

Биологическая интерпретация третьего главного фактора, влиявшего на многолетнюю динамику гидроэкологических параметров трех Нарочанских озер при переменной нагрузке биогенными элементами в 1978–2015 гг.

Т. И. КАЗАНЦЕВА^{1*}, Б. В. АДАМОВИЧ², Т. М. МИХЕЕВА²

¹Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

²Белорусский государственный университет
220030, Республика Беларусь, Минск, просп. Независимости, 4

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

Статья поступила 12.07.2021

После доработки 27.08.2021

Принята к печати 27.08.2021

АННОТАЦИЯ

Результаты непрерывного мониторинга системы Нарочанских озер, включающей в себя эвтрофное оз. Баторино, мезотрофное оз. Мястро и олигомезотрофное оз. Нарочь, были использованы для исследования вопроса о том, какие факторы в наибольшей степени влияют на многолетнюю динамику состояния озерной экосистемы, находящейся в условиях переменной нагрузки биогенными элементами. Совокупность непрерывных рядов среднесезонных значений восьми параметров каждой экосистемы за 1978–2015 гг. проанализирована методами анализа сингулярных спектров (SSA) и главных компонент (PCA). Третья главная компонента (F3), вклад которой в динамику экосистем озер Баторино, Мястро и Нарочь составил соответственно 8,2, 9,8 и 13,3 %, оказалась связанной с биомассами фито- и зоопланктона, а также с параметрами, характеризующими процессы деструкции и биохимического разложения органического вещества. Сопоставление статистических связей и периодов доминирующих циклических составляющих главных компонент F3 и связанных с ними параметров экосистем позволило сделать вывод, что интерпретация третьего главного фактора в условиях переменной нагрузки биогенными элементами зависит от особенностей конкретной экосистемы. Для экосистем, не испытывающих недостатка в биогенных элементах, 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, именно это доступное количество биогенов и является третьим главным фактором, влияющим на ее многолетнюю динамику.

Ключевые слова: озерные экосистемы, многолетняя динамика, трофический статус, циклические компоненты, метод PCA, метод SSA, интерпретация главных факторов, Нарочанские озера.

Нарочанская озерная система представляет собой каскад соединенных протоками озер Баторино, Мястро и Нарочь, имеющих раз-

ные морфометрию (табл. 1) и степень трофности. Систематическое изучение этих озер белорусскими учеными началось в 40-х го-

Т а б л и ц а 1

Основные характеристики Нарочанских озер (по: [Бюллетень..., 1999–2019])

Показатель	Баторино	Мястро	Нарочь
Площадь водного зеркала, км ²	6,3	13,1	79,6
Объем водной массы, 10 ⁶ м ³	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 ²	92,5	133,1	279,0
Удельный водосбор	14,7	10,2	3,5

дах XX в., и к концу 60-х годов оз. Баторино классифицировалось как высокоэвтрофное, оз. Мястро – как эвтрофное и оз. Нарочь – как мезотрофное [Экологическая система..., 1985]. В конце 70-х годов было отмечено быстрое антропогенное эвтрофирование всех трех озер, для предотвращения которого были приняты правительственные меры [Жукова, Остапеня, 2000]. Кроме того, в середине 80-х годов в Нарочанские озера вселился моллюск-фильтратор *Dreissena polymorpha* Pallas, что дало толчок развитию в них процесса бентификации [Остапеня и др., 2012; Жукова, 2013а, б; Adamovich et al., 2017]. Все это привело к некоторому снижению трофического статуса озер. В настоящее время оз. Баторино считается эвтрофным, оз. Мястро – мезотрофным и оз. Нарочь – олигомезотрофным [Адамович и др., 2016].

С 1978 г. по настоящее время наблюдения за озерами ведутся регулярно на протяжении вегетационного сезона [Бюллетень..., 1999–2019]. 38-летние (1978–2015) ряды среднесезонных значений восьми характеристик каждой экосистемы Нарочанской группы озер послужили основой для исследования вопроса о том, какие факторы внешней или внутренней среды в наибольшей степени определяют долговременную динамику состояния озерной экосистемы. Для решения этой задачи были применены метод главных компонент (PCA) [Айвазян и др., 1989; Jolliffe, 2002] и метод анализа сингулярных спектров (SSA) [Vautard, Ghil, 1989; Golyandina et al., 2001; Zhigljavsky, Golyandina, 2013]. Полученные результаты и биологическая интерпретация первой и второй главных компонент были описаны в наших предыдущих публикациях [Казанцева и др., 2018, 2019, 2021]. Первый главный фактор, соответству-

ющий первой главной компоненте и определявший динамику экосистем озер Нарочь, Мястро и Баторино в 1978–2015 гг. на 43, 65 и 63 % соответственно, интерпретирован нами 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 составил от 15 до 22 %, интерпретирован как активность солнечного излучения.

Данная статья посвящена интерпретации третьей главной компоненты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исходными данными для описываемого исследования послужили непрерывные ряды средних за вегетационные сезоны 1978–2015 гг. 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} , мг·л⁻¹), биохимическое потребление кислорода за 5 суток (BOD_5 , мг O_2 ·л⁻¹), концентрация хлорофилла *a* ($Chl\ a$, мкг·л⁻¹), биомасса фитопланктона (B_{phyto} , мг·л⁻¹), биомасса зоопланктона (B_{zoo} , мг·л⁻¹), концентрация сестона ($Seston$, мг·л⁻¹), первичная продукция (A_{opt} , мг $C \cdot м^{-3} \cdot сут^{-1}$) и аэробная деструкция (D_{opt} , мг $C \cdot м^{-3} \cdot сут^{-1}$) в интегральных пробах воды, экспонируемых на глубине оптимального фотосинтеза (30–50 см). Полные таблицы исходных данных, а также методики, использованные для их получения, приведены в предыдущей публикации [Казанцева и др., 2019].

Для математико-статистического анализа исходных рядов были использованы уже

упомянутые выше методы PCA и SSA. 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

Методом главных компонент была проанализирована совокупность семи исходных временных рядов (не был включен параметр P_{tot} , так как он отражает не только внутрисистемные процессы, но и внешнюю фосфорную нагрузку, ставшую причиной антропогенного эвтрофирования Нарочанских озер). Главная компонента F3 вносит от 8 до 13 % вклада в изменчивость экосистем (табл. 2).

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

Как видно из табл. 3, в оз. Баторино F3 связано в основном с биомассой зоопланктона, в оз. Мястро – с деструкцией и (в меньшей степени) биомассой зоопланктона, в оз. Нарочи – с биомассой фитопланктона и BOD_5 .

Динамика факторов F3 в разных озерах при кажущемся сходстве имеет различные доминирующие циклические составляющие, выявленные методом анализа сингулярных спектров (SSA) (рис. 1, табл. 4). Эти колебания соответствуют колебаниям параметров, связанных с фактором (рис. 2–4).

В оз. Баторино (см. рис. 2) фактор F3 согласуется преимущественно с зоопланктоном, а корреляция между ними достаточно высока и положительна ($r(F3, B_{zoo}) = 0,64$), т. е. усиление фактора в большинстве случаев сопровождается повышением биомассы зоопланктона, ослабление – снижением. Периоды колебаний с наибольшим вкладом в динамику F3 и B_{zoo} соответствуют друг другу (12 и 11 лет). Вклад всех колебаний в динамику F3 оз. Баторино составляет не более 34 %: F3[1] вносит 29,8 %, F3[2] – 2,4 %, остальные колебания в сумме дают менее 1,5 %.

В оз. Мястро (см. рис. 3) корреляционная связь F3 с зоопланктоном тоже достаточно

Т а б л и ц а 3
Вклад (в долях от 1) параметров в формирование главных компонент F3 (C); доля дисперсии параметров, объясняемая главными компонентами F3 (D); коэффициенты корреляции между F3 и параметрами (K)

Параметр	C			D			K		
	Б	М	Н	Б	М	Н	Б	М	Н
Chl <i>a</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–
B_{phyto}	0,15	–	0,54	–	–	0,50	–0,29	–	0,71*
A_{opt}	–	0,15	–	–	0,10	–	–	0,32	0,27
D_{opt}	–	0,45	–	–	0,31	–	–	–0,56*	0,12
B_{zoo}	0,72	0,36	–	0,41	0,25	–	0,64*	0,50**	–
Seston	–	–	–	–	–	–	–	–	–
BOD_5	0,11	–	0,36	–	–	0,36	–0,25	–0,12	0,58*

П р и м е ч а н и е. Выделены статистически значимые коэффициенты. Прочерк соответствует значению, меньшему 0,1. Б – Баторино, М – Мястро, Н – Нарочь. * $p < 0,001$; ** $p < 0,01$.

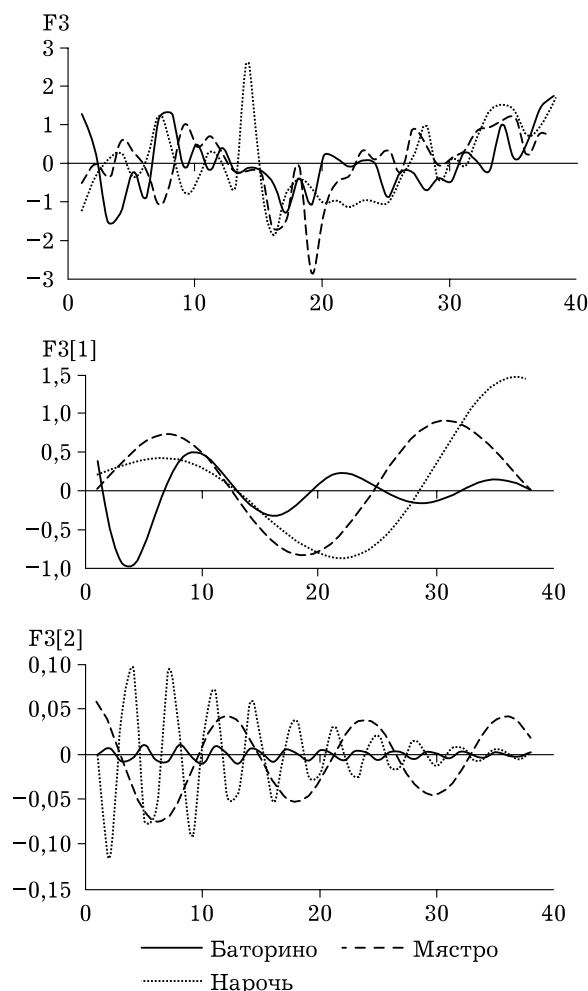


Рис. 1. Динамика главных компонент F3 и их доминирующих циклических составляющих F3[1], F3[2] по данным для Нарочанских озер. По осям абсцисс – период наблюдений

высока и положительна ($r(F3, B_{zoo}) = 0,50$), но чуть более сильна отрицательная корреляция с деструкцией ($r(F3, D_{opt}) = -0,56$). Наиболее медленные и заметные по вкладу в динамику фактора (43,4 %) колебания F3[1] с

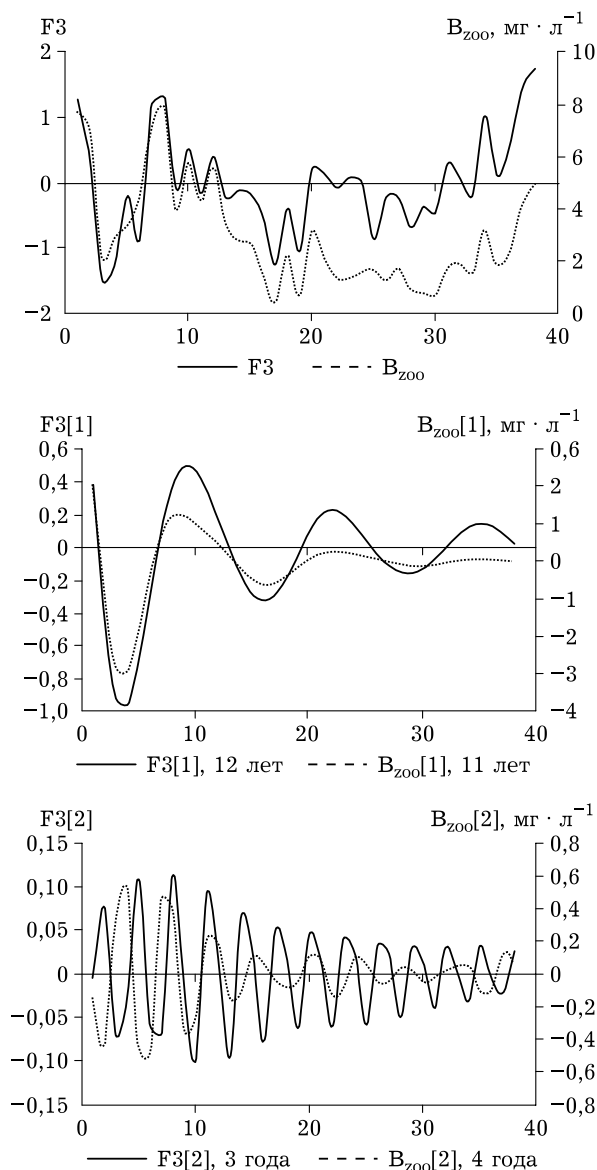


Рис. 2. Озеро Баторино. Динамика фактора F3, связанного с ним параметра B_{zoo} и их циклических составляющих. По осям абсцисс – период наблюдения

Т а б л и ц а 4
Периоды циклических составляющих главных компонент F3 Нарочанских озер (в скобках – вклад составляющей в динамику F3)

Циклические составляющие с наибольшим вкладом в динамику фактора F3	Баторино	Мястро	Нарочь
F3[1]	12 (29,8)	22 (43,4)	30 (42,4)
F3[2]	3 (2,4)	11 (17,8)	4 (17,7)
F3[3]	2 (0,7)	3 (11,4)	7 (12,8)

периодом 22 года с некоторой задержкой повторяют доминирующие колебания потенциального фотосинтеза ($A_{opt}[1]$, 22 года). Вторые по значимости вклада (17,8 %) колебания фактора (F3[2], 11 лет), скорее всего, формируются под влиянием доминирующих колебаний потенциальной деструкции ($D_{opt}[1]$, 14 лет) и вторых колебаний зоопланктона ($B_{zoo}[2]$, 7 лет), а колебания F3[3] (3 года, 11,4 %) соответствуют колебаниям $D_{opt}[2]$ (4 года) и $A_{opt}[2]$ (3 года). Все колебания F3 оз. Мястро опреде-

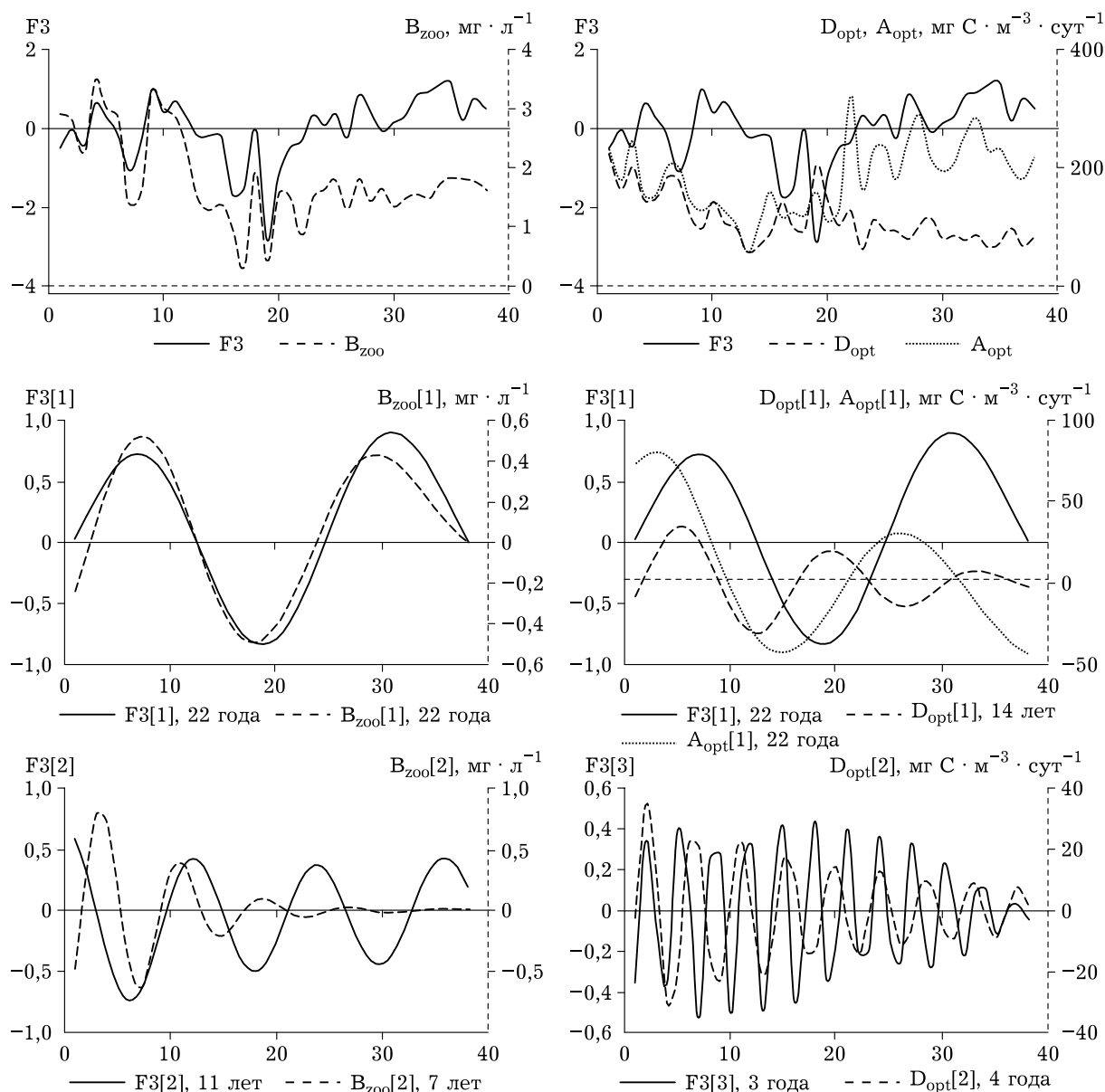


Рис. 3. Озеро Мястро. Динамика фактора F3, связанных с ним параметров B_{zoo}, D_{opt}, A_{opt} и их циклических составляющих

ляют динамику фактора почти на 81 %. Таким образом, в оз. Мястро фактор F3 сильно связан с процессами, происходящими в экосистеме водоема. Хотя корреляция $r(F3, A_{opt}) = 0,32$ не значима на уровне $p = 0,05$, однако вклад A_{opt} в формирование фактора F3 все-таки составляет 15 % (см. табл. 3). Обращает на себя внимание тот факт, что в первой половине рассматриваемого периода D_{opt} и A_{opt} изменяются синхронно друг другу, но в большинстве случаев противоположно изменению фактора F3, а во второй половине периода

D_{opt} и A_{opt} расходятся, причем A_{opt} и F3 растут, а D_{opt} продолжает снижаться.

В оз. Нарочь (см. рис. 4) фактор F3 связан сильной положительной связью с биомассой фитопланктона ($r(F3, B_{phyto}) = 0,71$) и несколько более слабой отрицательной связью с BOD₅ ($r(F3, BOD_5) = -0,58$). Наиболее сильные колебания F3, скорее всего, обусловлены циклом Брикнера солнечной активности (период F3[1] равен 30 годам, вклад в динамику F3 составляет 42,4 %). Колебания F3[2] с периодом 4 года (17,7 %) синхронны колебани-

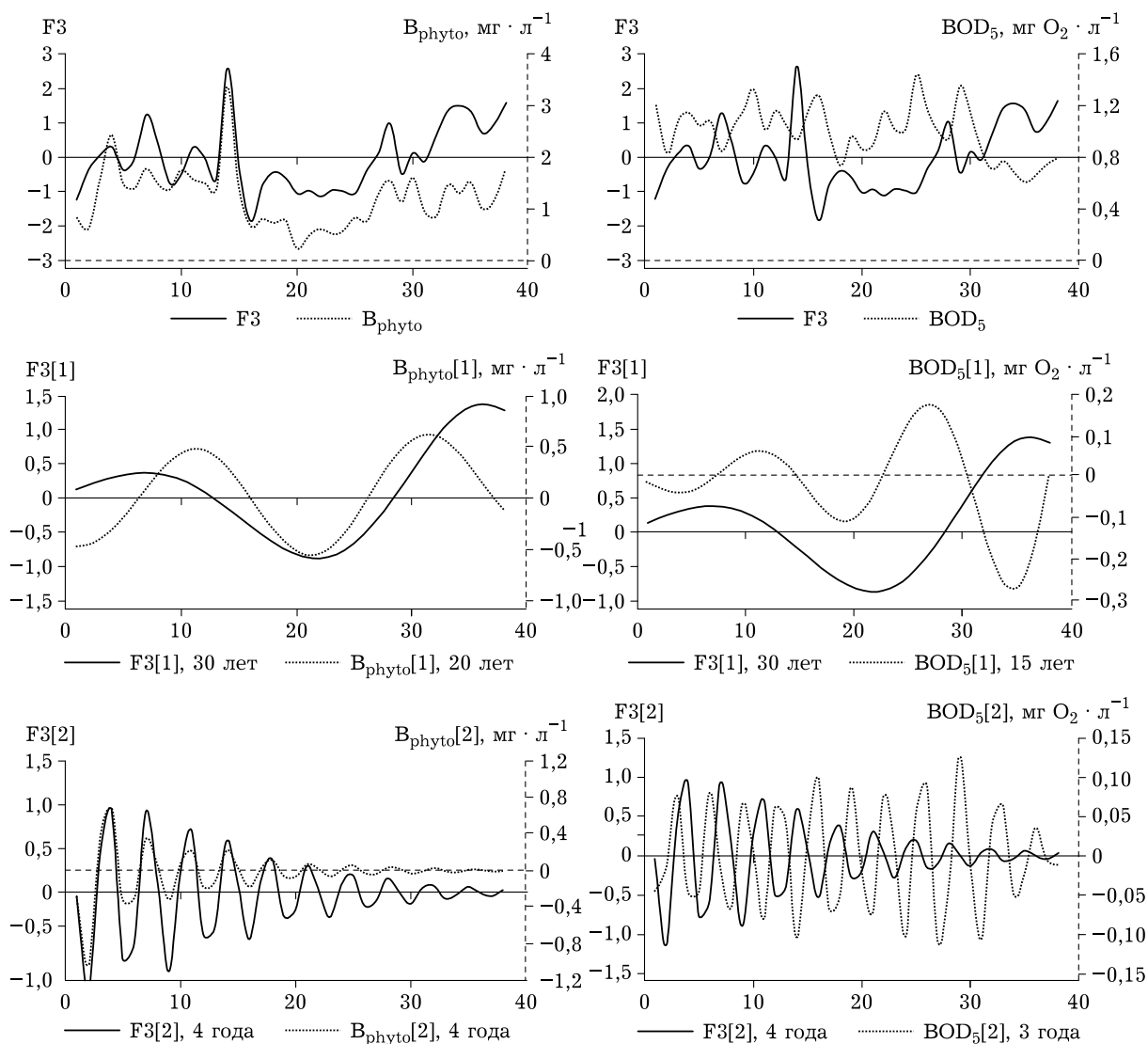


Рис. 4. Озеро Нарочь. Динамика фактора F3, связанных с ним параметров B_{phyto}, BOD₅ и их циклических составляющих

ям B_{phyto}[2] и со сдвигом на полупериод близки к колебаниям BOD₅[2] (3 года).

Таким образом, во всех озерах фактор F3 через параметры B_{phyto}, B_{zoo}, A_{opt}, D_{opt}, BOD₅ связан с процессами создания, потребления и разложения органического вещества в водоеме.

ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Баторино. В оз. Баторино наиболее сильное взаимодействие с фактором F3 проявляет параметр B_{zoo}. Зоопланктон в экосистеме водоема играет роль основного передатчика вещества и энергии, создаваемых продуцен-

тами, организмам следующих трофических уровней. В воде эвтрофного оз. Баторино содержится много автохтонного и аллохтонного органического вещества, поэтому концентрация биогенных элементов всегда достаточна для того, чтобы не лимитировать процесс создания первичной продукции, источником которой является фотосинтез. Фитопланктон, создаваемый на базе фотосинтеза с участием биогенных элементов, присутствует в водоеме в виде активно фотосинтезирующих клеток и в виде гораздо большего количества неактивных клеток, находящихся на различной стадии разложения. При избыточном количестве фитопланктона в оз. Батори-

но степень прямого использования первичной продукции и передачи вновь созданного органического вещества по пищевой цепи зависит не столько от биомассы имеющегося фитопланктона, сколько от суммарного рациона его потребителей, из которых в нашем исследовании участвует только зоопланктон.

С биомассой зоопланктона F_3 коррелирует положительно (см. табл. 2), но не очень сильно ($r(F_3, B_{zoo}) = 0,64$), так как фитопланктон потребляется не только зоопланктоном, но и другими фитофагами, в том числе дрейссеной, достигшей к 1993 г. (14-й год от начала периода рассмотрения) максимально возможной в данных условиях численности. Как показывает рис. 1, а, в результате принятых мер по снижению антропогенного влияния на экосистемы Нарочанских озер во второй половине периода биомасса зоопланктона снизилась почти вдвое по сравнению с началом периода, а фактор F_3 остался примерно на прежнем уровне. Это возможно, если уменьшившееся потребление фитопланктона зоопланктоном поддерживалось дрейссеной. Кроме того, среди самого зоопланктона имеется немало видов-зоофагов. А слабые и не значимые по причине малого объема исходных выборок отрицательные корреляции F_3 с B_{phyto} ($-0,29$) и BOD_5 ($-0,25$) можно объяснить тем, что хотя при увеличении потребления фитопланктона его биомасса снижается, однако на фоне постоянно высокой биомассы фитопланктона это снижение не является существенным. Это рассуждение можно применить и к неактивным клеткам, доля которых в оставшейся биомассе фитопланктона тоже снижается и биохимическое разложение которых определяет уровень показателя BOD_5 . Таким образом, для экосистемы оз. Баторино фактор F_3 можно интерпретировать как передачу созданного в процессе фотосинтеза органического вещества следующим трофическим уровням. Главную роль в этой передаче играет зоопланктон.

Озеро Мястро. Период нормализации антропогенной составляющей биогенной нагрузки на экосистему оз. Мястро (1992–1994 гг.) совпал с периодом массового развития вселившейся в озеро дрейссены, которая нашла там для себя исключительно благоприятные условия. Достигнув высокого уровня развития, дрейссена стала играть большую роль

в экосистеме оз. Мястро. Наряду с зоопланктоном она является основным потребителем первичной продукции, создаваемой в экосистеме. Активно фильтруя воду, дрейссена очищает ее от избытков взвешенного органического вещества и тем самым поддерживает уровень прозрачности, необходимый для успешного фотосинтеза. При этом первичное продуцирование не лимитируется биогенными элементами, которых в воде оз. Мястро достаточно благодаря притоку богатой органическим веществом воды из оз. Баторино и непрерывному поступлению продуктов жизнедеятельности дрейссены. Если принять, что так же, как для экосистемы оз. Баторино, фактор F_3 интерпретируется как использование первичной продукции, то соотношение F_3 и связанных с ним параметров B_{zoo} , A_{opt} и D_{opt} (см. табл. 2, рис. 2) находит свое объяснение. Чем выше биомасса зоопланктона, тем больше доступного ему по размеру фитопланктона он потребляет ($r(F_3, B_{zoo}) = 0,50$), а чем лучше зоопланктон и дрейссена очищают воду от взвешенного органического вещества, тем более благоприятные условия создаются для фотосинтеза ($r(F_3, A_{opt}) = 0,32$). Причиной отрицательной корреляции между F_3 и D_{opt} ($-0,56$) может быть то, что чем больше активных клеток фитопланктона потребляется, тем меньше их остается в составе фитопланктона и тем меньше кислорода используется им на дыхание. Так как эти эффекты наиболее явно проявились во второй половине рассматриваемого периода, когда уже завершилась бентификация экосистемы оз. Мястро и она приобрела статус мезотрофной (в начале периода дрейссены вообще не было, а экосистема была эвтрофной), абсолютные значения этих коэффициентов корреляции не очень велики.

Быстрая оборачиваемость органического взвешенного вещества в оз. Мястро (24 раза за сезон [Жукова, 2013б]) благодаря деятельности дрейссены обеспечивает высокое содержание активно фотосинтезирующих клеток в общей массе фитопланктона. Фитопланктона образуется достаточно для того, чтобы удовлетворить потребности его потребителей. При высокой корреляции между биомассой фитопланктона и деструкцией ($r(B_{phyto}, D_{opt}) = 0,59$) статистической взаимосвязи между биомассой фитопланктона и фактором F_3

нет (см. табл. 2), потому что при достаточном количестве фитопланктона в экосистеме потребление первичной продукции зависит только от возможности потребителей. В этом оз. Мястро сходно с оз. Баторино, в котором также третий фактор не связан с биомассой фитопланктона. Но если в Баторино это объясняется избытком биомассы фитопланктона, которая по причине более медленной оборачиваемости органического взвешенного вещества (16 раз за сезон) накапливается в течение вегетационного сезона, то в оз. Мястро фитопланктон присутствует всегда в достаточном, но не избыточном количестве. В мезотрофном водоеме образование органического вещества и его потребление наиболее сбалансированы по сравнению с эвтрофным или олиготрофным водоемами.

Озеро Нарочь. В отличие от озер Баторино и Мястро в оз. Нарочь фактор F3 вообще статистически не связан с биомассой зоопланктона, зато сильно зависит от биомассы фитопланктона ($r(F3, B_{\text{phyto}}) = 0,71$). В мезо-олиготрофном оз. Нарочь дрейссена не играет большой роли в использовании первичного органического вещества из-за достаточно большой глубины и высокой прозрачности озера, которая в тренде увеличилась с 4,7 м в 1978 г. до 7,5 м в 2015 г. Основным потребителем фитопланктона остается зоопланктон. Если сравнить соотношение биомасс фитопланктона и зоопланктона в трех озерах (рис. 5), то оказывается, что до массового развития дрейссены, совпавшего с нормализацией внешней

нагрузки биогенами (1978–1992 гг.), $B_{\text{phyto}}/B_{\text{zoo}}$ в оз. Мястро было всегда выше, чем в оз. Нарочь, что естественно для экосистемы более высокой трофности. В этот период количество фитопланктона в обоих озерах было достаточно для удовлетворения потребностей зоопланктона. В последующий период это соотношение для Мястро и Нарочи сравнялось, но не потому, что в Мястро стало меньше создаваться фитопланктона, а потому, что значительную часть биомассы фитопланктона стала потреблять дрейссена. А в Нарочи отношение $B_{\text{phyto}}/B_{\text{zoo}}$ осталось на прежнем уровне, так как основным потребителем фитопланктона продолжал оставаться зоопланктон, биомасса которого изменялась в соответствии с возможностями, предоставляемыми ему фитопланктоном. Как следует из оценки водного баланса Нарочанских озер [Жукова, 1987], в оз. Нарочь вода, поступающая из разных источников, составляет всего 13 % водной массы, поэтому при времени водообмена 7,4 года [Казанцева и др., 2021] состав воды определяется в основном внутренними процессами в экосистеме. Основными источниками биогенных элементов в оз. Нарочь являются продукты биохимического разложения органических остатков (в первую очередь неживого фитопланктона) и прижизненные выделения населения водоема. Упрощенно связь между фито-, зоопланктоном и биогенными элементами можно описать так: чем выше концентрация биогенных элементов в воде озера, тем выше биомассы

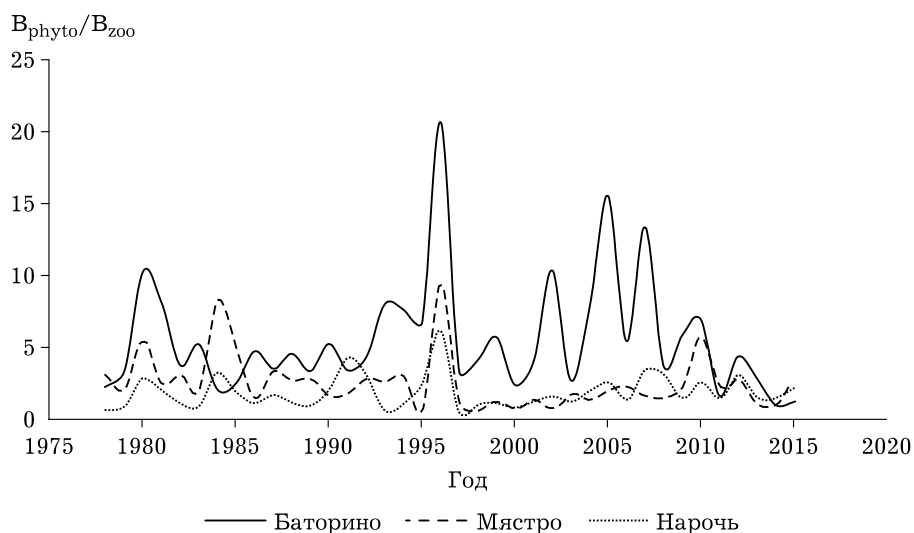


Рис. 5. Динамика отношения $B_{\text{phyto}}/B_{\text{zoo}}$ для Нарочанских озер в 1978–2015 гг.

фито- и зоопланктона, тем большее количество фитопланктона поедается зоопланктоном и другими фильтраторами и тем меньше его количество, оставаясь непотребленным, подвергается разложению с участием кислорода. Следовательно, уменьшается количество биогенных элементов, высвобождающихся в результате такого разложения, а это ведет к снижению массы вновь образуемого первичного органического вещества.

Таким образом, концентрация биогенных элементов в воде оз. Нарочь является фактором, регулирующим процесс образования первичной продукции. Если принять, что фактор F3 для экосистемы оз. Нарочь – это концентрация биогенных элементов, то подтверждением этого будут служить сильная положительная корреляция между F3 и биомассой фитопланктона (0,71) и достаточно сильная отрицательная корреляция между F3 и показателем BOD₅, характеризующим массу неиспользованного органического вещества (–0,58).

Как отмечено ранее (см. табл. 2), по данным для экосистемы оз. Нарочь выделено пять главных компонент, описывающих динамику совокупности выбранных параметров на 94 %. Фактор F2, соответствующий второй главной компоненте, был интерпретирован нами как солнечная радиация, обеспечивающая процесс фотосинтеза [Казанцева и др., 2021]. Оказалось, что компонента F4 связана значимой корреляционной связью с параметрами Chl *a* ($r = -0,34$), B_{phyto} ($r = 0,47$) и BOD₅ ($r = 0,47$), а компонента F5 – с единственным параметром B_{zoo} ($r = 0,50$), т. е. в ряду факторов F2 – F5 мы приходим от процесса создания первичной продукции к процессу ее потребления. Такой длинный путь наблюдается именно для олиготрофной экосистемы, которая более чувствительна к небольшим изменениям условий существования и в которой количество использованной первичной продукции зависит практически от уровня ее создания, а не от уровня потребления.

ВЫВОДЫ

1. Вклад третьих главных компонент (F3) в совокупную динамику семи характеристик каждой из трех экосистем Нарочанских озер в период 1978–2015 гг. составил для озер Баторино, Мястро и Нарочь 8,2, 9,8 и 13,3 %

соответственно. В оз. Баторино F3 связано в основном с биомассой зоопланктона, в Мястро – с деструкцией и (в меньшей степени) биомассой зоопланктона, в Нарочи – с биомассой фитопланктона и BOD₅.

2. В экосистемах озер Баторино и Мястро, в которых процесс образования первичной продукции не лимитируется биогенными элементами, имеет место сильная статистическая связь главной компоненты F3 с зоопланктоном и полностью отсутствует такая связь с фитопланктоном. Это свидетельствует о том, что в этих экосистемах третий главный фактор связан с процессом потребления первичного органического вещества, который практически полностью зависит не от количества имеющегося фитопланктона, а от количества его потребителей. В мелком эвтрофном оз. Баторино фитопланктон присутствует всегда в количестве, превышающем потребности его потребителей, основным из которых является зоопланктон. В неглубоком мезотрофном оз. Мястро благодаря фильтрационной деятельности моллюска *Dreissena polymorpha* прозрачность воды поддерживается на уровне, обеспечивающем воспроизводство фитопланктона в количестве, достаточном для удовлетворения потребностей зоопланктона.

3. В экосистеме глубокого мезоолиготрофного оз. Нарочь главный фактор F3 связан не с зоопланктоном, а с фитопланктоном и с биохимическим потреблением кислорода, которое характеризует процесс разложения неживого органического вещества и высвобождение в оборот биогенных элементов.

4. Проанализировав корреляционные связи главных компонент F3 с параметрами каждой экосистемы, связи между самими параметрами, учитывая специфику каждой экосистемы и опираясь на общие представления о процессах, происходящих в водной экосистеме, мы выдвинули следующую гипотезу:

Биологическая интерпретация третьего главного фактора зависит от свойств конкретной экосистемы. Для экосистем, в которых процесс образования первичной продукции лимитируется не только интенсивностью доступного солнечного излучения, но и доступностью других необходимых ресурсов, например биогенных элементов, третьим главным фактором является тот ресурс, который в наибольшей степени лимитирует про-

дуцирование ОВ. В частности, для экосистемы оз. Нарочь третьим главным фактором является концентрация биогенных элементов. Для экосистем, в которых единственным условием первичного продуцирования является доступность солнечной радиации, как это происходит в экосистемах озер Баторино и Мястро, третьим главным фактором является способность экосистемы передавать эту первичную энергию дальше по пищевым цепям.

Работа выполнена в рамках гостемы № ААА-А-А19-119020690091-0, а также при поддержке 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. doi: 10.7868/S0321059616050023 [Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M., Kovalevskaya R. Z., Luk'yanova E. V. Long-Term Variations of the Trophic State Index in the Narochanskie 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, Мястро, Баторино (1999–2019 гг.) / Т. В. Жукова, Т. М. Михеева, Р. З. Ковалевская и др.; под ред. А. П. Остапеня и Т. М. Михеевой. Минск: БГУ, 1999–2019.
- Жукова Т. В. Роль биогенных веществ в биотическом круговороте и эвтрофировании Нарочанских озер: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 23 с.
- Жукова Т. В. Многолетняя динамика фосфора в Нарочанских озерах и факторы, ее определяющие // Вод. ресурсы. 2013а. Т. 40, № 5. С. 468–476. doi: 10.7868/S0321059613050088 [Zhukova T. V. Long-Term Dynamics of Phosphorus in the Narochanskie Lakes and Factors Determining It // Water Resources. 2013a. Vol. 40, N 5. P. 510–517. doi: 10.1134/S 0097807813050072].
- 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. 2000. № 3. С. 68–73.
- 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 [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 // Russian Journal of Ecology. 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., 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].
- 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 // 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, N 4. P. 379–394. doi: 10.17516/1997-1389-0040
- Golyandina N., Nekrutkin V., Zhigljavsky A. Analysis of Time Series Structure: SSA and related techniques. Chapman & Hall/CRC, 2001. 303 p.
- Jolliffe I. T. Principal Component Analysis, Series: Springer Series in Statistics, 2nd ed. N.Y.: Springer, 2002. XXX. 487 p.
- Vautard R., Ghil M. Singular spectrum analysis in nonlinear dynamics, with applications to paleoclimatic time series // Phys. D. 1989. Vol. 35. P. 395–424.
- Zhigljavsky A., Golyandina N. Singular Spectrum Analysis for Time Series / Springer Briefs in Statistics. 1. Auflage. 2013. 120 p.

Biological interpretation of the third main factor influencing the long-term dynamics of hydro-ecological parameters of the three Naroch lakes under variable nutrient loading in 1978–2015

T. I. KAZANTSEVA^{1*}, B. V. ADAMOVICH², T. M. MIKHEEVA²

¹*Zoological Institute of RAS
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 1*

²*Belarusian State University
220030, Minsk, Nezavisimosti av., 4
E-mail: tamara.kazantseva@zin.ru

The results of continuous monitoring of the Naroch lakes system, which includes eutrophic Lake Batorino, mesotrophic Lake Myastro and oligo-mesotrophic Lake Naroch, were used to study the question of what factors most affect the long-term dynamics of the state of the lake ecosystem that is under variable load of biogenic elements. The set of continuous series of seasonal mean values of eight parameters of each ecosystem for 1978–2015 was analyzed by methods of singular spectrum analysis (SSA) and principal component analysis (PCA). The third principal component (F3) which contributed 8,2 %, 9,8 % and 13,3 % respectively to the dynamics of ecosystems of Lake Batorino, Myastro and Naroch turned out to be connected with biomasses of phyto- and zooplankton, as well as with the parameters characterizing processes of destruction and biochemical decomposition of organic matter. Comparison of statistical relationships and periods of the dominant cyclic components of the principal components F3 and associated parameters of ecosystems allowed us to conclude that the interpretation of the third main factor under conditions of variable load of biogenic elements depends on the characteristics of a particular ecosystem. For ecosystems that are not deficient in nutrients, it can be interpreted as the transfer of created primary organic matter to consumers of the next trophic level, related to 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 nutrients, it is this available amount of nutrients that is the third main factor affecting its long-term dynamics.

Key words: lake ecosystems, long-term dynamics, trophic state, cyclic components, PCA method, SSA method, interpretation of main factors, Naroch lakes.