

УДК 551.465

© А. В. Исаев*, В. А. Рябченко, 2024

Институт Океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва, Нахимовский проспект, д. 36
*isaev1975@gmail.com

МОДЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ МЕЖГОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ХАРАКТЕРИСТИК ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА В ПЕРИОД С 1980 ПО 2020 ГОДЫ

Статья поступила в редакцию 19.09.2024, после доработки 12.11.2024, принята в печать 16.11.2024

Аннотация

Многочисленные обобщения, основанные на натурных исследованиях, показывают, что пространственно-временное покрытие Ладожского озера данными наблюдений недостаточно для надёжной количественной оценки межгодовой изменчивости характеристик и биогеохимических потоков в экосистеме озера. В настоящей работе представлены оценки межгодовой динамики основных характеристик экосистемы и биогеохимических потоков в озере в период с 1980 по 2020 гг., полученные с помощью верифицированной трёхмерной эко-гидродинамической модели Ладожского озера. Выявлены особенности реакции экосистемы озера на снижение внешней фосфорной нагрузки на 39 % в течение исследуемого периода, которое сопровождается снижением биомассы и первичной продукции фитопланктона только на 30 %. Основным механизмом, объясняющим указанную реакцию экосистемы водоема, является увеличение скорости рециклинга за счет увеличения температуры воды в фотическом слое в вегетативный период, обусловленного изменением климата. Оценено время оборота фосфора в озере, которое составило примерно 5,4 года для рассматриваемого периода времени 1980–2020 гг.

Ключевые слова: межгодовая изменчивость, экосистема, биогеохимические потоки, математическое моделирование, Ладожское озеро

UDC551.465

© А. В. Исаев*, В. А. Рябченко, 2024

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nakhimovsky Prosp., Moscow 117997, Russia
*isaev1975@gmail.com

MODEL ESTIMATES OF INTERANNUAL VARIABILITY OF THE LAKE LADOGA ECOSYSTEM CHARACTERISTICS IN THE PERIOD FROM 1980 TO 2020

Received 19.09.2024, Revised 12.11.2024, Accepted 16.11.2024

Abstract

Numerous generalizations based on field studies show that the spatiotemporal coverage of Lake Ladoga with observational data is insufficient for a reliable quantitative assessment of the interannual variability of the characteristics and biogeochemical fluxes in the lake ecosystem. This paper presents estimates of the interannual dynamics of the main ecosystem characteristics and biogeochemical fluxes in the lake for the period from 1980 to 2020, obtained using a verified three-dimensional eco-hydrodynamic model of Lake Ladoga. The features of the lake ecosystem response to a 39 % decrease in the external phosphorus load during the study period, which is accompanied by a decrease in phytoplankton biomass and primary production by only 30 %, are revealed. The main mechanism explaining this response of the reservoir ecosystem is an increase in the recycling rate due to an increase in water temperature in the photic layer during the growing season, caused by climate change. The phosphorus turnover time in the lake was estimated to be approximately 5.4 years for the considered period of 1980–2020.

Keywords: interannual variability, ecosystem, biogeochemical fluxes, mathematical modeling, Lake Ladoga

Ссылка для цитирования: Исаев А.В., Рябченко В.А. Модельные оценки межгодовой изменчивости характеристик экосистемы Ладожского озера в период с 1980 по 2020 годы // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2024. Т. 17, № 4. 32–42. doi: 10.59887/2073-6673.2024.17(4)-2

For citation: Isaev A.V., Ryabchenko V.A. Model Estimates of Interannual Variability of the Lake Ladoga Ecosystem Characteristics in the Period From 1980 to 2020. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2024;17(4):32–42. doi: 10.59887/2073-6673.2024.17(4)-2

1. Введение

Ладожское озеро является самым большим стратифицированным озером Европы расположенном на Северо-Западе России в бореальной зоне. Площадь водного зеркала озера составляет 17680 км², а объем 848 км³ [1]. Акватория Ладожского озера является важнейшим водным ресурсом Северо-Запада России, имеющим исключительное народно-хозяйственное значение. Водные ресурсы озера используются как источник питьевого снабжения Санкт-Петербурга и Ленинградской области, так и обеспечения многочисленных промышленных предприятий [2, 3]. Во многом экосистема Ладожского озера уникальна в силу своего расположения в северных широтах. Поэтому исследование динамики экосистемы озера при антропогенном воздействии в условиях изменения климата является важной научной задачей, имеющей социально-экономическое приложение.

К настоящему моменту выполнено достаточно много исследований изменчивости экосистемы Ладожского озера, основанных на данных натурных и дистанционных измерений [2, 4–7]. В результате этих исследований получены оценки реакции экосистемы на изменения поступления биогенных элементов и изменения климата. Обобщение этих исследований подробно изложено в недавней монографии [2]. Однако, в силу методических и организационных ограничений при выполнении натурных исследований, пространственно-временное покрытие данными акватории озера недостаточно для количественного описания сложных многофакторных взаимодействий и потоков в озерной экосистеме.

Одним из возможных способов восполнить пробелы в изучении динамики экосистемы озера, связанные с ограниченностью натурных исследований, является математическое моделирование. В прошлые годы было разработано несколько моделей Ладожского озера [8–12], с помощью которых были выполнены различные оценки реакции экосистемы на изменчивость внешних воздействий. Однако из-за ограничений моделей не была прослежена динамика межгодовой изменчивости экосистемы с учетом межгодовой изменчивости внешних воздействий и процессов на границе раздела вода — донные отложения.

В нашей недавней работе [13] была представлена трехмерная модель экосистемы Ладожского озера с учетом бентосного слоя, которая показала хорошее соответствие между результатами моделирования и данными наблюдений, что позволяет использовать её для оценки межгодовой динамики основных экосистемных характеристик и биогеохимических потоков.

Для восполнения неполноты в оценке динамики экосистемы Ладожского озера по данным натурных наблюдений в настоящей работе выполнен анализ смоделированной межгодовой динамики содержания и потоков фосфора, а также биомассы и первичной продукции фитопланктона.

2. Материалы и методы

Межгодовая изменчивость экосистемы Ладожского озера была рассчитана с использованием трехмерной эко-гидродинамической модели, подробное описание которой приведено в [13]. Вкратце перечислим основные особенности этой модели. Она включает в себя два модуля: гидродинамический и биогеохимический. Гидродинамический модуль основан на модели общей циркуляции Массачусетского университета MITgcm [14, 15], которая, помимо системы уравнений гидротермодинамики водоёма, включает модули моделирования ледяного покрова, и решения уравнений адвекции-диффузии неконсервативной примеси, необходимые для реализации модели биогеохимических циклов. Биогеохимический модуль описывает основные биогеохимические процессы циклов минерального, взвешенного и растворенного органического азота и фосфора, а также растворенного кислорода, с учетом динамики азота и фосфора в донных отложениях. Модель биогеохимических циклов основана на модели SPBEM, разработанной для Балтийского моря [16], которая в дальнейшем успешно применялась для Онежского и Ладожского озер [13, 17, 18]. Верификация совместной эко-гидродинамической модели по данным натурных наблюдений была проведена в [13] и оказалась успешной. При выполнении обсуждаемых здесь расчетов на период 1980–2020 гг. в качестве граничных условий для гидродинамических характеристик задавались поля атмосферного воздействия из архива реанализа ERA-5 (<https://www.ecmwf.int>) и речной сток по данным натурных наблюдений [1, 2]. Граничные условия, обуславливающие поступление вещества в экосистему, включали поступление биогенных элементов (азота и фосфора) с речным стоком и их выпадение из атмосферы [1, 2]. Граничными условиями, обеспечивающими вывод вещества за границы моделируемой системы, были вынос со стоком р. Нева и захоронение биогенных элементов в донных отложениях.

Подробное описание задаваемой нагрузки биогенными элементами (азотом и фосфором) на озеро дано в работе [12]. Межгодовая изменчивость поступления общего фосфора в Ладожское озеро из внешних

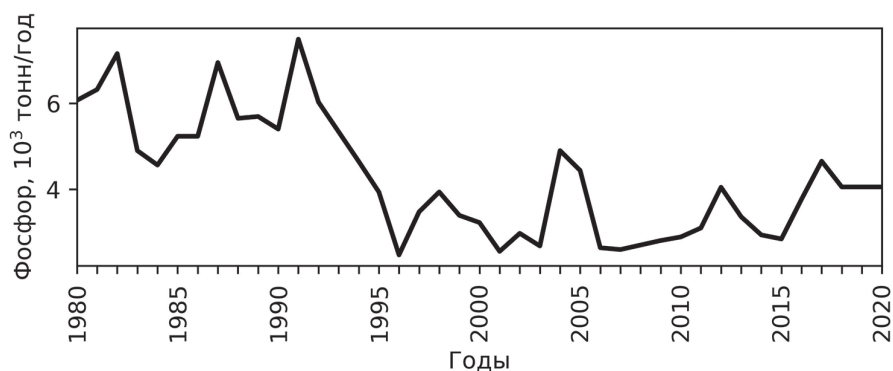


Рис. 1. Межгодовая изменчивость общего фосфора, поступающего из внешних источников в Ладожского озеро

Fig. 1. Interannual variability of the annual input of total phosphorus from external sources to Lake Ladoga

источников приводится на рисунке 1. Межгодовую изменчивость поступления общего фосфора в Ладожское озеро в исследуемый период 1980–2020 гг. можно разделить на 3 временных интервала: 1) период 1980–1992 гг. с высокой внешней нагрузкой, для которого средняя годовая нагрузка составляла 5900 тонн фосфора, 2) период резкого сокращения нагрузки, который наблюдался с 1993 по 1996 гг., и 3) период 1996–2020 гг., для которого среднее годовое поступление фосфора составляло 3350 тонн фосфора.

3. Результаты и обсуждения

3.1. Межгодовая изменчивость температуры

Температура является одной из важнейших гидрофизических характеристик, которая обуславливает изменчивость в пространстве и времени биогеохимических характеристик. Поэтому, предваряя анализ пространственно-временной изменчивости биогеохимических характеристик, рассмотрим межгодовую изменчивость как среднегодовой, осредненной по всему объёму озера, так и средней за вегетативный период (май–октябрь), осреднённой по фотическому слою, температуры воды (рис. 2). Межгодовая изменчивость обеих этих характеристик за период исследований имеет выраженный тренд на повышение. Рост среднегодовой температуры всего озера за весь рассматриваемый период составляет $0,76\text{ }^{\circ}\text{C}$, в то время как повышение средней температуры фотического слоя в летний период оказалось равным $1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, т. е. примерно в 2 раза больше. Другими словами, реакция фотического слоя озера на изменения климата оказалась гораздо больше реакции его глубинных слоёв.

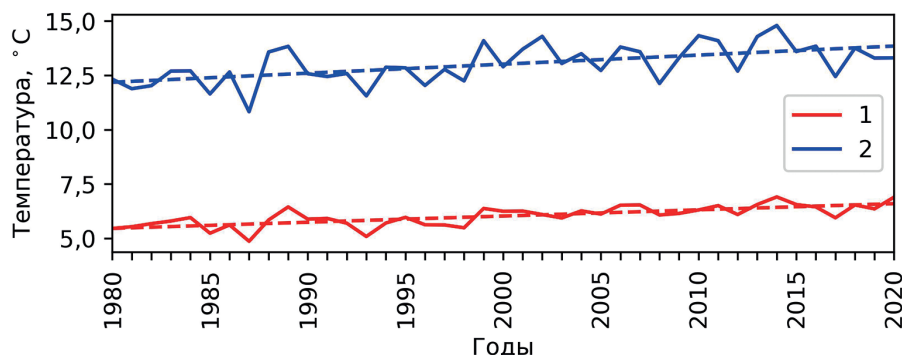


Рис. 2. Межгодовая изменчивость среднегодовой, осредненной по всему объёму озера (1), и средней за вегетативный период (май–октябрь), осреднённой по фотическому слою (2), температуры воды по результатам моделирования

Fig. 2. Interannual variability of the average annual temperature, averaged over the entire volume of the lake (1), and the average temperature for the growing season (May–October), averaged over the photic layer (2), of the water according to the results of modeling

3.2. Временная изменчивость биогеохимических характеристик

Основными биогеохимическими параметрами, которые характеризуют изменчивость состояния экосистемы водного объекта, являются биомасса фитопланктона и его первичная продукция, а также биогенные элементы, лимитирующие производство органического вещества в процессе фотосинтеза, т. е. в случае фосфорной лимитации, существующей в Ладожском озере, — это различные формы фосфора. Суточная динамика осредненных по объему озера общего фосфора и фосфатов, а также биомассы и первичной продукции фитопланктона в фотическом слое в исследуемый период 1980–2020 гг. представлена на рис. 3. Заметим, что чистая первичная продукция диатомового и не-диатомового фитопланктона, смоделированная в единицах веса азота, была переведена в единицы веса углерода с коэффициентом $5,7 \text{ мг С мг}^{-1} \text{ N}$. Этот коэффициент рассчитан на основании предположения о том, что классическое молярное соотношение Редфилда $\text{C} : \text{N} : \text{P} = 106 : 16 : 1$ справедливо и для пресноводного фитопланктона, включая бореальные озера [19–23]. Биомасса диатомового и не-диатомового фитопланктона, смоделированная в азотных единицах, была пересчитана в единицы сырого веса, предполагая, что содержание азота составляет соответственно 0,5 % и 1 % от биомассы диатомовых и не-диатомовых водорослей [20, 24].

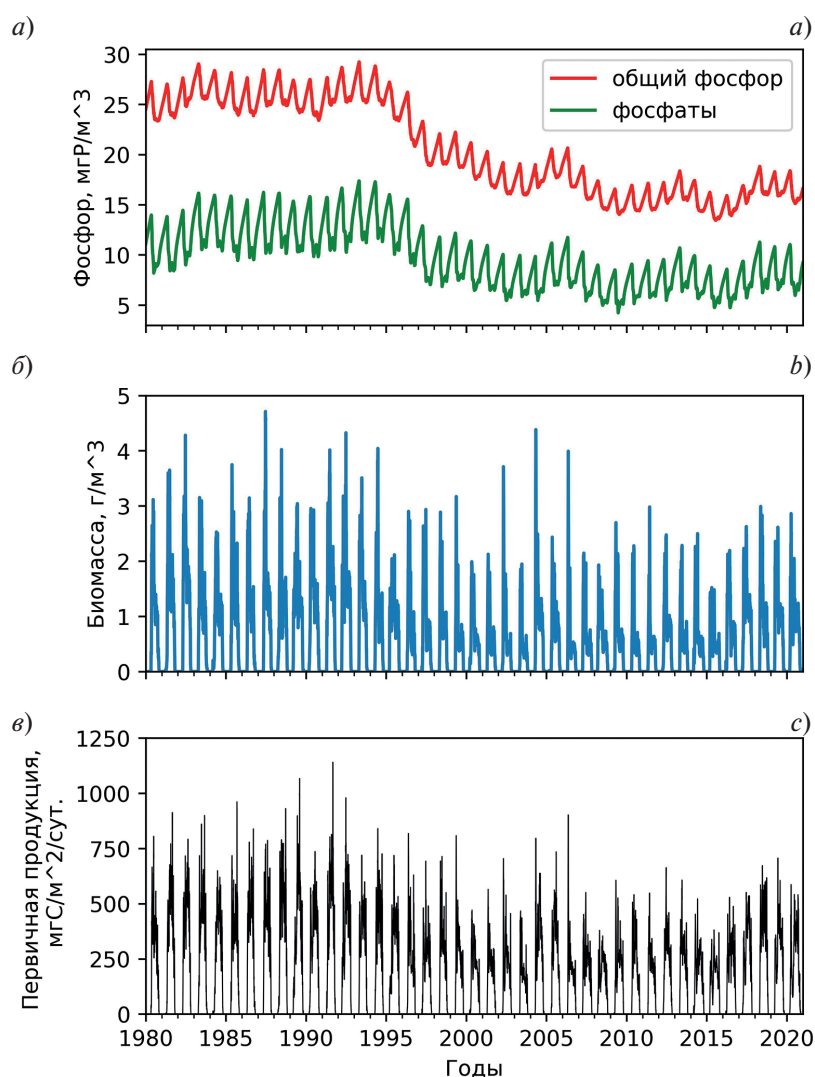


Рис. 3. Воспроизведенная среднесуточная динамика осредненных по объему озера общего фосфора и фосфатов (а), осредненной по фотическому слою биомассы фитопланктона (б) и интегральной (по фотическому слою) первичной продукции (в) в период 1980–2020 гг.

Fig. 3. Simulated long-term dynamics of lake volume-averaged total phosphorus and phosphates (a), photic layer-averaged phytoplankton biomass (b) and integral (photic layer) primary production (c) in the period 1980–2020

Воспроизведенная межгодовая изменчивость содержания общего фосфора и минерального фосфора в водной среде озера отражает динамику внешней биогенной нагрузки (рис. 3 и рис. 1), хотя и сдвинуто по времени. Можно выделить период с 1980 по 1995 гг. с высокой среднегодовой концентрацией общего фосфора ($25,8 \pm 1,16$ мг/м³), период её снижения в 1995–2003 гг. и период 2003–2020 гг., для которого характерна низкая среднегодовая концентрация ($16,3 \pm 0,87$ мг/м³). Воспроизведенное среднегодовое содержание минерального фосфора для периода с 1980 по 1995 гг. составляет $12,59 \pm 1,84$ мг/м³, а для периода с 2003 по 2020 гг. — $7,56 \pm 1,34$ мг/м³. В дальнейшем анализе будет рассматриваться именно такое деление исследуемого периода на 3 интервала: высокой, промежуточной и низкой нагрузки. Таким образом, снижение содержания фосфора в водах Ладожского озера между периодами высокой и низкой биогенной нагрузки составляет около 40 % как для общего, так и для минерального фосфора. Отметим временной сдвиг в 3–4 года между началом снижения внешней нагрузки и началом снижения содержания фосфора в озере. Ниже будет дано объяснение этому временному сдвигу.

Сравним рассчитанные значения общего и минерального фосфора с данными многолетних наблюдений Ладожского озера с 1976 по 2019 гг. в безлёдный период, обобщёнными в [2, см. рис. 8.4.8]. Согласно этой монографии, диапазон изменчивости концентрации общего фосфора в период с 1981 по 1984 гг. составляет от 23–24 мг/м³, а в период с 1988 по 1992 гг. 21–22 мг/м³. Модельная средняя (за безлёдный период с мая по октябрь) концентрация общего фосфора составляет $25,26 \pm 0,91$ мг/м³ в период 1980–1992 гг. При низкой внешней биогенной нагрузке наблюдаемая концентрация общего фосфора составляет 11–13 мг/м³ в среднем за 2003–2010 гг., в то время как по результатам моделирования она равна $16,28 \pm 0,71$ мг/м³ в среднем за тот же период. Таким образом, воспроизведенная концентрация общего фосфора на протяжении всего исследуемого периода превышает оценки по данным наблюдений на 3–5 мг/м³.

Изменения концентрации минерального фосфора аналогичны изменениям общего фосфора. Средняя многолетняя концентрация фосфатов в безлёдный период по результатам моделирования составляет $11,01 \pm 1,19$ мг/м³ в 1980–1995 гг. и $6,49 \pm 0,61$ мг/м³ в 2003–2020 гг. Оценки, приведенные в [2, см. раздел 8] показывают, что в период высокой внешней нагрузки концентрация минерального фосфора в водной среде озера составляла 8–13 мг/м³, тогда как в период низкой нагрузки (с 2003 по 2020 гг.) — 2–6 мг/м³.

Воспроизведенная долгосрочная динамика биомассы фитопланктона устойчиво воспроизводит характерную сезонную закономерность: сильное весеннее цветение фитопланктона, переходящее в летнюю квазистационарную фазу, за которой следует слабое осеннее цветение (рис. 3). Что касается межгодовой динамики биомассы фитопланктона, отметим три описанных выше временных интервала с разным характером изменчивости, на которых, в отличие от фосфора, изменения биомассы фитопланктона выражены не столь ярко. Оценки средних по акватории озера значений рассчитанной биомассы фитопланктона показывают, что для периода 1980–1995 гг. средняя биомасса в вегетативный период (май–октябрь) составляет $1,5 \pm 0,7$ г/м³, а для периода 2003–2020 гг. $0,8 \pm 0,5$ г/м³. Максимальные значения биомассы в период весеннего цветения диатомовых водорослей достигают 4–4,5 г/м³ в первый из обозначенных временных интервалов и 2–3 г/м³ — во второй (рис. 3).

Согласно [6], биомасса фитопланктона в озере в период с 1992 по 2009 гг. изменялась в диапазоне от 1,2 до 1,9 г/м³. Максимальные значения биомассы фитопланктона, измеренные на отдельных станциях, могли достигать значений в диапазоне от 3,5 до 9,9 г/м³. Обобщение данных натурных измерений биомассы фитопланктона для июля–августа в период с 1992 по 2019 гг., представленное в [2, см. раздел 9] показывает, что в данный период не наблюдается выраженного тренда в межгодовой изменчивости биомассы фитопланктона, причём характерные значения биомассы составляют от 0,8 до 1,5 г/м³, достигая в отдельные годы 2,5 г/м³. В то же время в период весеннего цветения биомасса фитопланктона в различных районах озера находилась в диапазоне от 1,0 до 3,5 г/м³.

Смоделированная первичная продукция фитопланктона в целом повторяет сезонные и межгодовые особенности, описанные для биомассы фитопланктона. Воспроизведенные уровни первичной продукции изменяются в диапазоне 550–850 мгС/м²/сут, достигая в отдельные годы максимальных значений 1000–1200 мгС/м²/сут, для периода 1980–1995 гг. и уменьшаются до 250–500 мгС/м²/сут для периода 2003–2020 гг. Так, в работе [4] отмечается, что в период с 1978 по 1989 гг. значения первичной продукции в летний период находились в диапазоне 150–1100 мгС/м²/сут. Оценки средней за период 1993–2003 гг. первичной продукции, представленные в [1], составляют 400 мгС/м²/сут.

Подводя итог рассмотрению межгодовой динамики биомассы фитопланктона и первичной продукции, можно сделать вывод, что, учитывая ограниченное пространственно-временное покрытие акватории озера данными натурных наблюдений, модель достаточно хорошо воспроизводит межгодовую динамику как биомассы фитопланктона, так и первичной продукции.

3.3. Пространственная изменчивость биогеохимических характеристик

Сравнение среднегодовых полей за периоды с высокой и низкой внешней биогенной нагрузкой показали, что значимых различий в пространственном распределении биогеохимических характеристик не наблюдается. В связи с этим описание особенностей пространственного распределения биогеохимических характеристик выполнено с использованием осредненных за весь период моделирования (1980–2020 гг.) значений этих характеристик. На рис. 4 представлены зимняя (апрель) концентрация минерального фосфора, средняя за вегетативный период (май–октябрь) биомасса фитопланктона и годовая первичная продукция диатомовых и не-диатомовых водорослей.

В распределении фосфатов в фотическом слое в апреле отмечаются следующие основные особенности. Основными реками, впадающими в Ладожское озеро и со стоком которых поступает от 60 до 80 % фосфорной нагрузки, являются Волхов, Свирь, Сясь и Вуокса. Поэтому максимальные концентрации 25–30 мг/м³ наблюдаются в Волховской и Свирской губах, а также в районе впадения реки Вуокса. Концентрации фосфатов в диапазоне 15–20 мг/м³ отмечаются также вдоль восточного побережья озера по направлению на север от Свирской губы, что обусловлено влиянием речного стока. За пределами зон интенсивного влияния речного стока среднегодовая концентрация фосфатов в период максимального зимнего накопления изменяется в диапазоне от 8 до 15 мг/м³.

Особенности пространственной изменчивости среднегодовой биомассы фитопланктона в вегетативный период в основном определяются распределением зимних запасов минерального фосфора (рис. 4, б). Максимальные значения биомассы, составляющие 8–10 г/м³, приходятся на районы максимальных концентраций зимних фосфатов, поскольку в них в течение всего вегетативного периода существует достаточно интенсивный приток доступных для фитопланктона биогенных элементов, поступающих с водами впадающих рек. На остальной акватории озера среднегодовая биомасса фитопланктона изменяется в диапазоне 0,5–1 г/м³ в центральной и северной частях озера, и 1,5–2,0 г/м³ — в Волховской и Свирской губах, где еще ощущается влияние поступающих с водосбора биогенных элементов.

Воспроизведенные особенности пространственного распределения фосфатов и биомассы фитопланктона, достаточно хорошо согласуются с представлениями о пространственной изменчивости этих характеристик экосистемы Ладожского озера, полученными на основе данных экспериментальных исследований [2].

Фитопланктон в Ладожском озере представлен различными видами диатомовых и не-диатомовых водорослей. Основной особенностью сезонной сукцессии фитопланктона является то, что весеннее цветение в основном определяется холодолюбивыми диатомовыми водорослями, в то время как поздней весной и летом доминируют не-диатомовые водоросли [2]. Для анализа особенностей пространственной изменчивости диатомовых и не-диатомовых водорослей были построены карты годовой первичной продукции, осредненные за период с 1980 по 2020 гг. Подобрать периоды осреднения внутри годового цикла для более точного представления среднегодового распределения отдельных групп фитопланктона не представляется возможным. Это связано с тем, что время начала вегетативного периода определяется временами исчезновения ледяного покрова и прохождения термобара, которые характеризуются сильной межгодовой изменчивостью.

Представленные на рис. 4, в–г годовые интегралы первичной продукции показывают, что основной вклад в суммарную годовую продукцию вносит не-диатомовый планктон. Максимальные значения годовой первичной продукции 300–400 гС/м²/год не-диатомовых водорослей отмечаются в районах с максимальной биомассой, причем в центральном и северном районах озера годовая первичная продукция не-диатомового фитопланктона составляет от 15 до 25 гС/м²/год. Годовые значения воспроизведенной первичной продукции диатомового планктона изменяются в диапазоне от 5 до 20 гС/м²/год. При этом его минимальные значения наблюдаются вдоль южного и восточного побережья, а максимальные — в центральной и северной частях озера. Эту особенность можно объяснить тем, что в мелководных южных и восточных прибрежных районах после начала вегетативного периода достаточно быстро происходит прогрев фотического слоя, который приводит к смене видового состава фитопланктона с диатомового на не-диатомовый. В глубоководных центральном и северном районах прогрев происходит значительно дольше, что приводит к увеличению периода цветения диатомовых водорослей, продолжающегося от момента начала цветения до момента достижения оптимальной для активного развития не-диатомового фитопланктона температуры. Анализ пространственной изменчивости первичной продукции для периодов с различной внешней биогенной нагрузкой не выявил качественных различий между пространственными распределениями первичной продукции в разные периоды.

3.4. Биогеохимические потоки

Единственная оценка среднегодовых биогеохимических потоков, известная авторам настоящей работы из опубликованных исследований, — это оценка по многолетним данным средней годовой первичной

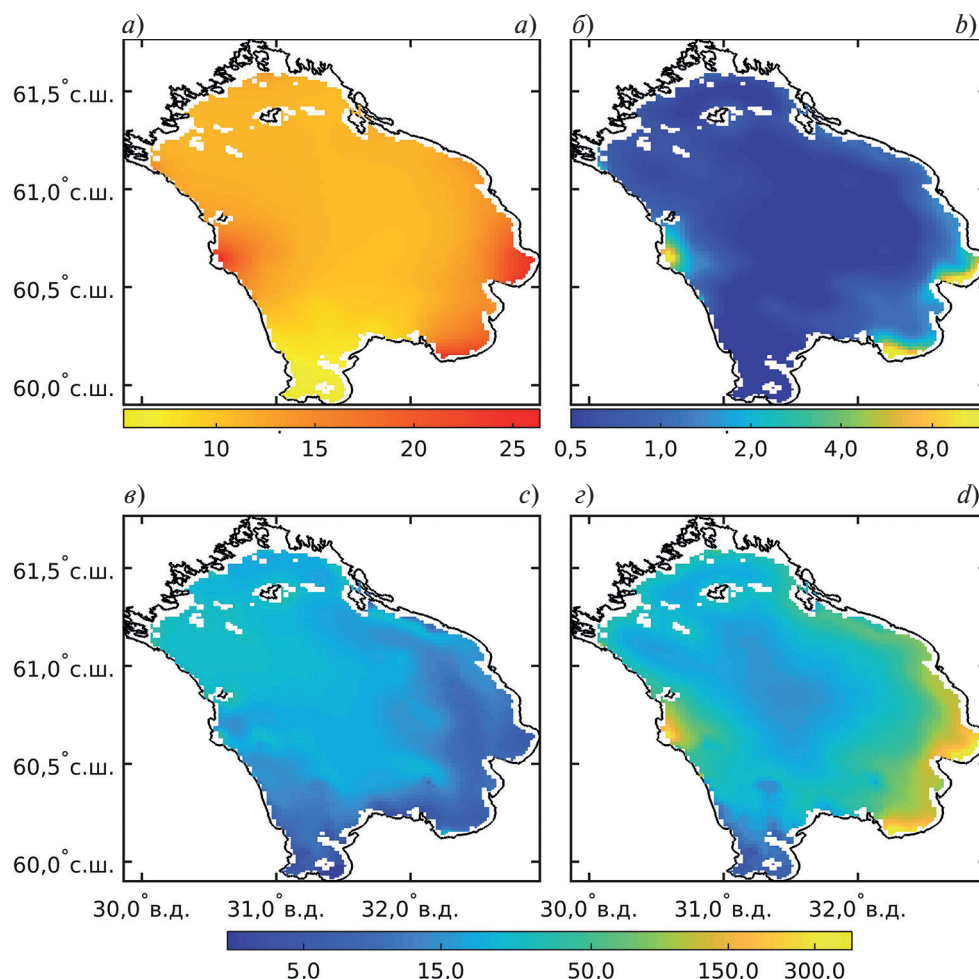


Рис. 4. Среднемноголетнее (1980–2020 гг.) распределение зимней концентрации (мг/м³) минерального фосфора (апрель) в фотическом слое (а), средней за вегетативный период (май–октябрь) биомассы фитопланктона (г/м³) (б), годовой первичной продукции (г С/м²/год) диатомовых (в) и не-диатомовых водорослей (г)

Fig. 4. Average long-term (1980–2020) distribution of winter concentration (mg/m³) of mineral phosphorus (April) in the photic layer (a), average phytoplankton biomass for the growing season (May–October) (g/m³) (b), annual primary production (g C/m²/year) of diatoms (c) and non-diatoms (d)

продукции озера в диапазоне 259–1568 тыс. т С, относящаяся к концу 1970-х гг. [2]. Восполняя этот пробел в исследованиях состояния экосистемы Ладожского озера, рассмотрим оценки среднегодовых биогеохимических потоков фосфора, включая первичную продукцию, в разные периоды времени, которые получены по результатам моделирования и представлены в табл. 1. Согласно табл. 1, средняя за период 1980–2020 гг. годовая первичная продукция составляет 1021 ± 208 тыс. т С в год, причем 20-ти процентное стандартное отклонение свидетельствует о значительной межгодовой изменчивости, которая обуславливается изменчивостью внешних условий, прежде всего, температуры воды. Заметим, что средняя годовая первичная продукция в современный период (2003–2020 гг.) с низкой внешней нагрузки снизилась на 30 % по сравнению с периодом высокой нагрузки (1980–1995 гг.), несмотря на то, что среднегодовое поступление фосфора в озеро, осредненное за аналогичные периоды, сократилось на 39 %. Другими словами, снижение внешней нагрузки не привело к пропорциональному снижению продуктивности водоема. Прямого подтверждения этой закономерности в литературе найти не удалось. Однако косвенно она подтверждается тем фактом, что согласно [2, 4, 6], какие-либо тренды в межгодовой изменчивости биомассы фитопланктона, а, значит, и первичной продукции, в фотическом слое озера летом для периода с конца 1970-х по 2019 гг., когда произошло сильное снижение внешней нагрузки, отсутствуют.

Для объяснения указанной закономерности, рассмотрим средние годовые потоки фосфора, которые для фосфор-лимитированного водоема играют определяющую роль в установлении его уровня продук-

тивности. Минеральный фосфор в виде фосфатов поступает в водную колонку из следующих источников: прямое поступление с речным стоком, за счет рециклинга в водной колонке, который включает экскрецию зоопланктона и минерализацию органического вещества, а также за счет выхода из донных отложений. Экскреция зоопланктона и минерализация органического вещества зависят от температуры воды и параметризуются экспоненциальной функцией вида $a \exp(b T)$, где a — скорость процесса (сут^{-1}) при 0°C , b — коэффициент при температуре ($^\circ\text{C}^{-1}$), T — температура ($^\circ\text{C}$) воды.

Данные табл. 1 позволяют оценить относительный вклад различных источников минерального фосфора в формирование первичной продукции фитопланктона. В целом для всего рассматриваемого периода 1980–2020 гг., вклад речного стока в обеспечении потребностей в фосфатах при производстве органического вещества составляет 8 % от общего потребления, поступление из донных отложений сопоставимо с поступлением из рек и составляет 10 %. Основной вклад в обеспечение фосфатами вносит процесс внутреннего рециклинга, который составляет 82 %. При этом 33 % обеспечивается за счет экскреции зоопланктона, а 49 % за счет минерализации, в которую включена минерализация органического вещества, поступающего с речным стоком. Сопоставляя потоки фосфора в периоды с высокой и низкой внешней биогенной нагрузкой, можно оценить, что уменьшение внутреннего рециклинга составляет около 32 %, что почти совпадает с уменьшением первичной продукции. Основной причиной описанных изменений в экосистеме, по-видимому, является увеличение температуры воды. При повышении температуры происходит увеличение скорости экскреции зоопланктона и скорости минерализации органического вещества, и, как следствие, увеличивается скорость оборачиваемости фосфора в системе, что приводит к меньшему снижению первичной продукции и биомассы фитопланктона по сравнению со снижением внешней фосфорной нагрузки.

3.5. Оценка времени оборота общего фосфора в водах озера

Для оценки времени оборота фосфора в озере воспользуемся следующей формулой: $T = C V/F$, где T — время оборота фосфора (годы), C — средняя концентрация фосфора в озере ($\text{мг}/\text{м}^3$), в качестве которой обычно используется концентрация фосфора в период максимального зимнего накопления, V — объём озера (км^3) и F — поступление фосфора в озеро (тонны в год). Согласно результатам расчетов, $C = 26$ ($\text{мг}/\text{м}^3$) и $F = 4271$ тонн Р/год в среднем для периода 1980–2020 гг.; объём (в соответствии с расчетной сеткой) $V = 890$ км^3 . В результате получаем, что скорость оборота фосфора в Ладожском озере составляла примерно 5.4 года для периода 1980–2020 гг.

Таблица 1

Table 1

Средние годовые биогеохимические потоки в экосистеме Ладожского озера, осредненные за различные периоды (по результатам моделирования)

Average annual biogeochemical flows in the ecosystem of Lake Ladoga, averaged over different periods (based on modeling results)

	Годы		
	1980–2020	1980–1995	2003–2020
Первичная продукция (стандартное отклонение), тыс. т С/год	1021 (208)	1265 (119)	878 (109)
Потоки фосфора, тонн Р/год			
потребление фосфора фитопланктоном	25601	31694	21993
внутренний рециклинг	21202	26718	18286
в т. ч.			
экскреция зоопланктона	8547	10992	7455
минерализация	12655	15726	10832
выход из донных отложений	2601	2798	2354
Поступление из внешних источников			
Общий фосфор	4271	5609	3436
в том числе, минеральный фосфор	2137	2805	1719

Как было сказано выше, существует временной сдвиг на 3–4 года между началом снижением внешней нагрузки и началом снижения концентрации фосфора в озере. При сокращении внешней нагрузки, время приспособления озера к новым нагрузкам будет определяться скоростью вывода за пределы системы накопленных под воздействием повышенной нагрузки запасов биогенных элементов, которое определяется временем их оборота. В результате возникает указанный временной сдвиг между началом снижения фосфорной нагрузки и началом снижения содержания фосфора в озере.

4. Заключение

Анализ пространственно-временной изменчивости смоделированных основных характеристик экосистемы и биогеохимических потоков Ладожского озера позволил оценить межгодовую изменчивость содержания фосфора, биомассы и первичной продукции фитопланктона в период 1980–2020 гг. Показано, что при уменьшении внешнего поступления фосфора на 39 % в период 2003–2020 гг. по сравнению с периодом 1980–1995 гг. среднегодовой уровень первичной продукции снизился меньше, на 30 %, что является следствием ускорения, за счет увеличения температуры воды, внутренних биогеохимических процессов, отвечающих за круговорот фосфора (эксекреция зоопланктона и минерализация органического вещества).

На основе результатов моделирования оценено время оборота фосфора в озере, которое составило примерно 5,4 года для рассматриваемого периода времени 1980–2020 гг. Эта оценка объясняет временной сдвиг между началом снижения внешней фосфорной нагрузки и снижением содержания фосфора в водах озера.

Несмотря на достаточно хорошее совпадение результатов моделирования с данными наблюдений, необходимо дальнейшее усовершенствование модели как путём уточнения межгодовой и сезонной динамики внешних биогенных поступлений, так и посредством более тонкой настройки модельных коэффициентов.

Финансирование

Исследование выполнено при поддержке грантов Российского научного фонда (проект № 23-17-20010) и Санкт-Петербургского научного фонда (проект № 23-17-20010).

Funding

The research was supported by grants from the Russian Science Foundation (Project No. 23-17-20010) and the St. Petersburg Science Foundation (Project No. 23-17-20010).

Литература

1. Ладога / Под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. СПб.: Нестор-История, 2013. 468 с.
2. Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата // Под редакцией С.А. Кондратьева, Ш.Р. Позднякова и В.А. Румянцева. М.: Изд. РАН, 2021. 640 с.
3. Поздняков Ш.Р., Кондратьев С.А., Расулова А.М., Коробченкова К.Д. Ладожское озеро — геостратегический водный объект Северо-Запада России и его зоны экологического риска // Гидрометеорология и экология. 2021. № 62. С. 139–161. doi:10.33933/2074–2762–2021–62–139–161
4. Петрова Н.А., Антонов С.Е., Протопопова Е.В. Структурные и функциональные характеристики фитопланктона // Ладожское озеро: критерии состояния экосистемы / под. ред. Н.А. Петровой, А.Ю. Тержевика. СПб., 1992. С. 119–145.
5. Поздняков Д.В., Коросов А.А., Петрова Н.А. и др. Исследование «гистерезисного» характера возвращения Ладожского озера из мезотрофного // Исследования земли из космоса. 2009. № 1. С. 45–59.
6. Летанская Г.И., Протопопова Е.В. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005–2009 гг.) // Биология внутренних вод. 2012. № 4. С. 17–24.
7. Петрова Н.А., Петрова Т.Н., Сусарева О.М., Иофина И.В. Особенности эволюции экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного эвтрофирования // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 5. С. 580–589.
8. Менишуткин В.В., Воробьева О.Н. Модель экологической системы Ладожского озера // Современное состояние Ладожского озера / Под ред. Н.А. Петровой и Г.Ф. Растлепиной. Л.: Наука, 1987. С. 187–200.
9. Rukhovets L.A., Astrakhansev G.P., Menshutkin V.V. et al. Development of Lake Ladoga ecosystem models: modeling of the phytoplankton succession in the eutrophication process. I. // Ecological Modelling. 2003. Vol. 165(1). P. 49–77. doi:10.1016/S0304-3800(03)00061-9
10. Астраханцев Г.П. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер / Г.П. Астраханцев, В.В. Мен-

шуткин, Н.А. Петрова, Л.А. Руховец. СПб.: Наука, 2003. 363 с.

11. *Menshutkin V.V., Astrakhantsev G.P., Yegorova N.B.* et.al. Mathematical modelling of the evolution and current conditions of the Ladoga Lake ecosystem // *Ecological Modelling*. 1998. Vol. 107. P. 1–24. doi:10.1016/S0304-3800(97)00184-1
12. *Rukhovets L., Filatov N.* Ladoga and Onego — Great European Lakes: Observations and modeling / Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 2010. doi:10.1007/978-3-540-68145-8
13. *Исаев А.В., Рябенко В.А., Коник А.А.* Воспроизведение современного климатического состояния экосистемы Ладожского озера // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2024. Т. 17, № 2. С. 50–65. doi:10.59887/2073-6673.2024.17(2)-5
14. *Marshall J., Adcroft A., Hill C.*, et al. A finite-volume, incompressible Navier Stokes model for studies of the ocean on parallel computers // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1997. Vol. 102, N C3. P. 5753–5766. doi:10.1029/96JC02775
15. *Marshall J., Hill C., Perelman L.* et al. Hydrostatic, quasi-hydrostatic, and nonhydrostatic ocean modeling // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1997. Vol. 102, N C3. P. 5733–5752. doi:10.1029/96JC02776
16. *Savchuk O.P.* Nutrient biogeochemical cycles in the Gulf of Riga: scaling up field studies with a mathematical model // *Journal of Marine Systems*. 2002. Vol. 32(4). P. 253–280. doi:10.1016/S0924-7963(02)00039-8
17. *Исаев А.В., Савчук О.П., Филатов Н.Н.* Трехмерная ретроспективная оценка биогеохимической динамики азота и фосфора в экосистеме Онежского озера за период с 1985 по 2015 гг. Часть I: Межгодовая изменчивость и пространственное распределение // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2022. Т. 15, № 2. С. 76–97. doi:10.59887/fpg/e1m2-63b5-rhvg
18. *Савчук О.П., Исаев А.В., Филатов Н.Н.* Трехмерная ретроспективная оценка биогеохимической динамики азота и фосфора в экосистеме Онежского озера за период с 1985 по 2015 гг. Часть II: Сезонная динамика и пространственные особенности; интегральные потоки // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2022. Т. 15, № 2. С. 98–109. doi:10.59887/fpg/9mg5-run6-4zr8
19. *Sterner R.W., Elser J.J.* Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, 2002. 464 p.
20. *Reynolds C.S.* The ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. doi:10.1017/CBO9780511542145
21. *Sterner R.W., Andersen T., Elser J.J.* et al. Scale-dependent carbon: nitrogen: phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters // *Limnology and Oceanography*. 2008. Т. 53, № 3. С. 1169–1180. doi:10.4319/lo.2008.53.3.1169
22. *Sterner R. C.* N: P stoichiometry in Lake Superior: freshwater sea as end member // *Inland Waters*. 2011. Vol. 1(1). P. 29–46. doi:10.5268/IW-1.1.365
23. *Bergström A.-K., Karlsson J., Karlsson D.* et al. Contrasting plankton stoichiometry and nutrient regeneration in northern arctic and boreal lakes // *Aquatic Sciences*. 2018. Vol. 80, N2. P. 24. doi:10.1007/s00027-018-0575-2
24. *Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45, N3. P. 569–579. doi:10.4319/lo.2000.45.3.0569

References

1. Ladoga / Ed. by V.A. Rumiantsev, S.A. Kondratev. SPb.: Nestor-History; 2013, 468 p. (In Russian).
2. *Current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate* / Ed. by S.A. Kondratev, Sh.R. Pozdniakov, V.A. Rumiantsev. Moskva: RAS; 2021. 640 p. (In Russian).
3. Pozdnyakov Sh.R., Kondratyev S.A., Rasulova A.M. et.al. Lake Ladoga is a geostrategic water body in the North-West of Russia and its zone of environmental risk. *Hydrometeorology and Ecology*. 2021;62:139–161 (In Russian).
4. Petrova N.A., Antonov S.E., Protopopova E.B. Structural and functional characteristics of phytoplankton. *Lake Ladoga: criteria for the state of the ecosystem* / Ed. By N.A. Petrova, A. YU. Terzhevik. SPb., 1992. P. 119–145 (In Russian).
5. Pozdnyakov D.V., Korosov A.A., Petrova N.A. et.al. Investigation of a “Hysteretic” Nature of Lake Ladoga’s Coming Back from a Mesotrophic State. *Issledovanie Zemlii z Kosmosa*. 2009;1:45–49 (In Russian).
6. Letanskaya G.I., Protopopova E.V. The Current State of Phytoplankton in Lake Ladoga (2005–2009). *Inland Water Biology*. 2012;5(4):310–316 (In Russian).
7. Petrova N.A., Petrova T.N. Susareva O.M. et al. Specific features of Lake Ladoga ecosystem under the effect of anthropogenic eutrophication. *Water Resources*. 2010;37(5):674–683.
8. *Menshutkin V.V., Vorobieva O.N.* A model of the ecological system of Lake Ladoga. The current state of the ecosystem of Lake Ladoga. Ed. N.A. Petrova, G.F. Raspletina. Leningrad: Nauka; 1987. p. 187–200 (In Russian).
9. Rukhovets L.A., Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V. et al. Development of Lake Ladoga ecosystem models: modeling of the phytoplankton succession in the eutrophication process. I. *Ecological Modelling*. 2003;165(1):49–77. doi:10.1016/S0304-3800(03)00061-9
10. Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V., Petrova L.A. et al. Modeling ecosystems of large stratified lakes. SPb.: Nauka;

2003. 363 p. (In Russian).

11. Menshutkin V.V., Astrakhsantsev G.P., Yegorova N.B. et al. Mathematical modelling of the evolution and current conditions of the Ladoga Lake ecosystem. *Ecological Modelling*. 1998;107:1–24. doi:10.1016/S0304-3800(97)00184-1
12. Rukhovets L., Filatov N. Ladoga and Onego — Great European Lakes: Observations and modeling / Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2010. doi:10.1007/978-3-540-68145-8
13. Isaev A.V., Ryabchenko V.A., Konik A.A. Reproduction of the Current Climatic State of the Lake Ladoga Ecosystem. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2024;17(2):50–65. doi:10.59887/2073-6673.2024.17(2)-5
14. Marshall J., Adcroft A., Hill C., et al. A finite-volume, incompressible Navier Stokes model for studies of the ocean on parallel computers. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1997;102(C3):5753–5766. doi:10.1029/96JC02775
15. Marshall J., Hill C., Perelman L., et al. Hydrostatic, quasi-hydrostatic, and nonhydrostatic ocean modeling. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1997;102(C3):5733–5752. doi:10.1029/96JC02776
16. Savchuk O.P. Nutrient biogeochemical cycles in the Gulf of Riga: scaling up field studies with a mathematical model. *Journal of Marine Systems*. 2002;32(4):253–280. doi:10.1016/S0924-7963(02)00039-8
17. Isaev A.V., Savchuk O.P., Filatov N.N. Three-Dimensional Hindcast of Nitrogen and Phosphorus Biogeochemical Dynamics in Lake Onego Ecosystem, 1985–2015. Part I: Long-Term Dynamics and Spatial Distribution. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2022;15(2):76–97. doi:10.48612/fpg/e1m2-63b5-rhvg
18. Savchuk O.P., Isaev A.V., Filatov N.N. Three-Dimensional Hindcast of Nitrogen and Phosphorus Biogeochemical Dynamics in Lake Onego Ecosystem, 1985–2015. Part II: Seasonal Dynamics and Spatial Features; Integral Fluxes. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2022;15(2): 98–109. doi:10.48612/fpg/9mg5-run6-4zr8
19. Sterner R.W., Elser J.J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press; 2002. 464 p.
20. Reynolds C.S. The ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press; 2006. doi:10.1017/CBO9780511542145
21. Sterner R.W., Andersen T., Elser J.J. et al. Scale-dependent carbon: nitrogen: phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters. *Limnology and Oceanography*. 2008;53(3):1169–1180. doi:10.4319/lo.2008.53.3.1169
22. Sterner R. C: N: P stoichiometry in Lake Superior: freshwater sea as end member. *Inland Waters*. 2011;1(1):29–46. doi:10.5268/IW-1.1.365
23. Bergström A.-K., Karlsson J., Karlsson D. et al. Contrasting plankton stoichiometry and nutrient regeneration in northern arctic and boreal lakes. *Aquatic Sciences*. 2018;80(2):24. doi:10.1007/s00027-018-0575-2
24. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*. 2000;45(3):569–579. doi:10.4319/lo.2000.45.3.0569

Об авторах

ИСАЕВ Алексей Владимирович, старший научный сотрудник СПбФ ИО РАН, кандидат географических наук, ORCID: 0000-0003-2005-4949, WoS ResearcherID: C-1370–2014, Scopus AuthorID: 25641182000, SPIN-код (РИНЦ): 4059-6017, e-mail: isaev1975@gmail.com

РЯБЧЕНКО Владимир Алексеевич, главный научный сотрудник СПбФ ИО РАН, доктор физико-математических наук, ORCID: 0000-0003-3909-537X, WoS ResearcherID: R-3877-2016, Scopus AuthorID: 7005479766, SPIN-код (РИНЦ): 2187-1380, e-mail: vla-ryabchenko@yandex.ru