УДК 574.58

=БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ =

ДИВЕРГЕНЦИЯ ДИНАМИКИ ХЛОРОФИЛЛА В НАРОЧАНСКИХ ОЗЕРАХ

© 2015 г. Б.В. Адамович, Р.З. Ковалевская, Н.П. Радчикова*, Т.В. Жукова, Т.М. Михеева, А.Б. Медвинский**, Н.И. Нуриева**, А.В. Русаков**

Белорусский государственный университет, 220030, Минск, пр. Независимости, 4, Беларусь; *Белорусский государственный педагогический университет, 220114, Минск, ул. Ф. Скорины, 15, Беларусь;

русский госуоцретвенный пеоигогический университет, 220114, 14 инск, ум. Ф. Скорины, 19, Белиру **Институт теоретической и экспериментальной биофизики,

142290, Пущино Московской области, ул. Институтская, 3 E-mail: medvinsky@iteb.ru Поступила в редакцию 18.04.15 г.

Представлен анализ многолетней динамики концентрации хлорофилла *а* в трех Нарочанских озерах (Беларусь). Известно, что усиление биогенной нагрузки на водосбор привело в 1970-х годах к прогрессирующему эвтрофированию Нарочанских озер. Затем, начиная с середины 1980-х годов, отмечено увеличение прозрачности воды и снижение концентрации азота и фосфора в этих озерах в результате природоохранных мероприятий в рамках программы их экологического оздоровления. В 1980-е годы во всех трех озерах произошло вселение и массовое развитие моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas. Проведенный в статье анализ показал, что наблюдается корреляция в реакции всех трех озер на интенсивную биогенную нагрузку и последующее ее снижение в результате природоохранных мероприятий. В то же время воздействие на озера вселенца, моллюска *Dreissena polymorpha*, инвазия которого существенно трансформирует экосистемные процессы, вызвало дивергенцию динамики хлорофилла, что проявилось в резком уменьшении корреляции между колебаниями концентрации хлорофилла в каждом из озер.

Ключевые слова: хлорофилл, многолетняя динамика, корреляция, временные ряды, биологическая инвазия, Dreissena polymorpha.

Нарочанские озера представляют собой систему, состоящую из трех водоемов разной трофности, имеющих общую водосборную территорию и соединенных между собой протоками. В результате многолетних мониторинговых наблюдений был выделен ряд внешних факторов, в значительной мере определивших этапы эволюции экосистем Нарочанских озер и их современное состояние [1]. Активное сельскохозяйственное производство и, как следствие, усиление биогенной нагрузки на водосбор привели к прогрессирующему эвтрофированию водоемов. В дальнейшем, благодаря целенаправленному снижению биогенной нагрузки, в результате осуществления программы экологического оздоровления Нарочанских озер существенно снизились концентрации азота и фосфора в их воде. Кроме того, на все три озера воздействовал еще один сильный внешний фактор вселение и массовое развитие в них понто-каспийского моллюска-фильтратора Dreissena polymorpha Pallas.

Одним из основных параметров гидроэкологической характеристики водоемов является концентрация хлорофилла а, которая характеризует уровень развития первичных планктонных продуцентов и, следовательно, является одним из основных критериев степени биогенной нагрузки и трофности водного объекта [2]. Проведенные нами оценки концентрации хлорофилла в Нарочанских озерах затрагивают весь временной промежуток, в течение которого произошли существенные изменения в функционировании каждой из трех озерных экосистем. Это дает возможность оценить сходство и различие во влиянии на отдельные озера Нарочанской группы резких внешних воздействий. Учитывая первостепенную роль первичных планктонных продуцентов в эволюции озерных экосистем, анализ динамики хлорофилла является особенно актуальным.

В данной работе представлен анализ многолетних данных по концентрации хлорофилла *а* в Нарочанских озерах. Результаты анализа позволяют сделать вывод о сходном влиянии на динамику хлорофилла антропогенного эвтрофирования и природоохранных мероприятий, а также об имевшей место дивергенции в



Рис. 1. Система Нарочанских озер.

динамике хлорофилла в озерах вследствие инвазии моллюска-фильтратора Dreissena polymorpha.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в период с 1978 по 2013 гг. на трех озерах Нарочанской группы: Баторино, Мястро и Нарочь. Озера расположены на северо-западе Беларуси (рис. 1), являются полимиктическими и различаются по морфометрическим и гидрологическим параметрам (табл. 1).

Отбор проб проводили в местах постоянных наблюдений в глубоководной зоне озер с помощью двухлитрового батометра Рутнера один-три раза в месяц во время вегетационного сезона. В зависимости от погодных условий первый отбор проводили в апреле или мае, последний – в октябре. Пробы воды отбирали из шести горизонтов (0,5; 3; 6; 8; 12 и 16 м) в оз. Нарочь, четырех горизонтов (0,5; 4; 7 и 9 м) в оз. Мястро и трех горизонтов (0.5; 3 и 5 м) в оз. Баторино. Воду из всех горизонтов смешивали для получения интегральной пробы, отражающей средний состав озерной воды. Объем воды каждого горизонта в интегральной пробе был пропорционален доле, которую составляет данный слой в общем водном объеме озера в соответствии с данными батиметрии.

Взвесь для определения содержания хлорофилла *a* (без коррекции на присутствие феопигментов) собирали на фильтрах Synpor (1978– 1981 гг.) и на ядерных фильтрах Nucleopor (1982–2013 гг.) с диаметром пор 1,5 мкм. Анализ проводили спектрофотометрическим методом с экстракцией пигментов в 90% ацетоне. Расчет концентрации хлорофилла *a* проводили согласно методике, представленной в работе [3]. Прозрачность воды определяли по белому диску Секки диаметром 30 см. Общее содержание азота определяли в нефильтрованной воде мокрым сжиганием по методу Кьельдаля или путем окисления проб с персульфатом калия в автоклаве, а общее содержание фосфора – окислением проб с персульфатом калия в кислой среде на водяной бане [4,5].

В связи с тем, что многие данные не подчинялись закону нормального распределения, для оценки степени связанности признаков рассчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом динамика концентрации хлорофилла в каждом из трех озер за весь период исследований (1978–2013 гг.) является сходной (рис. 2). Коэффициенты корреляции между изменениями концентрации хлорофилла в разных озерах за весь период наблюдений составляли 0,67–0,70 при уровне значимости менее 0,001. Коэффициенты корреляции между значениями среднесезонных концентраций были еще выше и составляли 0,77–0,87.

Линии тренда, показанные на рис. 2, и их коэффициенты детерминации (табл. 2) свидетельствуют о том, что в динамике концентрации

Таблица 1. Основные характеристики исследуемых озер

Показатели	оз. Баторино	оз. Мястро	оз. Нарочь
Площадь водного зеркала, км ²	6,3	13,1	79,6
Объем водной массы, млн м ³	18,7	70,1	710,0
Глубина, м (средняя/максимальная)	2.4/5,5	5,4/11,3	8,9/24,8
Время водообмена, год	1,0	2,5	10–11



Рис. 2. Динамика концентрации хлорофилла *а* в отдельные временные периоды в Нарочанских озерах. Коэффициенты детерминации показанных на рисунке линий тренда, представлены в табл. 2. (а) – Оз. Баторино, (б) – оз. Мястро, (в) – оз. Нарочь.

хлорофилла во всех озерах четко выражены три периода. Заметно практически полное отсутствие как нарастающих, так и спадающих трендов в периоды 1978-1983 и 1991-2013 гг. Гораздо более выраженная направленность в изменении концентрации хлорофилла имела место в период 1984-1990 гг. Коэффициенты детерминации возрастают на несколько порядков в 1984-1990 гг. по сравнению с 1978-1983 гг. и вновь снижаются практически до исходных в 1991-2013 гг. (табл. 2). Интервал 1978-1983 гг. можно рассматривать как период, предшествующий отклику экосистемы на реализацию программы экологического оздоровления Нарочанских озер. В период 1984-1990 гг. видна схожая для трех озер тенденция снижения концентрации хлорофилла под воздействием внешних факторов, а в период 1991-2013 гг. колебания концентрации хлорофилла в экосистеме носят ненаправленный характер без выраженного тренда.

Рассмотрим динамику концентрации хлорофилла в каждом из указанных выше периодов

БИОФИЗИКА том 60 вып. 4 2015

более детально. С этой целью оценим изменения корреляции между колебаниями концентраций хлорофилла в озерах Нарочанской группы. В период 1978–1983 гг. отчетливо выражена сходная динамика изменения концентрации хлорофилла в воде каждого из трех озер. Коэффициенты корреляции (рис. 3) имеют значения от 0,44 до 0,66 и являются статистически значи-

Таблица 2. Коэффициенты детерминации (R^2) линий тренда для временного ряда концентрации хлорофилла *а* в Нарочанских озерах (линии регрессии представлены на рис. 2)

Озера	Годы			
	1978–1983	1984–1990	1991-2013	
Нарочь	0,000005	0,11*	0,0006	
Мястро	0,0077	0,41	0,0080	
Баторино	0,0039	0,52	0,0021	

Примечание. * – в период 1984–1993 гг., R^2 составляет 0,26.



Рис. 3. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *а* в Нарочанских озерах для периода 1978–1983 гг. Уровень значимости составляет: **p* < 0,05, ****p* ≤ 0,001. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS [6].



Рис. 4. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *а* в Нарочанских озерах для периода 1984–1990 гг. Уровень значимости составляет: **p < 0,01, *** $p \le 0,001$. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS [6].

мыми при p < 0,05. При этом корреляции между данными для озер Нарочь и Мястро, а также озер Мястро и Баторино значимы даже при $p \le 0,001$. Значения коэффициентов корреляции, рассчитанные по среднесезонным данным, нивелирующим внутресезонные колебания, несколько выше, чем для среднемесячных значений, однако за счет малой выборки (n = 6) значимость коэффициентов сравнительно невысока (рис. 3). Линии сглаживания, построенные с помощью взвешенной локальной регрессии [6], позволяют увидеть, что зависимость близка к линейной (рис. 3).

Коэффициенты корреляции между концентрациями хлорофилла, расчитанные по среднемесячным значениям для разных озер в период 1984–1990 гг., снижаются (ср. рис. За и 4а). Коэффициент корреляции между месячными значениями хлорофилла озер Нарочь и Баторино составляет всего 0,25 и статистически незначим (рис. 4а). Для среднесезонных значений коэффициентов корреляции между данными по динамике концентрации хлорофилла в озерах Мястро и Нарочь, а также в озерах Нарочь и Баторино по сравнению с предыдущим периодом также ослабевают (ср. рис. 3б и 4б). Однако корреляция данных по озерам Баторино и Мястро в этом случае возрастает (ср. рис. 3б и 4б), и она статистически значима при p < 0,01. Это свидетельствует о бо́льшей сопряженности динамики хлорофилла в этих озерах в период 1984–1990 гг.

Корреляции между концентрациями хлорофилла, расчитанные по среднемесячным значе-



Рис. 5. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *а* в Нарочанских озерах для периода 1991–2013 гг. Уровень значимости составляет: **p < 0,01, *** $p \le 0,001$. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS [6].

ниям для разных озер в период 1991–2013 гг., продолжают уменьшаться (ср. рис. 5а с рис. За и 4а). Сравнительно более высокие уровни значимости корреляций по среднемесячным значениям объясняются сравнительно большей длительностью этого периода, а следовательно, и большей выборкой. По сравнению с периодом 1978–1983 гг. корреляции в 1991–2013 гг. снизились в 1,3–2,4 раза. Корреляции по среднесезонным значениям снизились в 1,6–3,9 раза. Это может означать, что в 1991–2013 гг. экосистемы отдельных Нарочанских озер были подвержены факторам, которые по-разному влияли на каждый из этих водоемов. Интересно, что существенная разница в корреляциях в указанные два периода (1978–1983 гг. и 1991– 2013 гг.) имеет место при отсутствии трендов в динамике концентрации хлорофилла в течение каждого из этих периодов.

Отметим, что отношение верхнего квартиля к нижнему для значений концентрации хлорофилла *a* во всех озерах в оба периода (1978– 1983 гг. и 1991–2013 гг.) изменяется несущественно и составляет 1,79–2,74, что позволяет с большой долей уверенности исключить случайный характер изменения корреляций, обусловленный разницей в разбросе значений. Если рассмотреть (табл. 3) такие важные гидроэкологические параметры, как содержание в воде общего фосфора и азота, а также прозрачность воды в течение указанных выше двух периодов, то можно заметить, что наибольшие изменения

Озеро	Показатели	Временной период		% от начальной
		1978-1983 гг.	1991-2013 гг.	величины
Баторино	ТР, мг/л	$0,089 \pm 0,031$	$0,036 \pm 0,010$	40
	Прозрачность, м	$0,759 \pm 0,301$	$1,230 \pm 0,460$	162
	TN, мг/л	$1,597 \pm 0,775$	$1,057 \pm 0,492$	66
Мястро	ТР, мг/л	$0,059 \pm 0,021$	$0,035 \pm 0,014$	59
	Прозрачность, м	$1,575 \pm 0,403$	$3,970 \pm 1,080$	252
	TN, мг/л	$1,096 \pm 0,496$	$0,824 \pm 0,426$	75
Нарочь	ТР, мг/л	$0,034 \pm 0,011$	$0,015 \pm 0,004$	43
	Прозрачность, м	$5,198 \pm 1,172$	$6,781 \pm 1,221$	130
	TN, мг/л	$0,710 \pm 0,382$	$0,629 \pm 0,313$	89

Таблица 3. Изменение гидроэкологических параметров Нарочанских озер (среднее ± стандартное отклонение) в 1991–2013 гг. по сравнению с 1978–1983 гг.

Примечание. ТР - содержание общего фосфора, ТМ - содержание общего азота.

БИОФИЗИКА том 60 вып. 4 2015

произошли в оз. Мястро. Концентрация общего фосфора в период 1991–2013 гг. уменьшилась на 41% по сравнению с периодом 1978–1983 гг., прозрачность увеличилась в 2,5 раза. Для озер Баторино и Нарочь отмечены качественно сходные изменения этих параметров.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокие коэффициенты корреляции между колебаниями концентраций хлорофилла *а* в Нарочанских озерах для всего рассматриваемого периода (1978–2013 гг.) свидетельствуют о том, что озера в целом функционируют как части единой системы.

Одним из основных показателей антропогенного воздействия является внешняя биогенная нагрузка, т.е. поступление биогенных элементов с выпадающими на акваторию атмосферными осадками, из точечных источников и с русловым и рассеянным стоком с водосборной территории [7]. Наличие корреляции (рис. 3) между данными по содержанию хлорофилла в озерах в период антропогенного эвтрофирования в 1978-1983 годах, который предшествовал отклику экосистемы на мероприятия по программе экологического оздоровления, свидетельствует о том, что изменения антропогенной нагрузки на каждое из Нарочанских озер были в значительной степени соизмеримы. В результате флуктуации в динамике хлорофилла в течение рассматриваемого времени были схожими (рис. 2).

Начиная с 1984 г., отчетливо проявляется тенденция снижения концентрации хлорофилла, что, по-видимому, обусловлено реализацией программы экологического оздоровления и снижения биогенной нагрузки на водосбор Нарочанских озер [7]. Значения коэффициентов корреляции (рис. 4) свидетельствуют о том, что в период между 1984 г. и 1990 г. наибольшим сходством характеризуются изменения концентрации хлорофилла в озерах Баторино и Мястро. Более слабые корреляции колебаний концентрации хлорофилла в оз. Нарочь по сравнению с двумя другими озерами Нарочанской группы говорят о том, что в этот период начинает проявляться диспропорция в изменении биогенной нагрузки и, соответственно, в развитии хлорофиллсодержащих организмов в толще воды каждого из озер по сравнению с периодом 1978-1983 гг. Оз. Нарочь является последним (около половины поверхностного стока поступает в оз. Нарочь, пройдя предварительно через озера Баторино и Мястро) и самым крупным в системе Нарочанских озер [8]; оно характеризуется самым длительным периодом водообмена (табл. 1). Это может обусловливать задержку реакции экосистемы оз. Нарочь на внешнее воздействие, каким для Нарочанских озер стало снижение биогенной нагрузки на водосборную территорию. В целом, однако, как наличие тренда, так и изменения численных значений коэффициентов корреляции свидетельствуют о близкой реакции всех Нарочанских озер на последствия программы экологического оздоровления водосбора в период 1984– 1990 гг. (рис. 4).

Период 1991-2013 гг. характеризуется дивергенцией динамики хлорофилла в Нарочанских озерах, что проявляется в отчетливом снижении корреляций (ср. рис. 3 и 5) между колебаниями концентрации хлорофилла в отдельных озерах по сравнению с периодом 1978–1983 гг., т.е. с периодом, когда, так же как и в 1991-2013 гг., не было многолетнего тренда в динамике хлорофилла (рис. 2). Такая дивергенция может свидетельствовать о воздействии сильного внешнего фактора, по-разному влияющего на каждое из трех озер. Примечательно, что этот фактор напрямую не связан со снижением биогенной нагрузки на водосбор озер, отчетливо проявившемся в период 1984–1990 гг. в виде выраженного тренда снижения концентрации хлорофилла (рис. 2) в каждом из Нарочанских озер. Таким внешним фактором могла стать биологическая инвазия - вселение в Нарочанские озера моллюска Dreissena polymorpha.

Инвазия дрейссены вызывает сложные и многоообразные перестройки в структуре и функционировании озерных экосистем [9–11]. Влияние дрейссены, прежде всего, связано с ее способностью к формированию чрезвычайно плотных популяций, с ее мощным потенциалом размножения и фильтрационным типом питания. Дрейссена оказывает заметное влияние на режим биогенных элементов за счет аккумуляции части запаса азота и фосфора в биомассе. Это ведет к частичному выведению этих элементов из круговорота на довольно значительное время, равное сумме продолжительности жизненного цикла дрейсены и времени, необходимого для разложения мягких тканей и раковин отмерших моллюсков [1]. При этом время разложения сильно варьирует в зависимости от гидрохимии (в особенности – от содержания кальция) и движения водных масс [12]. Не менее важным фактором, влияющим на круговорот веществ в озерной экосистеме, является фильтрационная активность моллюсков, участие их в деструкции органического вещества, экскреция биодоступных форм биогенных элементов в процессе метаболизма, а также субстратообразующая роль для развития перифитона и влияние дрейссены на ранний седиментогенез [1].

В оз. Мястро дрейссена впервые была отмечена в 1984 г. [13]. Примерно этим же временем датируются первые находки дрейссены в оз. Баторино [14]. В оз. Нарочь первые особи дрейссены были зарегистрированы в 1989 г. [15]. К основным факторам, определяющим развитие популяции дрейссены, относятся: количество доступного для колонизации субстрата, морфометрия и трофический статус озер [16]. Различия в сроках вселения дрейссены, а также различия в некоторых биотических и абиотических факторах озер могли обусловить разное влияние, которое оказала жизнедеятельность дрейссены на отдельные Нарочанские озера.

В оз. Нарочь имел место скачкообразный рост популяции дрейссены. Так, если в 1990 г. средняя биомасса дрейссены (стандартная ошибка) в оз. Нарочь составляла 1,5 ± 0,6 г/м², то уже в 1993 г. – 99 \pm 30 г/м²; такое значение биомассы сохранялось на практически неизменном уровне до 1997 г. В оз. Мястро средняя биомасса дрейссены в 1993 г. составила 402 ± 187 г/м², а в оз. Баторино 79 ± 13 г/м². В 1995 г. отмечено некоторое снижение биомассы моллюска в оз. Мястро (288 \pm 118 г/м²) и ее увеличение в оз. Баторино (100 ± 36 г/м²) [16]. Поскольку в озерах Нарочь и Баторино в 1993 г. биомассы дрейсены не сильно отличались друг от друга, а в оз. Мястро биомасса дрейссены оказалась в несколько раз выше, чем в двух других озерах [16], можно заключить, что оз. Мястро явилось наиболее благоприятным объектом для вселения этого инвазивного вида. Результаты исследований [16] показали, что наибольшие величины биомассы дрейссены в оз. Мястро по сравнению с двумя другими озерами могут объясняться наличием в относительно большем количестве стабильного субстрата для колонизации (незаиленного песка и камней) и, как следствие, лучшей выживаемостью моллюсков и сохранением в популяции крупных особей.

Корреляции между среднесезоными концентрациями хлорофилла в 1991–2013 гг. (рис. 5) показывают, что падение корреляции между изменениями во времени концентрации хлорофилла между отдельными озерами в наибольшей степени характерна для оз. Мястро, экосистема которого в наибольшей степени подверглась влиянию инвазии дрейссены. Из всех трех озер именно в оз. Мястро отмечено наибольшее увеличение прозрачности воды и снижение концентрации общего фосфора в период

БИОФИЗИКА том 60 вып. 4 2015

1991–2013 гг. по сравнению с 1978–1983 гг. (табл. 3), что, по-видимому, обусловливается относительно более сильным влиянием дрейссены на экосистему этого озера [17].

Снижение концентрации общего азота в оз. Мястро выражено слабее, чем прозрачности и концентрации общего фосфора, и в целом не отличается от изменения концентрации азота двух других озер. Соотношение концентраций азота и фосфора для оз. Нарочь в среднем составило 47:1, для оз. Мястро – 27:1 и для оз. Баторино – 31:1 (табл. 3). Учитывая, что фосфор становится лимитирующим фактором при отношении азота к фосфору более 7 [18], по другим данным – выше 12–17 [19,20], можно утверждать, что лимитирующим биогенным элементом развития первичных продуцентов в Нарочанских озерах является фосфор. В оз. Мястро в биомассе дрейссены аккумулировалось 37% фосфора и 10,5% азота от его запаса в воде в 1978-1990 гг. против, соответственно, 14-16% и 3-5% в озерах Баторино и Нарочь [17]. Скорость осаждения взвеси дрейссеной также наиболее интенсивна в оз. Мястро, обеспечивая оборачиваемость запаса взвешенных веществ 24 сезон⁻¹, против 10 и 16 сезон⁻¹ в озерах Нарочь и Баторино соответственно. В то же время фотосинтетическая активность седиментов, осажденных моллюсками, существенно ниже, чем взвеси, осаждаемой гравиметрически $(0.64 \pm 0.09 \text{ против } 0.89 \pm 0.16 \text{ мг } 0_2/\text{лсут}),$ что обусловлено частичной инактивацией и ассимиляцией водорослей моллюсками [17].

Следует учитывать, что если связь между содержанием азота и фосфора в воде и концентрацией хлорофилла является односторонней (т.е. содержание этих биогенов обуславливает концентрацию хлорофилла), то связь между хлорофиллом и прозрачностью является двусторонней. Изменение прозрачности ведет к изменению фотической зоны и соответственно – продукционных возможностей фитопланктона. При этом фитопланктон и хлорофилл как его элемент являются неотъемлемой частью взвешенного вещества, в наибольшей степени определяющего прозрачность воды. Это обусловливает сложный механизм отклика в развитии хлорофиллсодержащих организмов толщи воды на функционирование популяции такого мощного фильтратора, как Dreissena polymorpha.

Таким образом, проведенный анализ показывает, что реакция всех трех озер на интенсивную биогенную нагрузку и последующее ее снижение в результате осуществления природоохранных мероприятий была скоррелирована. Отмеченная нами последующая дивергенция в динамике хлорофилла вызвана различной степенью влияния моллюска Dreissena polymorpha, жизнедеятельность которого может существенно трансформировать экосистемные процессы, на каждое из озер Нарочанской группы. Различия в интенсивности воздействия обусловлены преимущественно геоморфологией озер и наличием пригодного стабильного субстрата для колонизации дрейссены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. А. П. Остапеня, Т. В. Жукова, Т. М. Михеева и др., Труды БГУ 7 (1), 135 (2012).
- 2. R. E. Carlson, Limnol. Oceanog. 11, 361 (1977).
- 3. SCOR-UNESCO Working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water, in Monographs on Oceanologic Methodology (Paris, UNESCO, 1966), P. 9–18
- 4. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши (Гидрометеоиздат, Ленинград, 1977).
- 5. Унифицированные методы анализа вод (Химия, Москва, 1973).
- 6. W. S. Cleveland, J. Amer. Statistical Association 74, 829 (1979).
- 7. Т. В. Жукова и А. П. Остапеня, Природные ресурсы, № 3, 68 (2000).
- 8. Экологическая система Нарочанских озер, под ред. Г. Г. Винберга (Минск, 1985).

- 9. C. M. Mayer, R. A. Keats, L. G. Rudstam, and E. L. Mills, J. North American Benthological Soc. 21, 616 (2002).
- E. L. Mills, J. M. Casselman, R. Dermott, et al., Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 471 (2003).
- А. П. Остапеня, в сб. Матер. III Междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск, 2007), сс. 31–32.
- D. L. Strayer and H. M. Malcom, Freshwater Biol. 52, 1611 (2007).
- Л. Е. Бурлакова, Дис ... канд. биол. наук. (Институт зоологии НАН Беларуси, Минск, 1998).
- А. П. Остапеня, А. А. Ковалев, Т. М. Михеева и др., Экологический паспорт озера Баторино (Экомир Пресс, Минск, 1994).
- А. П. Остапеня, А. А. Ковалев, Т. В. Жукова и др., Экологический паспорт озера Нарочь (Экомир Пресс, Минск, 1993).
- L. E. Burlakova, A. Y. Karatayev, and D. K. Padilla, Hydrobiologia 571, 133 (2006).
- Т. В. Жукова, Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и материалы докладов ІІ-ой Международной школы-конференции (Канцлер, Ярославль, 2013), с. 55–59.
- A. Akkoyunlu and R. Ileri, in: Proc. Kayseri 1st Wastewater Symp. (Kayseri Metropolitan Municipality, Kayseri, 1998), pp. 357–361.
- P. J. Dillon and F. H. Rigler, Limnol. and Oceanogr. 19 (5), 767 (1974).
- 20. C. Forsberg, Z. Wasser und Abwasser Forsch. 12 (2), 40 (1979).

Divergence of Chlorophyll Dynamics in the Naroch Lakes

B.V. Adamovich*, R.Z. Kovalevskaya*, N.P. Radchikova**, T.V. Zhukova*, T.M. Mikheyeva*, A.B. Medvinsky***, N.I.Nuriyeva***, and A.V. Rusakov***

*Belarusian State University, prosp. Nezavisimisty 4, Minsk, 220030 Belarus

**Belarusian State Pedagogical University, ul. F. Skoriny 15, Minsk, 220114 Belarus

***Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, ul. Instituskaya 3, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia

We present results of the analysis of long-term chlorophyll *a* dynamics in the Naroch lakes. It has been shown that an increase in nutrient load in the 1970s resulted in progressive eutrophication of Naroch lakes. Then, starting in the mid-1980s, the increase in water transparency and decreases in concentrations of phosphorus and nitrogen have been occurring due to the environmental improvement program. In the 1980s, the Naroch lakes experienced a strong factor as an invasion by zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas). Our analysis shows that responses of all three lakes to the intensive nutrient load and further decrease in the nutrient concentration as a result of the environmental protection measures have been correlated. At the same time, different degrees of the influence of the zebra mussel invasion on the lakes are shown to lead to divergence in chlorophyll dynamics. This divergence was observed as a drastic decline in correlations between variations in chlorophyll concentrations in every Naroch lakes.

Key words: chlorophyll, long-term dynamics, correlation, time series, biological invasion, Dreissena polymorpha