

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ОЗЕРА НАРОЧЬ В ПЕРИОДЫ ЭВТРОФИРОВАНИЯ И ПОСЛЕДУЮЩЕЙ БЕНТИФИКАЦИИ

На основании продукционных показателей сообществ фитопланктона, перифитона, макрофитов и микрофитобентоса рассчитан их вклад в формирование уровня первичной продукции экосистемы оз. Нарочь (Беларусь). Проведён анализ изменения уровня первичной продукции озера и вклада различных автотрофных сообществ в его формирование в периоды эвтрофирования и последующей бентификации. Показано, что в период эвтрофирования основным продуцентом органического вещества в озере был фитопланктон, в период бентификации более половины суммарной первичной продукции создают донные и прикрепленные автотрофные сообщества.

Озеро Нарочь является самым крупным и наиболее исследованным водоёмом Беларуси, важным рекреационным объектом, а также природным ядром Национального парка «Нарочанский». Этот мезотрофно-олиготрофный полимиктический водоём расположен на северо-западе Беларуси (54°52' N, 26°50' E), его площадь 79,6 км², средняя глубина – 8,9 м, максимальная – 24,8 м [11, 12].

Гидробиологические наблюдения проводятся на озере более 60 лет, и за этот период оно претерпело значительные изменения [11]. Антропогенное эвтрофирование, начавшееся в конце 1960-х гг., привело к ухудшению качества воды в озере. В начале 1980-х гг. на водосборной территории был реализован комплекс природоохранных мероприятий, в результате чего внешняя биогенная нагрузка на озеро была снижена на 30 % [11]. Как следствие, с 1986 г. в озёрной воде наблюдалось резкое снижение содержания общего фосфора, с 1992 г. – азота. Примерно в это же время (в начале 1990-х гг.) произошло вселение в озеро моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas, что привело к активному осаждению взвеси и перераспределению потоков биогенных элементов, а, следовательно, и продукционной активности в придонный экотон.

В целом в развитии озёрной экосистемы можно выделить несколько периодов: незначительное антропогенное воздействие (до начала 1970-х); интенсивное антропогенное эвтрофирование (до начала 1990-х); бентификация (до начала 2000-х) и относительная стабилизация экосистемы озера в новом состоянии (до настоящего времени). Процесс бентификации, характеризующийся быстрым изменением большинства показателей качества воды в сторону улучшения, обусловлен сочетанием двух факторов: снижением биогенной нагрузки на экосистему и вселением в озеро *D. polymorpha* [7].

Существенные изменения условий в озере на современном этапе функционирования (увеличение прозрачности, снижение количества сестона и биогенных элементов в воде) приводят к возрастанию роли донных автотрофных сообществ в экосистеме. Количественная оценка вклада различных автотрофных сообществ в общий пул первичной продукции в периоды эвтрофирования и бентификации озёрной экосистемы необходима для понимания внутриводоёмных процессов и анализа экологической ситуации в озере.

Материал и методы. Исследования продукционных параметров сообществ фитопланктона, эпифитона, микрофитобентоса и надводных макрофитов в оз. Нарочь выполнены автором в 2002 – 2004 гг., помимо того проанализированы литературные сведения о продукции автотрофных сообществ в озере [3 – 6, 9, 12].

Оценку первичной продукции и деструкции планктона проводили, используя стандартный метод склянок в кислородной модификации [2], вариации этого метода применяли также для оценки продукции и деструкции эпифитона и микрофитобентоса. Площадь зарастания озера макрофитами определяли с помощью GPS-навигатора, годовую продукцию рассчитывали по величине их максимальной биомассы в период цветения [8].

Результаты и их обсуждение. Многолетние ряды данных прозрачности и содержания хлорофилла в воде оз. Нарочь показывают, что с начала 1990-х гг. в озере происходит увеличение прозрачности при значительном снижении концентрации хлорофилла (рис. 1).

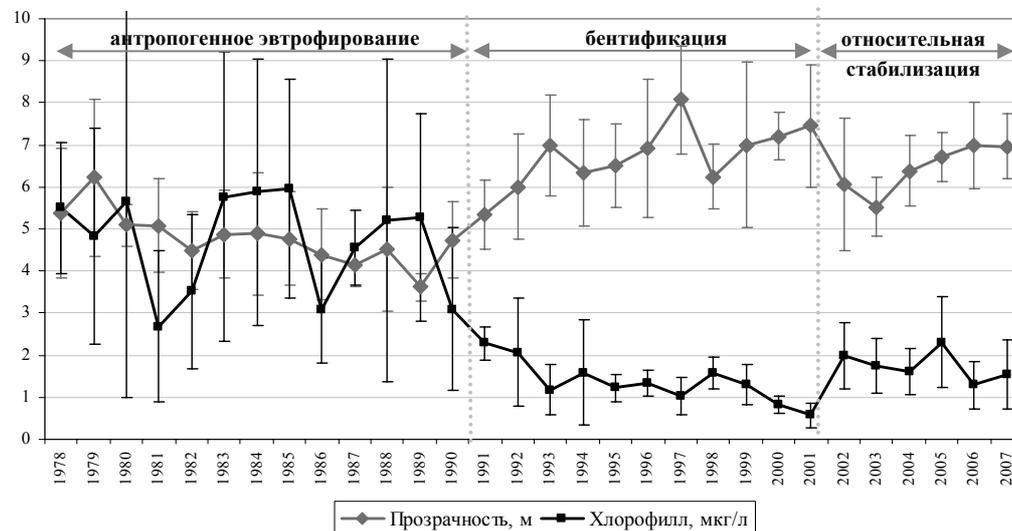


Рисунок 1. Многолетняя динамика прозрачности и содержания хлорофилла в оз. Нарочь
Figure 1. The long-term dynamics of water transparency and chlorophyll content in Lake Naroch

Такая же ситуация наблюдается в оз. Нарочь для многих гидроэкологических показателей (табл. 1), величины которых значительно различаются для периодов эвтрофирования (1978 – 1990) и бентификации (1991 – 2001). В последние годы в озере наблюдается относительная стабилизация экосистемы в новом состоянии: гидроэкологические показатели несколько изменились в сторону эвтрофного состояния по сравнению с периодом бентификации при меньшем диапазоне их внутри- и межгодовых колебаний. В настоящее время уровень продукции в планктоне несколько увеличился, причём, в отличие от предыдущих периодов, процессы продукции стали преобладающими.

Таблица 1. Показатели качества воды в оз. Нарочь в разные периоды исследований (приведены средние для среднесезонных значений ± стандартное отклонение)
Table 1. Water quality parameters in different periods of investigation (mean for average seasonal meanings ± standard deviation)

Показатель	Период, годы		
	1978-1990	1991-2001	2002-2007
Прозрачность, м	4,8±0,6	6,7±0,8	6,4±0,7
Взвешенное вещество, мг/л	1,79±0,30	0,77±0,17	1,02±0,07
БПК ₅ , мг O ₂ /л	1,05±0,13	1,04±0,20	1,11±0,16
C _{общ.} , мг/л	5,36±0,44	5,40±0,51	5,56±0,30
N _{общ.} , мг/л	0,83±0,23	0,49±0,27	0,73±0,20
P _{общ.} , мг/л	0,026±0,010	0,016±0,002	0,015±0,002
Концентрация хлорофилла, мкг/л	4,69±1,19	1,36±0,50	1,75±0,36
Биомасса фитопланктона, мг/л	2,17±1,05	0,93±0,87	1,20±0,36
Биомасса зоопланктона, мг/л	1,05±0,36	0,55±0,26	0,61±0,15
Биомасса бактериопланктона, мг/л	0,42±0,09	0,35±0,16	0,34±0,10
Валовая первичная продукция планктона, мг C/(м ³ ·сут)	52,7±12,9	56,4±11,7	96,2±16,9
Деструкция планктона, мг C/(м ³ ·сут)	49,4±11,4	51,0±10,9	63,4±17,7

Примечание: данные в таблице рассчитаны на основании архивных материалов НИЛ гидроэкологии

До настоящего времени было две попытки составления биотического баланса экосистемы оз. Нарочь. Первый биотический баланс озера был составлен на основании данных, полученных в период 1946 – 1969 гг. [1]. Несмотря на то, что он был составлен с некоторыми допущениями (в частности, функционирование автотрофного блока в экосистеме было оценено приблизительно), это событие было знаковым как в истории изучения озера, так и в отечественной гидробиологии, являясь одной из первых попыток описания функционирования озёрной экосистемы в виде балансовой модели. Вторая, более полная и детальная балансовая модель была опубликована в коллективной монографии «Экологическая система Нарочанских озёр» [12]. В его основу положены данные комплексных исследований озера в конце 1970-х – начале 1980-х гг., т.е. в период максимально эвтрофного состояния озёрной экосистемы. В настоящей работе предпринята попытка составления автотрофной части третьего биотического баланса, что даёт возможность проследить, как изменялась первичная продукция и вклад автотрофных звеньев в периоды эвтрофирования и бентификации озера.

С середины 1970-х гг., когда началось интенсивное освоение водосборной территории озера и многократно возросла рекреационная нагрузка на озёрную экосистему, резко усилился процесс антропогенного эвтрофирования. В этот период отмечено возрастание биомассы фитопланктона [10], при этом продукционно-деструкционные показатели планктона за период с конца 1940-х по начало 1980-х гг. существенно не изменились [12]. Детальные исследования макрофитов, проведённые в 1978 – 1981 гг., показали, что по сравнению с 1950-ми гг. глубина распространения макрофитов в озере уменьшилась с 9,0 до 7,5 м, сократилась зона зарастания и снизилась биомасса [6, 12]. В начале 1980-х гг. получены первые экспериментальные сведения о перифитоне [9], что позволило рассчитать его вклад в суммарную продукцию озера.

Расчёты показывают, что основным первичным продуцентом в озере в период эвтрофирования являлся фитопланктон (табл. 2).

Таблица 2. Суммарный уровень валовой первичной продукции (ВПП) за вегетационный сезон в оз. Нарочь и вклад автотрофных сообществ в его формирование в разные периоды
Table 2. Total primary production level for vegetation season in Lake Naroch and the contribution of autotrophic communities into its formation in different periods

Период, годы	ВПП, г С/м ²	Вклад в формирование уровня ВПП, %				Рассчитано по:
		Фито-планктон	Макрофиты	Перифитон	Микрофито-бентос	
1950 – 1960-е	120,6	50,4	31,0	18,6	н	[1, 6]
1976 – 1982	120,7	60,4	12,6	27,0	н	[12]
2002 – 2004	140,3	44,6	31,1	17,8	6,6	[4, 5]

Начиная с середины 1990-х гг., после снижения биогенной нагрузки и вселения дрейссены, в озере чётко прослеживается обратная картина: возрастает прозрачность, снижается содержание sestona. Для сообщества фитопланктона отмечается уменьшение видового богатства, смена доминирования крупноклеточных видов на мелкоклеточные, падение биомассы в несколько раз [10]. В перифитоне также снижается общее количество обрастаний и биомасса водорослей в расчёте на единицу площади поверхности макрофита, в то время как внутренняя структура сообщества существенно не изменяется [9]. При этом уровень первичной продукции в обоих сообществах сохраняется таким же, как в период эвтрофирования. Что касается макрофитов, то исследования 1999 г. показали, что в сравнении с началом 1980-х гг. площадь зарастания озера увеличилась с 20 до 27 %, годовая продукция макрофитов выросла с 13,3 до 25,0 г С/м² озера [3]. Существенные изменения произошли в поясе воздушно-водных растений [5]: их биомасса в 2004 г. превышала данные 1999 г. в 2,5 раза, а данные начала 1980-х гг. в 4 раза.

В 2003 – 2004 гг. на оз. Нарочь впервые проведены исследования продукции микрофитобентоса, что позволило оценить вклад донных микроводорослей в суммарную первичную продукцию экосистемы. Было показано, что интенсивное продуцирование органического вещества микрофитобентосом происходит на участке литорали до глубины 2 м, отличается большим размахом колебаний ($60 - 2220 \text{ мг O}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$), и определяется в основном гидродинамикой водных масс. При благоприятных условиях (штилевая погода, небольшое волнение) продукция донных водорослей на мелководье может значительно превышать продукцию фитопланктона, при штормовой погоде – близка к нулю. В интервале глубин от 2 до 8 м развитие микрофитобентоса подавляется плотными зарослями погруженных макрофитов, на глубинах свыше 8 м также не регистрируется [5].

Рассчитанный уровень суммарной первичной продукции в оз. Нарочь в настоящее время составляет около $140 \text{ г C}/\text{м}^2$ озера за вегетационный сезон, что лишь немного выше данных предыдущих лет. При этом донные и прикрепленные автотрофные сообщества формируют 55 % новообразованного в озере органического вещества, на долю планктона приходится 45 % (см. табл. 2).

Для оценки вклада автотрофных сообществ в формирование суммарного уровня продукции на современном этапе развития оз. Нарочь использовали полученные автором в 2002 – 2004 гг. данные о продукции планктона, эпифитона, микрофитобентоса и воздушно-водных макрофитов [5] с привлечением литературных сведений о продукции погруженных макрофитов [3] и биомассе их обрастаний [12], а также данных ежемесячных мониторинговых наблюдений за первичной продукцией планктона в пелагиали.

Для расчёта уровня первичной продукции озеро условно разделили на зоны:

- прибрежная зона (от уреза воды до глубины 2 м), где развиваются воздушно-водные макрофиты. Участки открытой воды занимают около 75 % площади дна, что создаёт благоприятные условия для развития микрофитобентоса на этом участке литорали.
- литоральная зона (от уреза воды до глубины 9 м), где световые условия благоприятны для развития донных и прикрепленных автотрофных сообществ.
- пелагическая зона (глубины более 9 м) – единственным продуцентом органического вещества в этой зоне является фитопланктон.

Расчёт вклада автотрофных сообществ в суммарную первичную продукцию в разных зонах оз. Нарочь демонстрирует важную роль донных и прикрепленных продуцентов (рис. 2).

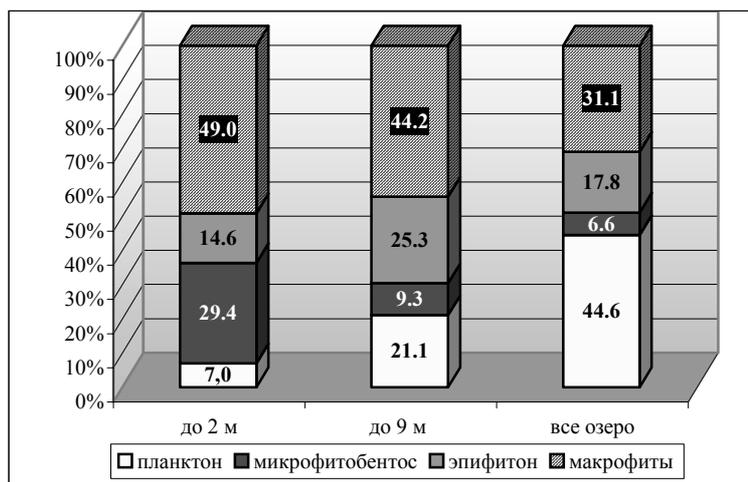


Рисунок 2. Вклад автотрофных сообществ в суммарную валовую первичную продукцию оз. Нарочь (по данным за вегетационные сезоны 2002 – 2004 гг.)
Figure 2. The contribution of autotrophic communities to the total primary production of Lake Naroch (based on data of vegetation seasons 2002 – 2004)

В прибрежной зоне (до глубины 2 м) основным продуцентом органического вещества являются воздушно-водные растения, создающие около половины фонда первичной продукции, вклад микрофитобентоса также значителен (около 30 %), на долю развивающегося на погружённых частях макрофитов эпифитона приходится 15 %, планктона – около 7 % суммарной первичной продукции.

На участках с глубинами более 2 м вклад донных водорослей в формирование суммарного уровня первичной продукции снижается, так как в диапазоне глубин 2 – 8 м плотные заросли погружённых макрофитов создают неблагоприятный световой режим для развития микрофитобентоса; вклад фитопланктона, напротив, возрастает. Основная часть (70 %) пула органического вещества в литоральной зоне формируется за счёт макрофитов и развивающегося на них эпифитона.

На участках акватории с глубинами свыше 9 м единственным продуцентом органического вещества является фитопланктон, поэтому при расчёте на озеро в целом его вклад в суммарную первичную продукцию возрастает до 45 % уровня суммарной первичной продукции.

При этом литоральная зона, и особенно её прибрежная часть, характеризуются более высокой удельной продуктивностью, по сравнению с пелагической (табл. 3).

Таблица 3. Удельный уровень первичной продукции разных зон озера Нарочь
Table 3. Specific primary production level in different zones of Lake Naroch

Показатель	Зона озера		
	прибрежная	литоральная	пелагическая
Доля от общей площади, %	14	51	49
Доля от суммарной первичной продукции, %	22	70	30
Удельная продуктивность, г С/(м ² ·сезон)	230,5	200,8	81,9

Из приведённых данных видно, что основная часть пула органического вещества в озере (около 70 %) формируется в литорали. При этом удельная продуктивность прибрежной зоны практически втрое выше, чем пелагиали.

Закключение. 1. В период эвтрофирования основную часть суммарной первичной продукции в оз. Нарочь (порядка 60 %) образует фитопланктон, вклад других сообществ продуцентов существенно снижается. В период бентификации основным источником новообразования органического вещества в озере вновь становятся донные и прикрепленные автотрофные сообщества литорали (свыше 55 %), что было характерно для озера в период, предшествовавший эвтрофированию. **2.** Процесс бентификации приводит к тому, что в озере существенно возрастает роль литорального макрофитно-эпифитонного комплекса. Вклад микрофитобентоса ограничен развитием сообщества в узкой прибрежной полосе (свободной от зарослей погружённых макрофитов), в пределах которой его роль существенна. В настоящее время основная часть фонда первичной продукции в озере (70 %) формируется в литоральной зоне (от уреза воды до глубины 9 м), занимающей около половины площади озера. **3.** Анализ данных о продукции автотрофных сообществ в периоды эвтрофирования и бентификации свидетельствует, что суммарный уровень первичной продукции в оз. Нарочь существенно не изменился. В разные периоды происходит лишь перераспределение вклада в суммарную первичную продукцию между фитопланктоном и «бентическими» (донными и прикрепленными) автотрофными сообществами.

1. Биологическая продуктивность озер разного типа / Винберг Г.Г., Бабицкий В.А., Гаврилов С.И. [и др.] // Биопродуктивность озер Белоруссии – Мн.: БГУ, 1971. – С. 5–3.
2. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоёмов / Винберг Г.Г. – Мн., 1960. – 329 с.
3. Гигевич Г. С., Власов Б. П., Вынаев Г. В. Высшие водные растения Беларуси: эколого-биологическая характеристика, использование и охрана – Мн.: БГУ, 2001. – С. 76–86.

4. Жукова А. А. Первичная продукция планктона, эпифитона, макрофитов и микрофитобентоса в литоральных биотопах оз. Нарочь // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта, серыя прыродазнаўчых навук. – 2005. – №3 (24). – С. 79–84.
5. Жукова А. А. Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера: Автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук: спец. 03. 00. 18. «гидробиология». – Мн., 2007. – 24 с.
6. Захаренкова Г. Ф. Водная растительность озера Нарочанской группы и ее продуктивность // Тр. V науч. конф. по изуч. внутр. водоёмов Прибалтики. – Мн., 1959. – С. 14–18.
7. Каратаев А. Ю., Бурлакова Л. Е. Роль дрейссены в озёрных экосистемах // Экология. – 1995. – № 3. – С. 232–236.
8. Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.
9. Макарович Т. А., Сысова Е. А., Жукова А. А. Структура перифитона озера Нарочь на разных этапах эволюции его трофического статуса // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: III междунар. науч. конф., 17-22 сент. 2007 г., Минск-Нарочь: материалы докл. – Мн.: БГУ, 2007. – С. 62–63.
10. Михеева Т. М., Лукьянова Е. В. Структурная организация фитопланктонных сообществ разнотипных озёр Беларуси на разных этапах эволюции их трофического статуса // IX съезд Гидробиологического общества РАН, Тольятти, 18-22 сент. 2006 г.: тезисы докл. – Т. 2. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – С. 41.
11. Остапеня А. П. Нарочанские озера: проблемы и прогнозы // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: II Междунар. науч. конф., 20-25 сент. 1999 г., Минск-Нарочь: материалы докл. – Мн.: БГУ, 2000. – С. 282–292.
12. Экологическая система Нарочанских озёр / [ред. Г.Г. Винберга]. – Мн.: Университетское, 1985. – 303 с.

Белорусский государственный университет,
Минск, Беларусь

Получено 30 октября 2009 г.

Г. А. ЖУКОВА

ПЕРВИННА ПРОДУКЦІЯ ОЗЕРА НАРОЧЬ У ПЕРІОДИ ЕВТРОФУВАННЯ І ПОДАЛЬШОЇ БЕНТИФІКАЦІЇ

Резюме

На підставі продукційних показників угруповань фітопланктону, перифітону, макрофітів і мікрофітобентосу розрахований їх внесок у формування рівня первинної продукції екосистеми оз. Нарочь (Білорусь). Проведений аналіз зміни рівня первинної продукції озера і внеску різних автотрофних угруповань в його формування в періоди евтрофування основним продуцентом органічної речовини в озері був фітопланктон, в період бентифікації більше половини сумарної первинної продукції створюють донні і прикріплені автотрофні співтовариства.

H. A. ZHUKOVA

PRIMARY PRODUCTION IN LAKE NAROCH IN THE PERIODS OF ITS EUTROPHICATION AND FOLLOWING BENTHIFICATION

Summary

Based on production parameters of phytoplankton, periphyton, macrophytes and microphytobenthos communities their contribution to the total level of Lake's Naroch (Belarus) ecosystem primary production has been estimated. The analysis of primary production level changes in the lake and different communities' contribution to its formation in the periods of eutrophication and benthification has been carried out. It has been discovered that in the period of eutrophication the main part of organic substance in the lake was produced by phytoplankton, in the period of benthification more than a half of total primary production level was produced by benthic and attached autotrophic communities.