------|-------|--------|--------|---------|-------|--------|----------|
|                  | Б      | М       | Н       | Б       | М      | Н       | Б     | М      | Н      | Б       | М     | Н      | Н        |
| Chl <i>a</i>     | –0,94* | –0,95** | –0,85*  |         |        |         |       |        |        |         |       |        | –0,34*** |
| $B_{phyto}$      | –0,87* | –0,88*  | –0,52** |         |        |         |       |        |        | 0,71*   | 0,43* | 0,47** |          |
| $A_{opt}$        |        |         | 0,46*   | –0,94** | 0,94** | –0,71*  |       |        |        |         |       |        |          |
| $D_{opt}$        | –0,70* | –0,76*  |         | –0,61*  |        | –0,89*  |       | –0,56* |        | 0,34*** |       |        |          |
| $B_{zoo}$        | –0,75* | –0,75*  | –0,80*  |         |        |         | 0,64* | 0,50** |        |         |       |        | 0,50**   |
| Seston           | –0,93* | –0,96** | –0,95** |         |        |         |       |        |        |         |       |        |          |
| BOD <sub>5</sub> | –0,92* | –0,90*  | –0,44** |         |        | –0,47** |       |        | –0,58* |         |       | 0,47** |          |

П р и м е ч а н и е. Б – Баторино, М – Мястро, Н – Нарочь. \* $p < 0,001$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,05$ .

Тренды и колебания с наибольшим вкладом (F1[1], F2[1], F3[1]) в динамику главных компонент F1, F2, F3 Нарочанских озер

| Циклическая составляющая | Баторино    |          | Мястро      |          | Нарочь      |          |
|--------------------------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|
|                          | Период, лет | Вклад, % | Период, лет | Вклад, % | Период, лет | Вклад, % |
| F1, тренд                |             | 85       |             | 51       |             | 34       |
| F1[1]                    | 6           | 5        | 5           | 7        | 14          | 11       |
| F2[1]                    | 32          | 62       | 33          | 47       | 20          | 34       |
| F3[1]                    | 12          | 30       | 22          | 43       | 30          | 42       |

положительные корреляции между F1 и потенциальной первичной продукцией  $A_{орт}$  оз. Нарочь и очень сильная и единственная значимая связь между F2 и  $A_{орт}$  оз. Мястро.

Главные компоненты F1, F2 и F3 трех озер были разложены на тренды и циклические составляющие. Собственно тренды проявились только в динамике компонент F1. А тренды компонент F2 и F3 превратились в колебания с наибольшим вкладом в их динамику (табл. 5).

#### ОБСУЖДЕНИЕ (БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ)

Каждая главная компонента интерпретируется как некий главный фактор F, влияющий на развитие рассматриваемых процессов. При интерпретации использовались как коротко описанные выше результаты данного исследования, так и результаты других исследований, проведенных на Нарочанских озерах.

#### Первый главный фактор

Для интерпретации первой главной компоненты нам потребовалось использовать понятия трофического статуса и устойчивости экосистемы.

В зависимости от множества конкретных условий каждая озерная экосистема реализует свою потенциальную возможность образования первичной продукции, или естественную продуктивность, которая определяет трофический статус экосистемы. При постоянных неизбежных колебаниях внешней и внутренней среды конкретное количество первичной продукции, произведенной экосистемой за единицу времени, тоже колеблется. Мы называем устойчивой такую экосистему, ко-

торая 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 [Scheffer et al., 2001].

По тем же исходным данным, которые использованы в этом исследовании, была рассчитана динамика обобщенного индекса трофности (TSI) Нарочанских озер на протяжении 1978–2013 гг. [Адамович и др., 2016]. Она была сопоставлена с динамикой концентрации общего фосфора  $P_{tot}$  и с динамикой компонент F1 каждого озера (рис. 2).

К концу 70-х годов XX в. вследствие значительного увеличения фосфорной нагрузки на Нарочанские озера произошло их эвтрофирование. При этом несмотря на увеличение абсолютных значений большинства параметров потенциальная продуктивность всех трех озер, показателем которой является валовая первичная продукция планктона ( $A_{opt}$ ), снизилась (рис. 3). Следовательно, повышение трофности отрицательно сказалось на продукционных возможностях экосистем. Этому периоду соответствует максимально низкое отрицательное значение факторов F1, причем этот отрицательный эффект в большей степени проявился в эвтрофных озерах. Область

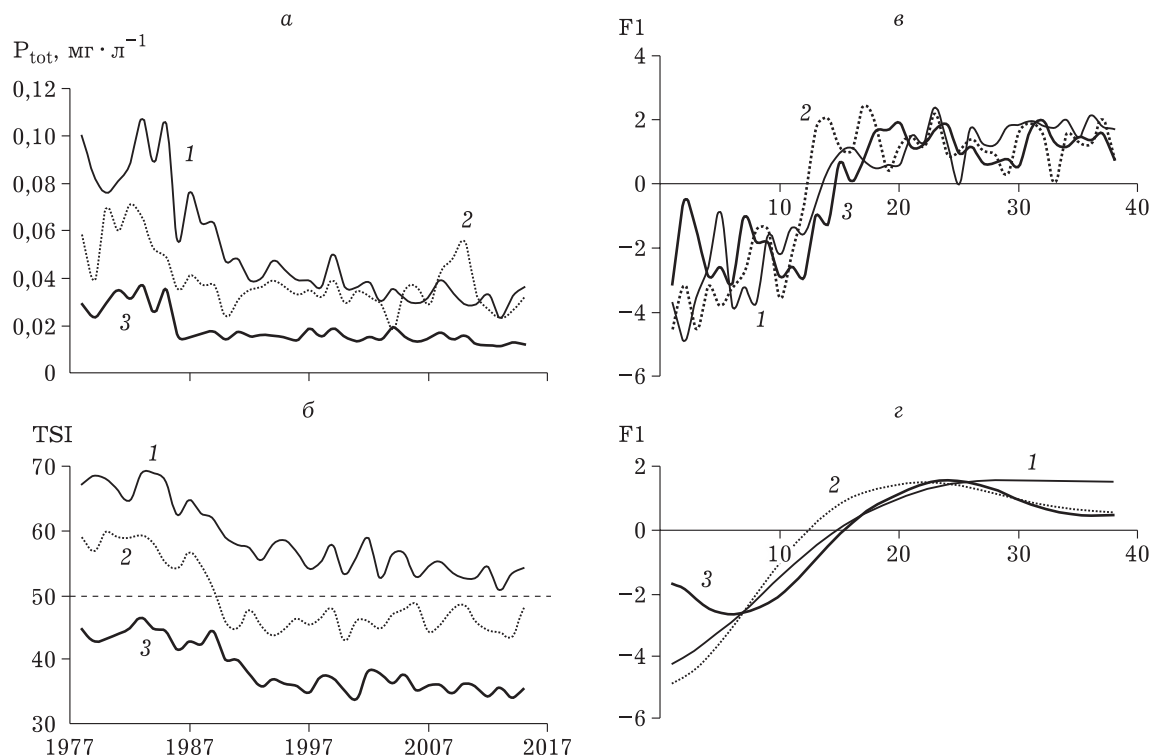


Рис. 2. Сравнение динамики концентрации общего фосфора  $P_{tot}$  (а), обобщенного индекса трофности TSI (б), динамики главных компонент F1 (в) и их трендов (г) Нарочанских озер в 1978–2015 гг.

1 – Баторино; 2 – Мястро; 3 – Нарочь. TSI взяты из [Адамович и др., 2016]; штриховая линия – условная граница эвтрофной и мезотрофной зон. По осям абсцисс – период наблюдений, лет

отрицательных значений фактора F1 можно интерпретировать как период низкой устойчивости (высокой уязвимости) экосистемы, когда она не может использовать весь фосфор из-за нехватки других ресурсов.

По мере снижения внешней фосфорной нагрузки происходило снижение антропогенной составляющей трофности озер. При этом потенциальная продуктивность их экосистем

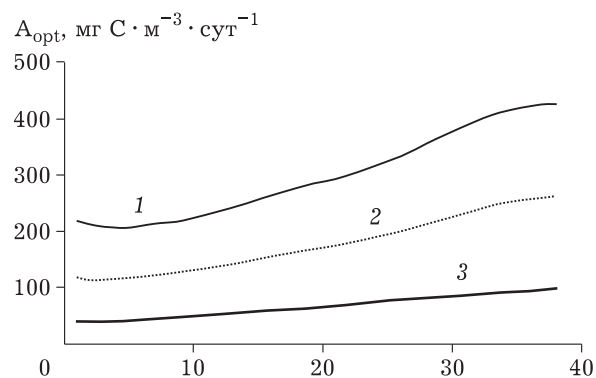


Рис. 3. Тренды динамики потенциальной продуктивности Нарочанских озер в 1978–2015 гг. По оси абсцисс – период наблюдений. Ост. обозн. см. на рис. 2

( $A_{opt}$ ) росла вследствие увеличения прозрачности, поддержанной фильтрационной активностью вселившейся к этому времени дрейссены, значения остальных параметров снижались, а фактор F1 возрастал. Момент перехода F1 от отрицательных значений к положительным примерно соответствует окончанию периода деэвтрофикации. К этому времени количество поступающего с водосбора фосфора снизилось до такого уровня, при котором прекратилось лимитирование первичной продукции другими ресурсами. При дальнейшем снижении концентрации фосфора в экосистемах снова возник неиспользованный запас других ресурсов, что привело к повышению их устойчивости и восстановлению естественного трофического статуса.

Для мелкого эвтрофного оз. Баторино лимитирующим ресурсом, недостаток которого не позволяет экосистеме постоянно увеличивать продуктивность вслед за увеличением фосфорной нагрузки, является прозрачность воды (SD). При увеличении биомассы фитопланктона происходит быстрое затенение

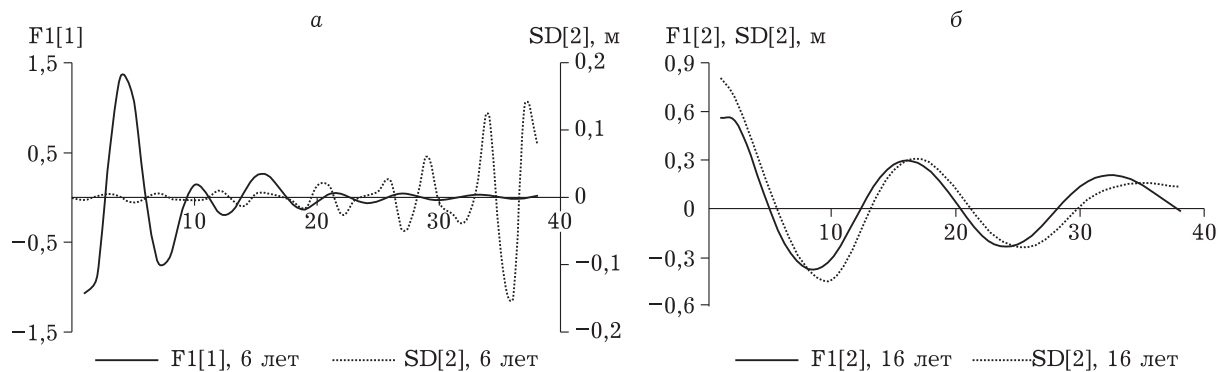


Рис. 4. Циклические составляющие, выделенные в динамике главной компоненты F1 и прозрачности воды по диску Секки (SD) оз. Баторино (а) и оз. Мясро (б). [1], [2] – циклические составляющие, стоящие на первом и втором месте по величине их вклада в динамику соответствующего параметра

верхних слоев воды, что препятствует фотосинтезу. О связи фактора F1 с прозрачностью говорит и наличие колебаний с одинаковым периодом 6 лет в их многолетней динамике (рис. 4, а). По всей видимости, для оз. Баторино прозрачность – это единственный показатель, который в условиях переменной биогенной нагрузки лимитирует продукционные возможности экосистемы на протяжении вегетационного сезона.

Тренд фактора F1 мезотрофного оз. Мясро в течение всего рассматриваемого периода проявлял очень медленное колебание (см. рис. 2, г). Это свидетельствует о том, что устойчивость экосистемы этого озера 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. Мясро с прозрачностью воды подтверждается наличием 16-летнего цикла в динамике F1 и SD (рис. 4, б).

Среди трех Нарочанских озер мезо-олиготрофное оз. Нарочь в наименьшей степени зависит от фактора F1. Тренд F1 оз. Нарочь представляет собой очень медленное колебание, период которого можно оценить в 25–30 лет. Сложная динамика фактора F1 и его составляющих оз. Нарочь пока позволяет сделать только выводы общего характера. Во-первых, правильное колебательное поведение тренда F1 на всех стадиях изменения трофности оз. Нарочь говорит о том, что причина дестабилизации его экосистемы 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.

Во всех трех озерах главный фактор F1 и индекс трофности TSI изменялись в противоположном направлении (см. рис. 2, б, в).

На основании проведенного анализа предложена следующая интерпретация первого главного фактора: первый главный фактор, который определил состояние экосистем озер Баторино, Мясро и Нарочь в период 1978–2015 гг. соответственно на 63, 65 и 43 %, представляет собой устойчивость озерной экосистемы к нарушению ее сбалансированного состояния в условиях переменной биогенной нагрузки, находящуюся в обратной зависимости от трофности водоема.

## Второй главный фактор

Главная компонента F2 значимо связана с тремя параметрами:  $A_{opt}$ ,  $D_{opt}$  и  $BOD_5$ , т. е. с процессами образования и разложения (окисления) органического вещества (см. табл. 4). В оз. Мясро динамика F2 практически повторяет динамику  $A_{opt}$ . В озерах Баторино и Нарочь F2 и связанные с ним параметры изменяются в противоположном направлении, что обуславливает отрицательные коэффициенты корреляции между F2 и этими параметрами в оз. Баторино и Нарочь и положительный, близкий к 1, коэффициент в оз. Мясро.

Доминирующие циклы главной компоненты F2 и связанных с ней параметров  $A_{opt}$  каждой из трех экосистем имеют периоды, равные 18–22 и 32–33 годам. Циклы, вторые

Периоды (годы) доминирующих циклов главной компоненты F2 и связанных с ней параметров экосистем Нарочанских озер

| Показатель       | Баторино |        | Мястро  |        | Нарочь  |        |
|------------------|----------|--------|---------|--------|---------|--------|
|                  | [1]      | [2]    | [1]     | [2]    | [1]     | [2]    |
| F2               | 32 (62)  | 8 (13) | 33 (47) | 3 (14) | 20 (34) | 4 (24) |
| A <sub>opt</sub> | 22       | 3      | 22      | 3      | 18      | 4      |
| D <sub>opt</sub> | 22       | 6      |         |        | 4       | 5      |
| BOD <sub>5</sub> |          |        |         |        | 15      | 3      |

П р и м е а н и е. [1], [2] – первая и вторая по значимости вклада в динамику параметра составляющие. В скобках – процент вклада в динамику показателя.

по значимости вклада в динамику параметра, тоже имеют близкие между собой периоды (табл. 6).

Периоды колебаний главной компоненты F2 и параметров, связанных с процессом образования первичной продукции в 1978–2015 гг., были сопоставлены с известными циклами солнечной активности (11 лет, 22 года и 35 лет) (рис. 5). Это сопоставление дает основание выдвинуть следующую гипотезу: вторым главным фактором, определяющим долговременную динамику озерной экосистемы

в условиях меняющейся биогенной нагрузки, является солнечная радиация.

При анализе функциональных и статистических связей между фактором F2 и связанными с ним параметрами были учтены такие важные характеристики экосистем, как водный баланс и развитие моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha*, вселившегося в Нарочанские озера в середине 80-х годов XX в. Анализ позволил объяснить противоположную направленность динамики F2 и A<sub>opt</sub> в экосистемах озер Баторино и Нарочь и одинаковую

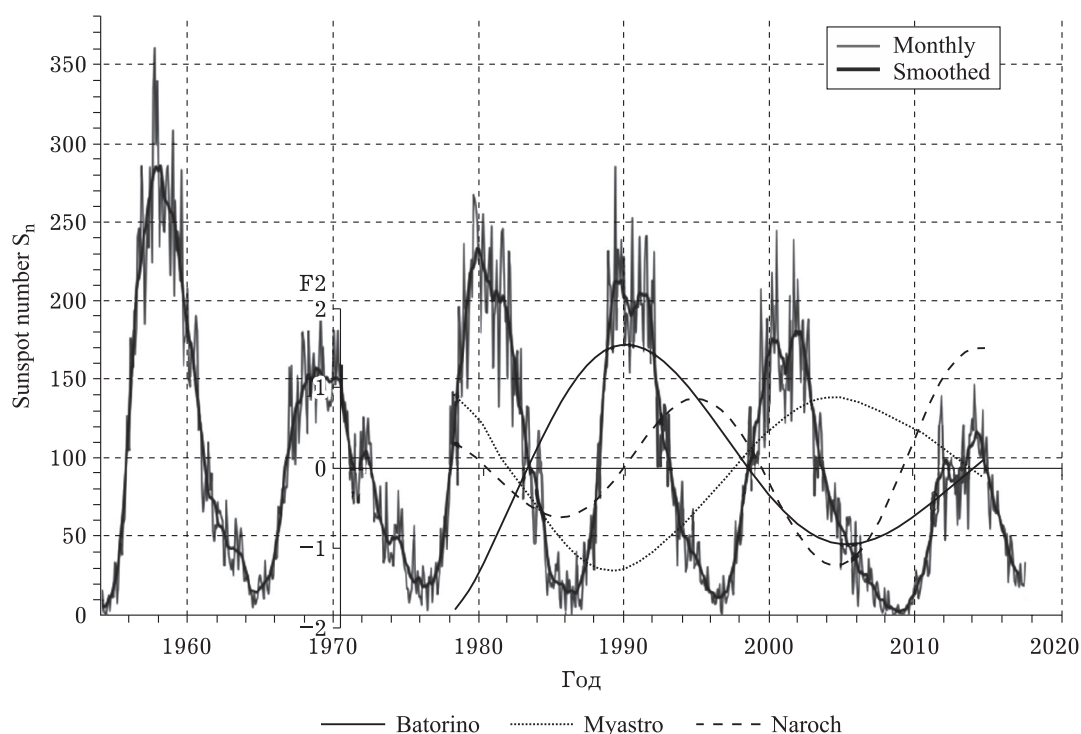


Рис. 5. Сопоставление 11-летних солнечных циклов [SILSO data/image, Royal Observatory of Belgium, Brussels (<http://sidc.be/silso>)] и доминирующих колебаний главных компонент F2

направленность этих процессов в экосистеме оз. Мястро [Казанцева и др., 2021].

### Третий – пятый главные факторы

Во всех озерах главная компонента F3 через параметры  $B_{\text{phyto}}$ ,  $B_{\text{zoo}}$ ,  $A_{\text{opt}}$ ,  $D_{\text{opt}}$ ,  $BOD_5$  связана с процессами создания, потребления и разложения органического вещества в водоеме (см. табл. 3, 4). Для образования органического вещества на основе фотосинтеза кроме солнечной энергии нужны еще биогенные элементы. Их недостаток лимитирует образование первичной продукции и тем самым влияет на биомассу фитопланктона. В экосистеме глубокого мезо-олиготрофного оз. Нарочь компонента F3 связана с фитопланктоном и с биохимическим потреблением кислорода, которое характеризует процесс разложения неживого органического вещества и высвобождение в оборот биогенных элементов. При этом поступление в экосистему оз. Нарочь биогенных элементов из внешних источников после снижения внешней фосфорной нагрузки вернулось к естественному для нее низкому уровню. Это дает основание предположить, что для оз. Нарочь третьим главным фактором, влияющим на многолетнюю динамику его экосистемы, является обеспеченность процесса создания первичной продукции биогенными элементами.

Четвертый главный фактор достаточно заметен только в оз. Нарочь (см. табл. 2). И в его формирование 20 % вклада вносит концентрация хлорофилла наряду с теми же двумя параметрами, которые связаны с третьим

фактором (табл. 7). Количество хлорофилла определяет интенсивность фотосинтеза и влияет на продуктивность экосистемы. Таким образом, четвертый главный фактор в оз. Нарочь тоже связан с процессом образования первичной продукции. Это может быть концентрация хлорофилла  $a$ , которая, вероятно, также является параметром, лимитирующим этот процесс.

Созданное первичное органическое вещество необходимо передать потребителям. И первым звеном в пищевой цепочке, участвующим в данном анализе, является зоопланктон. А пятая главная компонента для оз. Нарочь на 50 % формируется зоопланктоном (см. табл. 7). Мы предполагаем, что пятый главный фактор, определявший динамику экосистемы оз. Нарочь в рассматриваемый период времени на 7 % (см. табл. 2), – это передача первичной продукции зоопланктону (моллюск-фильтратор дрейссена не играет здесь значительной роли).

В экосистеме эвтрофного оз. Баторино наиболее сильное взаимодействие с главной компонентой F3 проявил параметр  $B_{\text{zoo}}$  (вклад биомассы зоопланктона в формирование F3 равен 72 %). Экосистема оз. Баторино не испытывает недостатка в биогенных элементах, так как с избытком получает их в результате разложения авто- и аллохтонного органического вещества (годовой приток с водосбора составляет 62 % общего объема воды озера). Поэтому процесс образования первичной продукции зависит только от одного главного фактора (второго по значимости вклада в динамику экосистемы) – солнечной радиа-

Т а б л и ц а 7

Вклады переменных (доли от 1) в главные компоненты F3 – F5 Нарочанских озер

| Параметр           | F3   |      |      | F4   |      |      | F5   |
|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|
|                    | Б    | М    | Н    | Б    | М    | Н    | Н    |
| Chl $a$            | –    | –    | –    | –    | –    | 0,19 | 0,19 |
| $B_{\text{phyto}}$ | 0,15 | –    | 0,54 | 0,26 | 0,51 | 0,35 | –    |
| $A_{\text{opt}}$   | –    | 0,15 | –    | 0,28 | –    | –    | 0,16 |
| $D_{\text{opt}}$   | –    | 0,45 | –    | 0,35 | –    | –    | 0,14 |
| $B_{\text{zoo}}$   | 0,72 | 0,36 | –    | –    | 0,20 | –    | 0,50 |
| Seston             | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    |
| $BOD_5$            | 0,11 | –    | 0,36 | –    | 0,19 | 0,38 | –    |

Примечание. Прочерк соответствует значению, меньшему 0,1. Б – Баторино; М – Мястро; Н – Нарочь.

ции. А третьим главным фактором здесь является передача вновь созданного органического вещества по пищевой цепи, которая при избыточном количестве фитопланктона зависит не столько от биомассы имеющегося фитопланктона, сколько от суммарного рациона его потребителей, представленных в нашем исследовании зоопланктоном.

В экосистеме мезотрофного оз. Мястро существуют наиболее благоприятные условия для образования первичной продукции. Благодаря фильтрующей деятельности дрейссены, которая нашла здесь наилучшие условия для жизни, всегда создается прозрачность, достаточная для интенсивного фотосинтеза. Доступных биогенных элементов тоже достаточно, так как они поступают из оз. Баторино, а также из выделений дрейссены и другого населения водоема. Поэтому, так же как в Баторино, процесс первичного продуцирования здесь определяется одним вторым главным фактором (солнечной радиацией), а третьим главным фактором становится передача первичной продукции непосредственным потребителям. Однако зоопланктон оз. Мястро играет в этой передаче гораздо меньшую роль по сравнению с зоопланктоном оз. Баторино может быть потому, что значительную долю первичной продукции забирает дрейссена, достаточных данных по которой у нас пока нет.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного анализа складывается следующее понимание проблемы:

Функционирование водной экосистемы в многолетней динамике направлено на решение трех основных задач:

1. Сохранение себя как индивидуальности со своей структурой и своими свойствами.
2. Создание первичного органического вещества в соответствии со своими потенциальными возможностями.
3. Передача созданного органического вещества потребителям следующих трофических уровней.

Непрерывный многолетний мониторинг основных гидроэкологических характеристик экосистем трех озер Нарочанской системы позволил провести математико-статистический анализ полученных данных. Совокупность 38-летних (1978–2015 гг.) непрерывных рядов

среднесезонных значений семи параметров каждой экосистемы была исследована методом главных компонент (РСА). В результате из исходных семи параметров каждой совокупности были сформированы семь новых независимых переменных F1 – F7, называемых главными компонентами. Эти новые переменные, так же как и исходные, полностью описывали изменения, происходившие в экосистемах в течение указанного периода. При этом для эвтрофного оз. Баторино три первые следующие друг за другом главные компоненты объясняли 92 % произошедших в экосистеме изменений, для мезотрофного оз. Мястро также три главные компоненты объясняли 90 % изменений и для мезо-олиготрофного оз. Нарочь 94 % изменений объяснялось пятью главными компонентами.

Если придать этим нескольким главным компонентам биологическую интерпретацию, можно установить те главные факторы, которые в наибольшей степени влияют на многолетнюю динамику водной экосистемы.

Проанализировав корреляционные связи главных компонент с параметрами каждой экосистемы, связи между самими параметрами, учитывая специфику каждой экосистемы и опираясь на общие представления о процессах, происходящих в водной экосистеме, мы предложили следующую биологическую интерпретацию главных факторов.

Главные факторы в порядке их следования обеспечивают (контролируют) выполнение сформулированных выше трех основных задач, стоящих перед водной экосистемой.

Первые два главных фактора являются общими для экосистем любой степени трофности. F1 – это степень устойчивости структуры и внутренних связей экосистемы, находящаяся в обратной зависимости от степени ее трофности. Трофность экосистемы является показателем ее потенциальной продуктивности. Если экосистема сохраняет свой уровень трофности при естественных колебаниях всех параметров, она остается сама собой, т. е. является устойчивой экосистемой со своей сложившейся структурой населения и внутренних связей. И тогда она может реализовать свою естественную потенциальную продуктивность. Потеря устойчивости означает перестройку экосистемы, изменение ее внутренней структуры, т. е. прекращение ее существова-

ния в прежнем качестве, что неизбежно проявится в изменении ее трофического статуса. Экосистемам с узким диапазоном допустимых колебаний потенциальной продуктивности, что свойственно водоемам с высоким уровнем трофности, легче потерять устойчивость при сильных или длительных односторонних воздействиях. Таким образом, фактор F1 связан с первой задачей.

Фактор F2 – это солнечная радиация, без которой невозможен фотосинтез и создание органического вещества в любой озерной экосистеме. Фактор F2 представляет собой необходимое (но недостаточное) условие выполнения второй задачи.

При интерпретации следующих факторов необходимо учитывать специфику конкретной экосистемы. Если в процессе создания первичной продукции экосистема может испытывать недостаток еще в каких-то ресурсах, кроме солнечной радиации, то именно наличие (доступность) этих ресурсов и будет следующими главными факторами. Их количество будет соответствовать количеству лимитирующих ресурсов. Так происходит в экосистеме мезо-олиготрофного оз. Нарочь, для которого фактором F3 является количество биогенных элементов, фактором F4, возможно, – количество хлорофилла *a*. Эти факторы связаны еще с задачей создания органического вещества. И только следующий главный фактор (F5 в случае оз. Нарочь) направлен на решение третьей задачи – передачи созданного вещества дальше по пищевым сетям.

Если экосистема не испытывает недостатка в ресурсах (кроме солнечной энергии), необходимых для создания первичной продукции, третьим главным фактором F3 становится фактор передачи созданного вещества непосредственным потребителям (обеспечение третьей задачи, стоящей перед экосистемой). Такая ситуация складывается в эвтрофном оз. Баторино и мезотрофном оз. Мясро. Если бы среди исходных параметров были показатели, связанные с другими потребителями первичной продукции или с потребителями более высоких трофических уровней, возможно, число главных факторов, связанных с третьей задачей, увеличилось бы.

Таким образом, используя многолетние данные мониторинга нескольких основных параметров трех связанных между собой водных

экосистем разной степени трофности и применив к ним формальные методы математической статистики, мы не только подтвердили основные принципы функционирования экосистем, известные из практики, но и обратили внимание на самый значимый фактор, влияющий на долговременную динамику экосистемы. Этим фактором является способность экосистемы поддерживать свой исторически сложившийся статус при различных колебаниях условий внешней и внутренней среды. Кроме того, в результате данного исследования на примере Нарочанской системы озер впервые были получены количественные оценки степени влияния каждого выявленного фактора на многолетнюю динамику экосистем различной степени трофности в конкретный период их существования.

Работа выполнена по заданию Министерства науки и высшего образования РФ № 122031100274-7, а также при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект Б20У-003) и резервного фонда Президента Республики Беларусь на 2021 год.

## 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. doi: 10.7868/S0321059616050023 [Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheeva T. M., Kovalevskaya R. Z., Luk'yanova E. V. Long-Term Variations of the Trophic State Index in the Narochansk Lakes and Its Relation with the Major Hydroecological Parameters // Water Resources. 2016. Vol. 43, N 5. P. 809–817. doi:10.1134/S009780781605002X].
- 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.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясро, Баторино (1999–2020 гг.) / Т. В. Жукова, Т. М. Михеева, Р. З. Ковалевская и др.; под ред. А. П. Остапеня и Т. М. Михеевой. Минск: БГУ, 1999–2021.
- 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, 2013. С. 55–59.
- Жукова Т. В., Остапеня А. П. Оценка эффективности природоохранных мероприятий на водосборе Нарочанских озер // Природные ресурсы (Межведом. бюл.). 2000. № 3. С. 68–73.
- Казанцева Т. И., Адамович Б. В., Алимов А. Ф., Жукова Т. В., Солнцев В. Н. Анализ динамики гидроэко-

- логических показателей оз. Нарочь методом Singular Spectrum Analysis по данным 1978–2015 гг. // *Экология*. 2018. № 1. С. 3–16. doi: 10.7868/S0367059718010018 [Kazantseva T. I., Adamovich B. V., Alimov A. F., Zhukova T. V., Solntsev V. N. Singular Spectrum Analysis of Hydroecological Parameter Dynamics of Lake Naroch' in the Years 1978–2015 // *Rus. J. Ecol.* 2018. Vol. 49, N 1. P. 1–13. doi: 10.1134/S1067413618010071].
- Казанцева Т. И., Адамович Б. В., Алимов А. Ф., Михеева Т. М., Жукова Т. В., Ковалевская Р. З., Солнцев В. Н. Главный фактор, определяющий динамику озерной экосистемы при избыточной нагрузке биогенами (на примере Нарочанских озер) // *Сиб. экол. журн.* 2019. Т. 26, № 6. С. 668–687. doi: 10.15372/SEJ20190604 [Kazantseva T. I., Adamovich B. V., Alimov A. F., Mikheyeva T. M., Zhukova T. V., Kovalevskaya R. Z., Solntsev V. N. The Main Factor Determining the Dynamics of the Lake Ecosystem under Excessive Nutrient Loading (A Case Study of the Naroch Lakes) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2019. Vol. 12, N 6. P. 544–561. doi: 10.1134/S1995425519060052].
- Казанцева Т. И., Адамович Б. В., Михеева Т. М. Биологическая интерпретация третьего главного фактора, влиявшего на многолетнюю динамику гидроэкологических параметров трех Нарочанских озер при переменной нагрузке биогенными элементами в 1978–2015 гг. // *Сиб. экол. журн.* 2022. Т. 29, № 1. С. 13–23. doi: 10.15372/SEJ20220102 [Kazantseva T. I., Adamovich B. V., Mikheyeva T. M. Biological Interpretation of the Third Main Factor Influencing the Long-Term Dynamics of Hydrological and Ecological Parameters of the Three Naroch Lakes under Changing Nutrient Load in 1978–2015 // *Contemporary Problems of Ecology*. 2022. Vol. 15, N 1. P. 11–18. doi: 10.1134/S1995425522010048].
- Казанцева Т. И., Адамович Б. В., Михеева Т. М., Жукова Т. В., Ковалевская Р. З., Солнцев В. Н. Вклад солнечной радиации в многолетнюю динамику гидроэкологических параметров озерных экосистем с переменной нагрузкой биогенными элементами (на примере Нарочанских озер) // *Сиб. экол. журн.* 2021. Т. 28, № 1. С. 13–24. doi: 10.15372/SEJ20210102 [Kazantseva T. I., Adamovich B. V., Mikheyeva T. M., Zhukova T. V., Kovalevskaya R. Z., Solntsev V. N. Contribution of Solar Radiation to the Long-Term Dynamics of Hydro-Ecological Parameters of Lake Ecosystems under Variable Nutrient Loading: Case Study on Naroch Lakes // *Contemporary Problems of Ecology*. 2021. Vol. 14, N 1. P. 11–19. doi: 10.1134/S1995425521010042].
- Одум Ю. *Экология*. Т. 1. М.: Мир, 1986.
- 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., Карabanovich В. С., Савич И. В., Верес Ю. К. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований // *Тр. БГУ*. 2012. Т. 7 (1). С. 135–148.
- Экологическая система Нарочанских озер / под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Изд-во “Университетское”, 1985. 302 с.
- Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M., Kovalevskaya 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.
- Dodds W. K., Cole J. J. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs // *Aquat. Sci.* 2007. Vol. 69. P. 427–439.
- Jolliffe I. T. *Principal Component Analysis*, Series: Springer Series in Statistics, 2nd ed. N. Y.: Springer, 2002. XXIX. 487 p.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Dodson S. I. Community analysis of Belarusian lakes: relationship of species diversity to morphology, hydrology, and land use // *J. Plankton Res.* 2005. Vol. 27(10). P. 1045–1053.
- Naumann E. Ziel und Hauptprobleme der regionalen Limnologie // *Bot. Not. (Lund)*. 1927. P. 81–103.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J. et al. Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature*. 2001. Vol. 413. P. 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Schindler D. W. Recent advances in the understanding and management of eutrophication // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51. P. 356–363.
- Wetzel R. G. *Limnology. Lake and river ecosystems* (3rd ed.). N. Y.: Academic, 2001.
- Zhigljavsky A., Golyandina N. *Singular Spectrum Analysis for Time Series*. Springer Briefs in Statistics. 1. Auflage. 2013. 120 p.

# Factors that most determine the dynamics of lake ecosystems under changing nutrient load: analysis of long-term monitoring data of Naroch lakes

T. I. KAZANTSEVA<sup>1\*</sup>, B. V. ADAMOVICH<sup>2</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  
\*E-mail: tamara.kazantseva@zin.ru

Since the second half of the 70s of the twentieth century, the ecosystems of lakes Batorino, Myastro and Naroch have undergone stages of anthropogenic eutrophication, targeted deeutrophication and benthification caused by the introduction of the filter-feeding mollusk *Dreissena polymorpha* Pallas. The set of continuous series of seasonal mean values of eight parameters of each ecosystem obtained in 1978–2015 were analyzed by mathematical-statistical methods of principal components (PCA) and singular spectra (SSA). The analysis showed that the complex long-term dynamics of the set of selected characteristics of the ecosystems of Lake Batorino and Lake Myastro during this period of time was described by three main components by 92 % and 90 % respectively, and the ecosystem of Lake Naroch – by five main components by 94 %. A biological interpretation of these principal components was proposed, i. e. a hypothesis was put forward as to which factors had the greatest influence on the ecosystem dynamics in those years. The first main factor which determined the dynamics of the ecosystems of lakes Batorino, Myastro and Naroch by 63, 65 and 43 % respectively, was interpreted as the resistance of the lake ecosystem to variable biogenic load, which is inversely related to the trophicity of the reservoir. The second main factor, whose contribution to the dynamics of the Naroch lakes ecosystem parameters (in the same order) amounted to 21, 15 and 22 %, was interpreted as solar radiation activity. The interpretation of the third main factor depends on the properties of a particular ecosystem. For ecosystems which are not deficient in biogenic elements (Lakes Batorino and Myastro, the contribution of the factor to the ecosystem dynamics was 8 and 10 %), it can be interpreted as the transfer of the created primary organic matter to consumers of the next trophic level, associated with the structure of the food chain in the ecosystem. For an ecosystem in which the process of primary production formation is limited by the available amount of biogenic elements (Lake Naroch, 13 % contribution of the third main factor to ecosystem dynamics), it is this available amount of nutrients that is the third main factor affecting its long-term dynamics. The fourth main factor, which determined the dynamics of Lake Naroch ecosystem by 9 %, is also connected with the process of primary production formation. Only the fifth main factor, which determined the dynamics of the ecosystem of Lake Naroch during the time period under consideration by 7 %, controls the transfer of primary production to consumers of the first trophic level. Thus, the conducted statistical study not only confirmed empirically established regularities in the functioning of lake ecosystems, but also for the first time allowed us to obtain quantitative assessments of significance of each main factor for ecosystem development in specific circumstances, depending on the degree of trophicity of water body.

**Key words:** lake ecosystems, long-term dynamics, trophic status, PCA method, SSA method, interpretation of the main factors, quantitative estimates, Naroch Lakes system.