—— РЕГИОНАЛЬНЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ **——**

УДК 574.58:550.4(470.22)

ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОТЫ В ВОДОЕМАХ КАРЕЛИИ

© 2018 г. Елена В. Теканова*, Наталия М. Калинкина**, Ирина Ю. Кравченко

Институт водных проблем Севера, Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, Россия *E-mail: etekanova@mail.ru, **E-mail: cerioda@mail.ru

Поступила в редакцию 28.03.2017 г.

Аннотация. В работе обобщены многочисленные литературные сведения о планктоне, бентосе, химическом составе поверхностных вод и геологии Карелии для выявления региональных особенностей формирования структуры и биологической продуктивности водных сообществ. Предложена общая схема формирования биологической продуктивности карельских водоемов. Основными чертами гумидного климата Карелии являются низкая среднегодовая температура воздуха и избыточное увлажнение. Географические особенности формируют специфические физико-химические свойства водной среды низкую температуру, короткий вегетационный период, низкие минерализацию, рН, концентрацию фосфора. Низкие температура воды и концентрация фосфора лимитируют развитие высокопродуктивных форм биоты. Повышенная цветность воды ограничивает зону развития фитопланктона. Низкая минерализация воды лимитирует развитие организмов, обладающих панцирем или раковиной, диатомовых водорослей и моллюсков, что может ограничивать общую биомассу планктона и бентоса. Кислая реакция среды может оказывать токсическое действие на водных животных. Предложенная схема была апробирована на семи озерах Карелии, расположенных в разных ландшафтах и отличающихся по степени заболоченности и густоте речной сети на водосборе, по проточности, минерализации, цветности, рН, содержанию в воде фосфора. Выполненный компонентный анализ статистически подтвердил закономерности, обнаруженные в результате обобщения литературных сведений.

Ключевые слова: Карелия, озера, гумидный климат, ландшафт, цветность, минерализация, рН, планктон, бентос, биологическая продуктивность.

DOI: 10.7868/S2587556618010083

Geochemical peculiarities of biota functioning in water bodies of Karelia Elena V. Tekanova*, Natalia M. Kalinkina**, and Irina Yu. Kravchenko

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia *E-mail: etekanova@mail.ru,

 $**E{-}mail: cerioda@mail.ru$

Received March 28, 2017

Abstract. Multiple reported data on plankton, benthos, and chemical composition of surface waters and geology of Karelia are summarized in order to reveal regional peculiarities of the formation of aquatic communities' structure and biological productivity. A basic scheme for the biological productivity formation of water bodies in Karelia is proposed. The main features of the humid climate of Karelia are the low average annual air temperature and excessive humidification. The geographical features determine the specific physico-chemical properties of the aquatic environment, including low temperature, short vegetation period, low total dissolved solids (TDS), pH and phosphorus concentrations. Low water temperature and phosphorus concentration limit the development of highly productive forms of biota. Increased color of water diminishes the area of phytoplankton distribution. Low TDS concentration of water restricts the growth of diatom frustule and shell-bearing mollusks, which can limit the total biomass of plankton and benthos. Acid reaction of the environment can have toxic effects on aquatic animals. The proposed scheme was tested on seven lakes of Karelia, located in different landscapes and differed in the degree of swampiness and density of the river network in the catchment area, in flowage, TDS concentration, color, pH, phosphorus concentration. The performed principle component analysis has statistically confirmed the regularities identified due to the generalization of reported information.

Keywords: Karelia, lakes, humid climate, landscape, color, TDS concentration, pH, plankton, benthos, biological productivity.

Введение. Фундаментальными факторами, регулирующими развитие пресноводной биоты (структуру сообществ и их продукцию), являются свет, температура воды, ее солевой состав и наличие биогенных элементов. Характеристики этих факторов во многом зависят от особенностей региона, главным образом его климата и геологии. В целом, современное состояние озерной биоты является результатом ее эволюционного развития в условиях комплексного воздействия зональных и азональных абиотических факторов, зачастую имеющих разнонаправленное действие и формирующих их среду обитания [7, 10, 34 и др.].

В современной гидроэкологии есть понимание того, что в разных природно-климатических районах подходы к оценке состояния биоты не могут быть одинаковыми. В связи с этим важной задачей является выделение характерных лимитирующих факторов развития водных сообществ для разработки научных основ регионального биомониторинга, для корректного прогнозирования возможных антропогенных и (или) климатических изменений водных экосистем в разных регионах.

В целом, водоемы Карелии относительно мало вовлечены в хозяйственную деятельность, связанную с загрязнением воды. Однако в Карелии стремительно развивается товарное форелеводство, и уже сейчас в регионе выращивается около 80% всей российской форели. В будущем планируется дальнейшее увеличение объема производства, что представляет потенциальную угрозу эвтрофирования озер. С другой стороны, повышение среднегодовой температуры воздуха на 1 °С и рост количества осадков на территории Карелии в 2000-х годах

[21] уже сейчас проявляются в увеличении периода открытой воды на карельских водоемах на 10—16 дней [35]. Прогнозирование последствий подобных изменений для водных экосистем требует понимания природных региональных особенностей их функционирования.

Постановка задачи. К настоящему времени опубликовано много информации о фитопланктоне [5, 15, 27, 30–32 и др.], зоопланктоне [12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 и др.], бентосе [6, 8, 16–18, 24, 27 и др.] водоемов Карелии. Анализ опубликованных сведений показал, что природный уровень развития пресноводных сообществ невысок (табл. 1). Однако при поиске причин этого явления, как правило, изучалось влияние отдельных факторов на некоторые компоненты биоты. Отсутствовал системный подход к изучению причинно-следственных связей между физико-географическими региональными особенностями и характерными чертами пресноводного планктона и бентоса Карелии. В связи с меняющимися климатическими условиями и новыми антропогенными факторами в регионе назрела необходимость обобщения, систематизации накопившейся многочисленной информации и выявления закономерностей формирования низкой биопродуктивности озер в связи с особенностями химического состава поверхностных вод и геологии Карелии. Для выявления этих связей и доказательства их достоверности нами был выбран весьма эффективный прием анализа многомерных биологических и геохимических данных - компонентный анализ [33]. Этот метод позволил среди разнообразных показателей (характеристики водосборных территорий, химический состав воды, состояние

Таблица 1. Некоторые химические и биологические характеристики водоемов Карелии

Параметр	Me±m	Min-max	Количество озер
\sum_{μ} , M Γ / Π	20.1±0.9	3.1-137.1	184
pН	6.8±0.06	4.8-9.0	187
Цветность, град. Рt-Со шкалы	47±4	2-198	187
$C_{ m opr}$, мг/л	8.4±0.4	0.3-25.2	141
$P_{ m o 6m}$, мкг/л	15.0±1.1	5.0-76.0	172
$P_{\text{мин}}$, мкг/л	2±0	0-37	183
Fe _{обш} , мг/л	0.21±0.02	0.01-1.78	184
Биомасса фитопланктона, мг/л	0.34±0.07	0.01-14.76	66
Биомасса зоопланктона, мг/л	0.69±0.08	0.02-26.90	168
Биомасса бентоса, г/м ²	1.32±0.20	0.15-23.81	168

Примечание. В таблице приведены характеристики водоемов, не затронутых антропогенной деятельностью. *Источник*: составлено по [22].

биоты) выявить плеяды, рассмотреть структуру связей между озерами и тем самым впервые статистически подтвердить комплексное влияние основных геохимических факторов на развитие биоты водоемов Карелии.

Результаты и их обсуждение. Анализ литературных данных позволил представить геохимические особенности функционирования пресноводной биоты Карелии в виде принципиальной схемы (рисунок).

Первый блок схемы— географические особенности Карелии.

Умеренно континентальный с чертами морского и влажный климат Карелии формируется под влиянием Атлантики и теплого Нордкапского течения, значительное количество осадков превышает испаряемость, лето короткое и прохладное [11, 29].

Карелия расположена в восточной части Фенноскандинавского (Балтийского) кристаллического щита. На территории Фенноскандии находился центр четвертичного оледенения, последний ледник сошел лишь 10–14 тыс. л.н. Распространены ледниковые формы рельефа – моренные гряды, шхерные и фьордовые типы берегов. Кристаллические породы залегают неглубоко, рыхлые

четвертичные отложения маломощные [20, 22]. Мелкозернистые граниты, габбро, кварциты и некоторые кристаллические сланцы трудно подаются выветриванию. Среди почв распространены довольно молодые болотные, подзолы, буроземы и подбуры [28]. Характерные черты ландшафтов Карелии определяются геологической молодостью ландшафтообразующих процессов: обилие озер (более 60 тыс.), рек (около 27 тыс.), слабая врезанность рек и их большая скорость течения, порожистость, высокая степень заболоченности водосборной территории (более 30%).

Второй блок схемы — физико-химические особенности водной среды.

Гумидный и прохладный климат Карелии обусловливает короткий безледный период (около 180 дней) при невысокой средней температуре озерной воды — около 10 °C на севере региона и около 12 °C в южной части [22], избыточную увлажненность и заболоченность водосборной территории [11].

Химические особенности воды озер являются производными свойств водосборной территории. Малое время контакта речной воды с породами и собственно состав пород, слабо подверженных

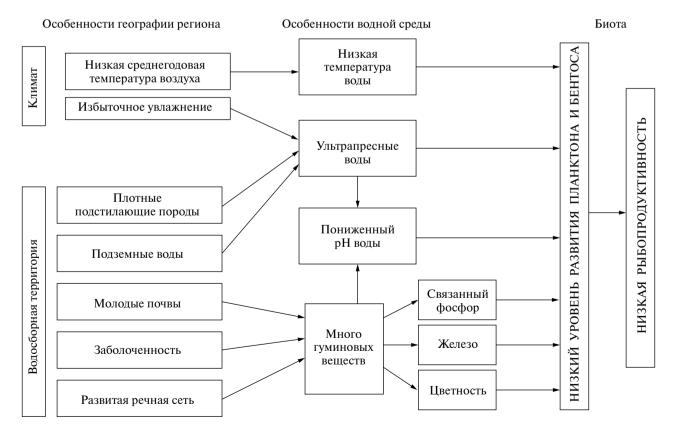


Рисунок. Принципиальная схема формирования биопродуктивности озер Карелии.

выщелачиванию, определяют низкую минерализацию поверхностных вод Карелии (см. табл. 1) [22, 38]. Подстилающие породы определяют также относительно невысокую минерализацию подземных вод Карелии, в среднем около 0.3 г/л, и очень редко превышающую 1.0 г/л [2]. С величиной минерализации тесно связан показатель рН, пониженные значения которого характерны для водоемов Карелии [22, 38] (см. табл. 1). Малое количество гидрокарбонатных ионов в воде определяет ее низкую буферную емкость и способствует закислению воды.

Повышенное содержание гуминовых веществ в большинстве озер Карелии связано с высокой заболоченностью водосборных территорий [22, 38, 39], что косвенно подтверждается высоким средним соотношением цветности воды и ее перманганатной окисляемости, достигающим около 5 (см. табл. 1). Почвенное органическое вещество окрашивает воду (см. табл. 1), а входящие в его состав гуминовые и фульвокислоты дополнительно подкисляют ее. При сочетании чрезвычайно малой минерализации воды озер и повышенного содержания гуминовых веществ проявляется синергетический эффект, приводящий к снижению рН воды (см. табл. 1).

Кроме того, с органическими веществами в водоемы Карелии поступают железо и фосфор, которые находятся в виде комплексов (см. табл. 1). Среднерегиональная фоновая концентрация железа в водоемах Карелии достигает 0.35 мг/л [22, 23, 38].

Третий блок схемы — водные сообщества.

Под действием специфических физико-химических условий водной среды формируется биота озер Карелии. Низкая средневегетационная температура воды определяет невысокую скорость метаболизма наиболее продуктивных эврибионтных и теплолюбивых форм фитопланктона и водных беспозвоночных, в то же время короткий вегетационный период не позволяет им получить достаточное количество накопленной энергии. Ядро флоры и фауны озер Карелии составляют холодолюбивые формы. Яркими представителями таких организмов являются глубоководные реликтовые ракообразные с оптимальной температурой развития 4-6 °C, многие виды планктонных диатомей – 8 °С. В ихтиоценозах холодолюбивые формы представлены сиговыми и лососевыми рыбами.

Минерализация воды имеет большое значение для регуляции водно-солевого баланса водных организмов [3 и др.]. В условиях ультрапресных вод Карелии поддержание гомеостаза внутренней

среды водной биоты, намного более тоничной по отношению к водной среде, является более энергозатратным процессом. Хотя большинство поверхностных вод Карелии относится к карбонатному классу групп Са²⁺ и Mg²⁺ [22], тем не менее, недостаток в воде этих главных ионов чаще всего указывается в качестве фактора, лимитирующего общее обилие и биомассу фитопланктона, количество панцирного диатомового планктона и особенно развитие моллюсков, их численность, толщину раковины, индивидуальный вес моллюсков. В глубоких озерах Карелии малая минерализация воды лимитирует также обилие морских гляциальных реликтов.

Снижение рН воды в озерах Карелии, как правило, сопровождается сокращением биомассы и численности водорослей, особенно диатомовых. Для водных беспозвоночных низкий водородный показатель выступает как токсичный фактор, что было показано на тест-объекте *Ceriodaphnia affinis* в эксперименте с природными водами Карелии (рН \leq 4.5) [9]. Механизм токсичности заключается в нарушении целостности клеточных мембран и потере солей [3].

Повышенное содержание железа и высокая цветность в водах Карелии с высоким содержанием органического вещества приводят к негативным эффектам для отдельных представителей биоты. Цветность воды влияет на вертикальное распределение микроводорослей за счет снижения глубины проникновения фотосинтетически активной радиации в толщу воды, что может уменьшать продуктивность фитопланктона. В озерах с железо-марганцевыми конкрециями на дне резко снижается численность бентоса из-за обеднения кормовой базы. Для скандинавских высокоцветных озер показано уменьшение размеров кладоцерного планктона [41, 42] и значительное сокращение бентосных животных из-за недостатка кислорода на дне, что ограничивает скорость роста рыб [40].

Поступающий в воду фосфор, химически связанный с органическим веществом и железом, находится в малодоступной для биоты форме. Однако гетеротрофная микрофлора при недостатке легкоминерализуемого органического вещества способна использовать гумусовые вещества в качестве субстрата [19 и др.]. Кроме того, что в природных водах происходит фотоокисление гумуса с образованием низкомолекулярных фракций [4], которые также утилизируются бактериальным звеном. Эти процессы повышают доступность фосфора для водных организмов. В целом, карельские водоемы обладают низкой устойчивостью к эвтрофированию, так как поступающий в воду при

биогенном загрязнении реактивный фосфор стимулирует активность водных бактерий, в том числе и потребление гумусовых веществ. Это, в свою очередь, будет сопровождаться дополнительным высвобождением фосфора.

Физико-химические особенности водной среды Карелии, в целом, оказывают аддитивное лимитирующее воздействие на планктон и бентос, уровень развития которого ниже, чем указанный С.П. Китаевым [10] для водоемов Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми. Ограниченная кормовая база не обеспечивает быстрый рост рыб [25] и высокую рыбопродуктивность. Немногочисленные сведения о естественной рыбопродуктивности (расчетная величина) озер Карелии и Финляндии, находящихся в одной геохимической провинции, находятся вблизи нижней границы диапазона величин, указанных для таежной зоны Европы (0.3–100 кг/га) [10]. В частности, в 11 озерах Карелии (Онежское, Мунозеро, Вендюрское, Святозеро, Сямозеро, Вашозеро, Пулманкиярви, Кевоярви, Мантоярви, Тулос, Толвоярви) продукция рыб была оценена в 7-28 кг/га [1, 8, 26, 37]. В пяти озерах Финляндии продукция окуня, основного компонента ихтиоценоза, составила 6-16 кг/га [36].

Статистический анализ связи ведущих факторов среды и развития биоты.

Представленная на рисунке схема была апробирована на примере карельских озер, расположенных в разных ландшафтных условиях. Для этой цели были выбраны семь озер в южной Карелии с площадью до 4.5 км², без антропогенной нагрузки, с наибольшим количеством известных характеристик водосборной территории. Сведения о водоемах взяты из публикаций [17, 30].

Первая группа озер — Вендюрская (Урос, Рапсудозеро и Коверъярви) находится на Вохтозерской ледораздельной возвышенности, на флювиогляциальных и моренных грядах, равнинах и болотах с преобладанием подзолов. Вторая группа озер (Леликозеро, Мягрозеро, Гижозеро и Кондозеро) расположена в районе Заонежья в пределах денудационно-тектонических грядовых моренных и сельговых ландшафтов с выходами коренных пород, где преобладают буроземы и подбуры. Заонежские озера отличаются от первой группы меньшей заболоченностью водосбора, менее развитой речной сетью, меньшей водообменностью и приточностью, более высокой минерализацией воды, меньшим содержанием органического вещества и фосфора (табл. 2).

Для выделения факторов, регулирующих развитие водных сообществ в выбранных озерах, был проведен компонентный анализ с использованием лицензированного пакета Statictica Advanced 10 for Windows Ru. Достоверными признавались факторные нагрузки признаков ≥0.7. Анализ выполнялся в три этапа.

На первом этапе были оценены связи между характеристиками водосборов и показателями химического состава воды (табл. 3). Были выявлены две главные компоненты, вместе отражающие 83% общей дисперсии, что указывает на значимую связымежду признаками. Оказалось, что большие величины приточности и проточности озер в условиях разветвленной речной сети определяют и большее содержание органических веществ в воде и связанных с ними величин цветности и фосфора.

Во вторую компоненту с достоверными факторными нагрузками вошли показатели рН воды и тип почв на водосборе, при этом рН уменьшался по градиенту подбуры-буроземы-подзолы (см. табл. 3). Подзолы, хотя и бедны гумусом, но имеют хороший промывной режим — гумус вымывается в водоем и подкисляет воду. Буроземы и, особенно, подбуры содержат грубый гумус. Однако, влияние типа почвы на рН воды не столь очевидно, так как на вторую главную компоненту приходится лишь 25% в общей дисперсии. Нельзя также исключить влияния на увеличение рН воды заонежских озер и подземных вод.

На втором этапе были рассмотрены связи между показателями химического состава воды озер, обилием и структурными характеристиками планктона (табл. 4). Две главные компоненты отразили 61% общей дисперсии. В первую компоненту достоверные факторные нагрузки внесли показатели химического состава воды (минерализация и рН), которые положительно связаны с общей биомассой зоопланктона, с биомассой коловраток, общей биомассой и численностью фитопланктона, а также с самыми многочисленными его группами — диатомовыми и зелеными водорослями.

Во вторую главную компоненту достоверные вклады внесли показатели содержания общего фосфора, численности динофитовых (миксотрофы) и эвгленовых (показатели эвтрофирования) водорослей, а также численности зоопланктона (см. табл. 4). Очевидно, что фосфор выступает в этой группе как первичный трофический ресурс для развития продуктивных групп фитопланктона. Отрицательная связь с фосфором наблюдается лишь у динофитовых водорослей, способных к гетеротрофному питанию и менее нуждающихся в фосфорном питании. Но на эту

Таблица 2. Водосборная территория, химические и биологические характеристики двух групп озер

_	Озера Вендюрской	Заонежские озера	
Показатель	группы		
Заболоченность, %	32–48	7–14	
Густота речной сети	0-1.31	0-0.45	
Удельный водосбор	0.43-2.32	0.83-0.99	
Коэфф. условного водообмена, год-1	0.43-0.89	0.36-0.39	
Преобладающий тип почв	подзолы	буроземы, подбуры	
Минерализация, мг/л	6.83-14.0	13.7–109.6	
Цветность, град Рt-Со шкалы	10-82	10–26	
рН воды	6.4-6.7	6.5–7.5	
ПО, мгО/л	4.05–12.49	4.5-7.4	
ХПК, мгО/л	11.3–28.7	10.5–21.0	
Фосфор общий, мкг/л	7.0-20.8	8.6–14.2	
Ca ²⁺ , мг/л	1.54-1.92	1.72-21.50	
$ m Mg^{2+}$, мг/л	0.45-0.54	0.87-3.73	
Na^+ , мг/л	1.44-1.53	1.29-1.59	
K^+ , мг/л	0.49-0.92	0.04-0.53	
$\mathrm{SO_4^{2-}}$, мг/л	1.09-1.74	3.33-3.99	
Cl-, мг/л	0.61-1.02	0.76-0.82	
НСО₃⁻, мг/л	7.57-12.86	4.65-79.2	
Численность фитопланктона, 10 ³ кл./л	11.0-280.0	44.0-348.5	
Биомасса фитопланктона, мг/л	0.033-0.141	0.049-0.305	
Численность зоопланктона, 10 ³ экз./л	15.4–33.6	1.8-18.0	
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0.465-0.492	0.055-0.745	
Численность моллюсков, экз./м ²	0-119	78-541	
Численность хирономид, экз./м ²	219–932	78–282	
Численность олигохет, экз./м ²	0-42	0-164	

компоненту приходится невысокая доля общей дисперсии. Главными факторами, лимитирующим развитие планктонных организмов в рассматриваемых группах озер, оказались минерализация воды и величины рН.

На последнем этапе был выполнен компонентный анализ для оценки связи минерализации, ионного состава воды и обилия главных групп бентосных организмов (табл. 5). Достоверные вклады в значения первой компоненты (50% в общей дисперсии) внесли показатели общей минерализации воды, концентрации главных ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , HCO_3^- и численность моллюсков. Связь между этими признаками прямая, что подтверждает высокую значимость для развития моллюсков

повышенной минерализации воды. В свою очередь, выпадение из донных сообществ моллюсков как наиболее крупных представителей может заметно снижать общую биомассу бентоса.

В целом результаты статистического анализа подтверждают представленные на схеме (см. рисунок) закономерности формирования продуктивности водных сообществ в водоемах Карелии.

Заключение. Гумидный климат Карелии и геологическая молодость ландшафтообразующих процессов формируют специфические физико-химические свойства водной среды, наиболее важные для развития водной биоты — низкую температуру, короткий вегетационный период,

Таблица 3. Факторные нагрузки признаков в две главные компоненты. Водосборная территория, гидрологические и химические характеристики Заонежских и Вендюрских озер

Показатель	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
Удельный водосбор	-0.76	0.39
Цветность воды	-0.93	0.02
Условный водообмен	-0.80	0.53
Густота речной сети	-0.85	-0.23
ПО	-0.93	-0.23
Робщ	-0.85	0.16
ХПК	-0.84	-0.40
pН	-0.22	-0.75
Тип почвы	0.19	-0.86
Поверхностный приток	-0.65	-0.60
Заболоченность водосбора	-0.35	0.45
Минерализация воды	0.15	-0.66
Доля в общей дисперсии, %	48	25

Примечание. Жирным шрифтом указаны нагрузки признаков с достоверным вкладом (p<0.05) в значения главных компонент.

низкие минерализацию, рН, концентрацию фосфора и повышенную цветность. Ключевые природные факторы среды оказывают на водные сообщества синергетическое и аддитивное ограничивающее влияние. Низкие температура воды и концентрация фосфора лимитируют развитие высокопродуктивных форм. Повышенная цветность воды ограничивает зону развития фитопланктона. Низкая минерализация воды лимитирует развитие организмов, обладающих панцирем или раковиной – диатомовых водорослей и моллюсков. Кислая реакция среды может оказывать токсическое действие на водных животных. Невысокая кормовая база ограничивает рыбопродуктивность озер Карелии, а, следовательно, и возможные уловы, что необходимо учитывать при ведении рыбного промысла, не допуская перелова. Эти закономерности были статистически доказаны на примере нескольких разнотипных озер Карелии. С помощью метода главных компонент удалось из множества изученных характеристик озер и их водосборов выявить важнейшие для состояния биоты - низкие величины минерализации, рН, концентрации фосфора и повышенную цветность воды. Особые условия

функционирования водных экосистем Карелии — низкая буферность воды и возможность высвобождения фосфора из гумусовых веществ делают их уязвимыми к закислению и эвтрофированию. Кроме того, можно предположить, что увеличение количества осадков в условиях климатических изменений в Карелии повлечет за собой усиление негативного влияния заболоченных водосборов на биоту.

Таблица 4. Факторные нагрузки признаков в две главные компоненты. Химические показатели и водные сообщества Заонежских и Вендюрских озер

П	Первая	Вторая
Показатель	главная компонента	главная компонента
Минерализация	-0.83	0.49
pH	-0.91	0.24
Биомасса зоопланктона	-0.82	-0.33
Биомасса коловраток	-0.81	0.32
Биомасса фитопланктона	-0.79	0.04
Численность	-0.91	0.16
фитопланктона	-0.91	
Численность диатомовых	-0.89	0.08
Биомасса диатомовых	-0.84	0.02
Биомасса зеленых	-0.72	0.64
Робш	-0.06	-0.75
Численность зоопланктона	-0.26	-0.79
Численность	-0.32	0.77
динофитовых	-0.32	0.77
Численность эвгленовых	-0.14	-0.66
Биомасса эвгленовых	-0.11	-0.77
Цветность	-0.09	-0.44
Численность калянид	-0.56	-0.47
Биомасса калянид	-0.64	-0.35
Численность циклопов	-0.43	-0.53
Биомасса циклопов	-0.68	-0.08
Численность ветвисто- усых рачков	-0.51	-0.49
Биомасса ветвистоусых рачков	-0.61	-0.54
Численность коловраток	0.45	-0.56
Численность синезеленых	-0.34	-0.36
Биомасса синезеленых	-0.38	-0.61
Численность зеленых	-0.66	0.58
Биомасса динофитовых	0.15	0.40
Доля в общей дисперсии,%	36	25

Примечание. Жирным шрифтом выделены нагрузки признаков с достоверным вкладом (p<0.05) в значения главных компонент.

Таблица 5. Факторные нагрузки признаков в две главные компоненты. Минерализация воды и количество главных групп донных беспозвоночных

Первая	Вторая
главная	главная
компонента	компонента
0.00	0.00
-0.98	0.08
-0.97	0.10
-0.99	-0.09
-0.57	0.57
0.24	0.59
-0.42	-0.86
0.01	-0.29
-0.95	0.18
-0.91	0.15
-0.84	-0.33
0.21	0.64
0.26	-0.76
50	22
	плавная компонента -0.98 -0.97 -0.99 -0.57 0.24 -0.42 0.01 -0.95 -0.91 -0.84 0.21 0.26

Примечание. Жирным шрифтом выделены нагрузки признаков с достоверным вкладом (p<0.05) в значения главных компонент.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Биоресурсы Онежского озера / Под ред. В.И. Кухарева, А.А. Лукина. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008. 272 с.
- Бородулина Г.С., Игонин А.В. Подземные воды Карелии // Горный журнал. 2012. № 5. С. 32—33.
- 3. *Виноградов Г.А.* Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- 4. Гашкина Н.А., Моисеенко Т.И., Кремлева Т.А. Особенности распределения биогенных элементов и органического вещества в малых озерах и лимитирование их трофности на Европейской территории России и Западной Сибири // Вестн. Тюменского гос. ун-та. 2012. № 12. С17—25.
- 5. *Генкал С.И.*, *Чекрыжева Т.А.*, *Комулайнен С.Ф.* Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Научный мир, 2015. 202 с.
- 6. *Герд С.В.* Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Петрозаводск: Издание Карело-финского гос. ун-та. 1949. 197 с.
- 7. Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. Озеро и его водосбор единая природная система. Л.: Наука, 1979. 195 с.
- 8. Ильмаст Н.В., Китаев С.П., Кучко Я.А., Павловский С.А. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008. 92 с.

- 9. Калинкина Н.М., Сярки М.Т., Рябинкин А.В., Шелехова Т.С. Абиотические факторы развития биоты в водоемах Карелии // Моря, озера и трансграничные водосборы России, Финляндии и Эстонии. Лекции науч. сотрудников, преподавателей и молодых ученых для ВУЗов (по докладам Международ. молодежной школы-конференции) / Ред. Н.Н. Филатов, Д.А. Субетто, Т.И. Регеранд. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2015. С. 56—74.
- 10. *Китаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- 11. Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы / Под ред. Н.Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2004. 224 с.
- 12. *Куликова Т.П.* Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. 223 с.
- 13. *Куликова Т.П.* Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2010. 325 с.
- 14. *Куликова Т.П.* Зоопланктон водных объектов северной части бассейна Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2012. 192 с.
- 15. *Куликова Т.П., Кухарев В.И., Рябинкин А.В., Чекрыжева Т.А.* Гидробиологическая характеристика водных экосистем особо охраняемых территорий Республики Карелия // Тр. Карельского науч. центра РАН. Сер. Биогеография. 2009. № 2. С. 56—70.
- 16. *Куликова Т.П., Рябинкин А.В.* Фауна водных объектов заповедника "Кивач" // Тр. Карельского науч. центра РАН. Сер. Биогеография. 2008. № 12. С. 111—117.
- 17. *Куликова Т.П., Рябинкин А.В.* Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов Южной Карелии // Тр. Карельского науч. центра РАН. Сер. Биогеография. 2015а. № 6. С. 47—63.
- 18. *Куликова Т.П., Рябинкин А.В.* Современное состояние фауны ряда разнотипных озер Карелии (исследования 2008—2011 годов) // Тр. Карельского науч. центр РАН. Сер. Лимнология. 2015б. № 9. С. 25—43.
- 19. Лаптева Н.А., Гаврилова В.А. Микрофлора и микробиологические процессы в ацидных озерах Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем ацидных озер / Отв. ред. В.Т. Комов. СПб.: Наука, 1994. С. 99—114.
- 20. *Лукашов А.Д.* Геодинамика новейшего времени // Глубинное строение и сейсмичность Карельского региона и его обрамления. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2004. С. 150—192.
- 21. *Назарова Л.Е.* Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии // Изв. РГО. 2014. Т. 46. № 4 (46). С. 27–33.
- 22. Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н.Н. Филатова, В.И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2013. 464 с.

- 23. *Рыжаков А.В., Зобкова М.В., Лозовик П.А.* Особенности содержания и распределения форм фосфора в водоемах гумидной зоны // Тр. Карельского науч. центра РАН. Сер. Лимнология. 2016. № 9. С. 33—45.
- 24. *Рябинкин А.В.* Фауна донных беспозвоночных бассейна р. Кеми // Тр. Карельского науч. центра РАН. Сер. Биогеография. 2008. № 12. С. 134—145.
- 25. *Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С.* Окунь *Perca Fluviatilis* (Percidae) разнотипных озер Карелии // Ученые зап. Петрозаводского гос. ун-та. Биологические науки. 2016. Т. 155. № 2. С. 57–62.
- 26. Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Экосистема Сямозера (Биологический режим, использование). Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2002. 119 с.
- 27. Теканова Е.В., Лозовик П.А., Калинкина Н.М., Куликова Т.П., Полякова Т.Н., Рябинкин А.В., Сластина Ю.Л., Тимакова Т.М., Чекрыжева Т.А. Современное состояние и трансформация северной части Выгозерского водохранилища // Тр. Карельского науч. центра РАН. Вып. "Водные проблемы Европейского Севера и пути их решения". 2011. № 4. С. 50—56.
- 28. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Солодовников А.Н., Морозов А.К. Почвы Карелии: геохимический атлас / Отв. ред. В.И. Крутов. М.: Наука, 2008. 47 с.
- 29. Филатов Н.Н., Руховец Л.А., Назарова Л.Е., Георгиев А.П., Ефремова Т.В., Пальшин Н.И. Влияние изменений климата на экосистемы озер севера Европейской территории России // Ученые зап. Российского государственного гидрометеорологического ин-та. 2014. № 34. С. 49—55.
- 30. *Чекрыжева Т.А.* Фитопланктон озер различных ландшафтов южной части Республики Карелия (Вендюрская группа и Заонежье) // Тр. Карельского науч. центр РАН. Сер. Биогеография. 2017. № 1. С. 62—74.
- 31. *Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф.* Альгофлора озер и рек Республики Карелия (Россия) // Альгология. 2010. № 3. С. 319—334.
- 32. *Чекрыжева Т.А., Потахин М.С.* Фитопланктон разнотипных озер бассейна реки Шуя (Карелия) // Тр. Карельского науч. центр РАН. Сер. Биогеография. 2008. № 14. С. 148–156.
- 33. *Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. М.: Наука, 2005. 281 с.
- 34. Яковлев В.А. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Кольский науч. центр РАН, 2005. Ч. 1. 161 с.
- 35. Efremova T., Palshin N., and Zdorovennov R. Long-term characteristics of ice phenology in Karelian lakes // Estonian J. of Earth Sciences. 2013. V. 62. No. 1. P. 33–41.

- 36. Estlander S., Nurminen L., Olin M., Vinni M., Immonen S., Rask M., Ruuhijärvi J., Horppila J., and Lehtonen H. Diet shift and food selection of (Perca fluviatilis) and roach (Rutilus rutilus) in humic lakes of varying water colour // J. Fish Biol. 2010. V. 77. Iss. 1. P. 241–256.
- 37. *Ilmast N.V. and Sterligova O.P.* Result of the introduction of Coregonids to Lake Vashozero // J. of Ichthyology. 2006. No. 2. P. 156–161.
- 38. *Lozovik P.A.* Geochemical classification of surface waters in humid zone based on their acid-base equilibrium // Water Resources. 2013. T. 40. No. 6. P. 631–639.
- 39. Lozovik P.A., Morozov A.K., Zobkov M.B., Dukhovicheva T.A., and Osipova L.A. Allochthonous and autochthonous organic matter in surface waters in Karelia // Water Resources. 2007. T. 34. No. 2. P. 204–216.
- 40. Rask M., Appelberg M., Hesthagen T., Tammi J., Beier U., and Lappalainen A. Fish status survey of Nordic lakes species composition, distribution, effects of environmental changes // TemaNord. 2000. V. 508. P. 1–58.
- 41. *Soranno P.A., Carpenter S.P., and He X.* Zooplankton biomass and body size // The trophic cascade in Lakes / Carpenter S.P. and Kitchell J.F. (Ed.). Cambridge: Univ. Press, 1993. P. 172–188.
- 42. Wissel B., Boeing W.J., and Ramcharan C.W. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes // Limnology and Oceanography. 2003. No. 48. P. 1965–1976.

REFERENCES

- Bioresursy Onezhskogo ozera [Bioresources of Lake Onego]. Kukharev V.I., Lukin A.A., Eds. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2008. 272 p.
- 2. Borodulina G.S., Igonin A.V. Underground waters of Karelia. *Gornyi Zhurnal*, 2012, no. 5, pp. 32–33. (In Russ.).
- 3. Vinogradov G.A. *Protsessy ionnoi reguliatsii u presnovod-nykh ryb i bespozvonochnykh* [The Processes of Ion Regulation in Freshwater Fish and Invertebrates]. Moskow: Nauka Publ., 2000. 216 p.
- 4. Gashkina N.A., Moiseenko T.I., Kremleva T.A. Features of the distribution of nutrients and organic matter in small lakes and the limitation of their trophicity in the European territory of Russia and Western Siberia. *Vestn. Tiumen. Gos. Univ.*, 2012, no. 12, pp. 17–25. (In Russ.)
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulainen S.F. *Diato-movye vodorosli vodoemov i vodotokov Karelii* [Diatoms of Water Bodies and Streams of Karelia]. Moskow: Nauchnyi Mir Publ., 2015. 202 p.
- 6. Gerd S.V. *Biotsenozy bentosa bol'shikh ozer Karelii* [Biocenoses of Benthos of Large Lakes of Karelia]. Petrozavodsk: Karelian-Finnish State University, 1949. 197 p.
- 7. Drabkova V.G., Sorokin I.N. *Ozero i ego vodosbor edinaya prirodnaya sistema* [The Lake and its Catchment Area are a United Natural System]. Leningrad: Nauka Publ., 1979. 195 p.

- 8. Ilmast N.V., Kitaev S.P., Kuchko Ia.A., Pavlovskii S.A. *Gidroekologiya raznotipnykh ozer yuzhnoi Karelii* [Hydroecology of Different Types of Lakes in Southern Karelia]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2008. 92 p.
- Kalinkina N.M., Syarki M.T., Ryabinkin A.V., Shelekhova T.S. Abiotic factors of biota development in the reservoirs of Karelia. In *Morya, ozera i transgranichnye vodosbory Rossii, Finliandii i Estonii. Lektsii nauchnykh sotrudnikov, prepodavatelei i molodykh uchenykh dlia VUZov* [Seas, Lakes and Transboundary Catchments of Russia, Finland and Estonia. Lectures of Researchers, Teachers and young Scientists for Universities]. Filatov N.N., Subetto D.A., Regerand T.I., Eds. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2015, pp. 56–74.
- Kitaev S.P. Ekologicheskie osnovy bioproduktivnosti ozer raznykh prirodnykh zon [Ecological Principles of Biological Productivity of Lakes of Different Natural Zones]. Moscow: Nauka Publ., 1984. 207 p.
- 11. Klimat Karelii: izmenchivost' i vliyanie na vodnye ob"ekty i vodosbory [Climate of Karelia: Variability and Impact on Water Bodies and Catchments]. Filatov N.N., Ed. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2004. 224 p.
- 12. Kulikova T.P. *Zooplankton vodnykh ob"ektov basseina Onezhskogo ozera* [Zooplankton of Water Bodies of the Onega Lake Basin]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2007. 223 p.
- 13. Kulikova T.P. *Zooplankton vodnykh ob"ektov bassei-na Belogo moriya* [Zooplankton of Water Bodies of the White Sea Basin]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2010. 325 p.
- 14. Kulikova T.P. *Zooplankton vodnykh ob"ektov severnoi chasti basseina Ladozhskogo ozera* [Zooplankton of Water Objects in the Northern Part of the Ladoga Lake Basin]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2012. 192 p.
- 15. Kulikova T.P., Kukharev V.I., Ryabinkin A.V., Chekryzheva T.A. Hydrobiological characteristics of water ecosystems of protected areas of the Republic of Karelia. Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Vyp. Zelenyi Poias Fennoskandii, 2009, no. 2, pp. 56–70. (In Russ.).
- 16. Kulikova T.P., Ryabinkin A.V. Fauna of water objects of the Kivach Nature Reserve. *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Biogeogr.*, 2008, no. 12, pp. 111–117. (In Russ.).
- 17. Kulikova T.P., Ryabinkin A.V. Zooplankton and macrozoobenthos in small reservoirs in different types of Southern Karelia. *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Biogeogr.*, 2015a, no. 6, pp. 47–63. (In Russ.).
- 18. Kulikova T.P., Ryabinkin A.V. Current status of the fauna in lakes of different types in Karelia (based on 2008–2011 surveys). *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Limnol.*, 20156, no. 9, pp. 25–43. (In Russ.).
- 19. Lapteva N.A., Gavrilova V.A. Microflora and microbiological processes in the acid lakes of the Darwin Reserve, In *Struktura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozer*

- [Structure and Functioning of the Ecosystems of Acid Lakes]. Komov V.T., Ed. St. Peterburg: Nauka Publ., 1994, pp. 99–114.
- Lukashov A.D. Geodynamics of modern times. In Glubinnoe stroenie i seismichnost' Karel'skogo regiona i ego obramleniya [Deep Structure and Seismicity of the Karelian Region and its Surroundings]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS, 2004, pp. 150–192. (In Russ.).
- 21. Nazarova L.E. Variability of average long-term air temperature values in Karelia. *Izv. RGO*, 2014, no. 4 (46), pp. 27–33. (In Russ.).
- 22. *Ozera Karelii. Spravochnik* [Lakes of Karelia. Directory]. Filatov N.N., Ed. Petrozavodsk: Karelian Res. Center, RAS Publ., 2013. 464 p.
- 23. Ryzhakov A.V., Zobkova M.V., Lozovik P.A. Atterns in the concentration and distribution of phosphorus forms in water bodies of the humid zone. *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Limnol.*, 2016, no. 9, pp. 33–45. (In Russ.).
- 24. Ryabinkin A.V. Fauna of benthic invertebrates of the Kem River basin. *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Biogeogr.*, 2008, no. 12, pp. 134–145. (In Russ.).
- 25. Sterligova O.P., Ilmast N.V., Savosin D.S. Perch *Perca fluviatilis* (Percidae) in different types of Karelian water bodies. *Uchenye Zapiski Petrozavodskogo Gos. Un-ta. Biol. Nauki*, 2016, no. 2 (155), pp. 57–62. (In Russ.).
- 26. Sterligova O.P., Pavlov V.N., Ilmast N.V., et al. *Ekosistema Siamozera (Biologicheskii rezhim, ispol'zovanie)* [Ecosystem of Syamozero (Biological Regime, Use)]. Petrozavodsk: Karelian Res. Center, RAS, 2002. 119 p.
- 27. Tekanova E.V., Lozovik P.A., Kalinkina N.M., et al. Recent state and transformation of the northern part of Vygozerskoe reservoir. *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Vyp. «Vodnye problemy Evropeiskogo Severa i puti ikh resheniya»*, 2011, no. 4, pp. 50–56. (In Russ.).
- 28. Fedorets N.G., Bakhmet O.N., Solodovnikov A.N., Morozov A.K. *Pochvy Karelii: geokhimicheskii atlas* [Soil of Karelia: Geochemical Atlas]. Krutov V.I., Ed. Moskow: Nauka Publ., 2008. 47 p.
- 29. Filatov N.N., Rukhovets L.A., Nazarova L.E., et al. Climate change impacts on the ecosystems of lakes north of European Russia. *Uchenye Zapiski Ros. Gos. Gidrometeorol. In-ta*, 2014, no. 34, pp. 49–55. (In Russ.).
- 30. Chekryzheva T.A. Phytoplankton of lakes in different types of landscape in southern Karelia (Vendyuakaya group and Zaonezhye). *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Biogeogr.*, 2017, no. 1, pp. 62–74. (In Russ.).
- 31. Chekryzheva T.A., Komulainen S.F. Algoflora of Lakes and Rivers of the Republic of Karelia (Russia). *Al'gologiia*, 2010, no. 3, pp. 319–334. (In Russ.).
- 32. Chekryzheva T.A., Potakhin M.S. Phytoplankton of various lakes in the Shuya River basin (Karelia). *Tr. Karel'skogo Nauch. Tsentra RAN. Ser. Biogeogr.*, 2008, no. 14, 148–156. (In Russ.).
- 33. Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. Kolichestvennaya gidroekologiya: metody, kriterii, resheniya.

- *Kniga 1* [Quantitative Hydroecology: Methods, Criteria, Solutions. Book. 1]. Moscow: Nauka Publ., 2005. 281 p.
- 34. Yakovlev V.A. *Presnovodnyi zoobentos Severnoi Fennos-kandii (raznoobrazie, struktura i antropogennaya dinamika. Chast' 1)* [Freshwater Zoobenthos of North Fennoscandia (Diversity, Structure and Anthropogenic Dynamics. Part 1)]. Apatity: Kola Science Center, RAS, 2005. 161 p.
- 35. Efremova T., Palshin N., Zdorovennov R. Long-term characteristics of ice phenology in Karelian lakes. *Estonian J. Earth Sci.*, 2013, no. 1 (62), pp. 33–41.
- 36. Estlander S., Nurminen L., Olin M., et al. Diet shift and food selection of (Perca fluviatilis) and roach (Rutilus rutilus) in humic lakes of varying water colour. *J. Fish Biol.*, 2010, no. 1 (77), pp. 241–256.
- 37. Ilmast N.V., Sterligova O.P. Result of the introduction of Coregonids to Lake Vashozero. *J. Ichthyol.*, 2006, no. 2, pp. 156–161.

- 38. Lozovik P.A. Geochemical classification of surface waters in humid zone based on their acid-base equilibrium. *Water Resour.*, 2013, no. 6 (40), pp. 631–639.
- 39. Lozovik P.A., Morozov A.K., Zobkov M.B., et al. Allochthonous and autochthonous organic matter in surface waters in Karelia. *Water Resour.*, 2007, no. 2 (34), pp. 204–216
- 40. Rask M., Appelberg M., Hesthagen T., et al. Fish status survey of Nordic lakes species composition, distribution, effects of environmental changes. *TemaNord*, 2000, no. 508, pp. 1–58.
- 41. Soranno P.A., Carpenter S.P., He X. Zooplankton biomass and body size, in The trophic cascade in Lakes. Carpenter S.P., Kitchell J.F., Eds. Cambridge: Univ. Press, 1993, pp. 172–188.
- 42. Wissel B., Boeing W.J., Ramcharan C.W. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnol. Ocean.*, 2003, no. 48, 1965–1976.