
БИОГЕОХИМИЯ

© Н.А. ГАШКИНА, Т.И. МОИСЕЕНКО, Т.А. КРЕМЛЕВА

ngashkina@gmail.com, moiseenko@geokhi.ru, kreml-ta@yandex.ru

УДК 556.555.7; 556.551(470.31)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МАЛЫХ ОЗЕРАХ И ЛИМИТИРОВАНИЕ ИХ ТРОФНОСТИ НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ*

АННОТАЦИЯ. Дана характеристика современного распределения малых озер по трофическому статусу, распределения и соотношения биогенных элементов и органического вещества озер в широтном срезе по результатам широкомасштабных исследований химического состава вод малых озер на Европейской территории России и Западной Сибири. Отличительной особенностью озер ЗС является высокое содержание нитратного азота в воде озер тундры, лесотундры и тайги, а также более высокий трофический статус по сравнению с озерами ЕТР. Выявлены зональные закономерности лимитирования продуктивности озер по основным биогенным элементам. Показано, что в озерах тундры и тайги ЕТР условия для развития водорослей характеризуются лимитированием как по фосфору, так и по азоту, но на критическом уровне — больше по азоту. В озерах ЗС нет лимитирования на критическом уровне как по азоту, так и по фосфору. На низких трофических ступенях больше проявляется дефицитность минерального фосфора, на высоких — азота.

SUMMARY. The characteristic of lakes distribution on trophic state and the assessment of distribution and ratio of nutrients and organic matter on latitudinal direction based on large-scale research of water chemistry of small lakes on European territory of Russia and Western Siberia were represented. The distinctive feature of WS lakes in the tundra, forest-tundra and taiga is high nitrate concentration in water and higher trophic level than lakes in same zone of ETR. The zonal regularities of lake trophy limitation on main nutrients were revealed. It is shown that, in lakes of the tundra and taiga zones of ETR, conditions for algae development are limited by both phosphorus and nitrogen, although at the critical level, nitrogen becomes the leading factor. Whereas in lakes of the tundra and taiga zones of WS conditions for algae development are not limited at the critical level by both phosphorus and nitrogen. The mineral phosphorus deficiency becomes apparent at the lower trophic levels whereas nitrogen — at the higher trophic levels.

* Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации, постановление № 220 от 9 апреля 2010 г. «О мерах по привлечению ведущих ученых в российские образовательные учреждения высшего профессионального образования» (договор № 11.G34.31.0036 от 25.11.2010 г.).

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Биогенные элементы, автохтонное и аллохтонное органическое вещество, трофический статус, лимитирование, эвтрофирование.

KEY WORDS. Nutrients, autochthonous and allochthonous organic matter, trophic state, limitation, eutrophication.

Под влиянием антропогенной деятельности природные биогеохимические циклы элементов претерпели существенные изменения. По оценкам [1], начиная с 1700 гг., глобальные изменения количеств включенных в оборот С, N, P приводят к значительному увеличению их стока в водоемы вследствие изменения землепользования, применения удобрений и поступления сточных вод. При антропогенном эвтрофировании, нетоксичном загрязнении вод ОВ происходят те же процессы, что и при эволюционном развитии озер за счет внутренних факторов, но с более высокими скоростями [2].

Согласно Ю. Одуму [3], «Ценность концепции лимитирующих факторов, которые «функционально важны» для организма, состоит в том, что дает отправную точку при экологических исследованиях. При стационарном состоянии лимитирующим будет то жизненно важное вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму — «закон минимума» Либиха».

Целью работы являлось дать характеристику современного распределения малых озер по трофическому статусу и содержанию в их водах биогенных элементов и органического вещества в широтном срезе, выявить закономерности лимитирования продуктивности озер в широтном срезе.

Объекты и методы исследований. В основу работы легли результаты оригинальных исследований химического состава вод порядка 300 малых озер на Европейской территории России (ЕТР) вдоль трансекты от севера до юга, проведенных в 1999-2003 гг. [4] и дополненных исследованиями 2008 г., и 137 озер на территории Западной Сибири (ЗС), проведенных в 2011 г. по единой методической схеме. В исследования включались озера, не подверженные каким-либо прямым источникам загрязнения, площадь водного зеркала которых не более 20 км². Чтобы свести к минимуму влияние межгодовых и сезонных вариаций, отбор проб проводился в сжатый временной интервал позднего осеннего охлаждения, устанавливается гомотермия и отсутствует стратификация, когда нет значительных колебаний вегетационных процессов, но отражен их «сглаженный» уровень. Данный принцип исследований позволяет сопоставлять рассматриваемые озера в различных природно-климатических регионах.

Определение химического состава вод выполняли по единым методикам, корректность получаемых результатов подтверждена в ходе международной интеркалибрации. Аналитическая программа работ включала в себя определение рН, электропроводности (χ), основных ионов минерализации, цветности (Цв), перманганатной окисляемости, биогенных элементов и их форм, а также микроэлементов.

Органический азот (Nорг) оценен как разница общего N и суммы аммонийного и нитратного N. Общий органический углерод (ТОС) оценен по перманганатной окисляемости (ПО) [5]: $ТОС = 0.764 * ПО + 1.55$ $n = 178$, $r = 0.79$.

Таблица 1

Цветность, органическое вещество и биогенные элементы в озерах различных природных зон
(числитель — медиана, знаменатель — пределы содержания)

Природные зоны	п	рН	χ, мкСм/см	Цв., град	ТОС, мгС/л	Р _{общ} , мг/л	PO ₄ ³⁻ , мг/л	N _{общ} , мг/л	NH ₄ ⁺ , мг/л	NO ₃ ⁻ , мг/л	Si, мг/л
Тундра	14	<u>6.57</u> 6.15-6.86	<u>34</u> 26-55	<u>15</u> 7-31	<u>3.9</u> 3.1-6.0	<u>4</u> 1-9	<u>0</u>	<u>107</u> 48-310	<u>8</u> 1-20	<u>2</u> 1-15	<u>1.00</u> 0.17-2.13
Лесотундра	21	<u>6.43</u> 4.65-6.86	<u>25</u> 16-54	<u>36</u> 4-266	<u>6.0</u> 2.8-18.4	<u>6</u> 2-46	<u>0</u> 0-7	<u>180</u> 72-386	<u>8</u> 1-27	<u>2</u> 1-7	<u>1.45</u> 0.10-3.95
Северная тайга	72	<u>6.89</u> 4.15-7.51	<u>29</u> 8-97	<u>33</u> 0-320	<u>6.8</u> 1.6-24.3	<u>5</u> 1-54	<u>0</u> 0-34	<u>187</u> 57-477	<u>10</u> 1-85	<u>3</u> 0-480	<u>2.70</u> 0.03-7.07
Средняя тайга	84	<u>6.73</u> 5.72-7.60	<u>32</u> 13-117	<u>52</u> 4-202	<u>8.8</u> 3.3-24.9	<u>17</u> 4-142	<u>1</u> 0-35	<u>332</u> 108-1290	<u>23</u> 1-690	<u>3</u> 1-70	<u>1.37</u> 0.06-13.1
Южная тайга и смешанные леса	49	<u>7.44</u> 4.72-8.45	<u>126</u> 14-330	<u>48</u> 8-156	<u>10.0</u> 4.8-32.2	<u>25</u> 8-179	<u>4</u> 1-35	<u>800</u> 295-3940	<u>174</u> 1-740	<u>25</u> 1-289	<u>0.90</u> 0.05-5.84
Лесостепь и степь	18	<u>7.96</u> 6.78-9.55	<u>436</u> 86-1072	<u>24</u> 10-120	<u>7.8</u> 4.1-57.7	<u>33</u> 12-257	<u>9</u> 1-256	<u>1045</u> 480-2910	<u>580</u> 180-1610	<u>120</u> 20-220	<u>0.52</u> 0.06-9.15
Западная Сибирь											
Тундра	42	<u>6.44</u> 5.30-7.71	<u>37</u> 15-584	<u>16</u> 1-355	<u>6.1</u> 1.3-10.8	<u>90</u> 4-189	<u>14</u> <3-35	<u>905</u> 110-2340	<u>38</u> 8-322	<u>534</u> 1-2022	<u>0.55</u> 0.04-1.36
Лесотундра	10	<u>5.09</u> 4.81-5.96	<u>24</u> 17-34	<u>63</u> 57-160	<u>12.1</u> 8.2-11.6	<u>49</u> 38-79	<u><3</u>	<u>830</u> 350-1240	<u>61</u> 8-865	<u>154</u> 16-431	<u>0.12</u> 0.11-1.79
Северная тайга	22	<u>5.56</u> 4.94-6.90	<u>25</u> 15-65	<u>38</u> 5-180	<u>7.3</u> 2.2-24.1	<u>40</u> 9-175	<u><3</u> <3-34	<u>960</u> 190-1650	<u>110</u> 9-1188	<u>213</u> 10-530	<u>0.08</u> 0.01-0.81
Средняя тайга	36	<u>5.70</u> 4.54-7.42	<u>43</u> 18-386	<u>80</u> 7-146	<u>11.4</u> 1.5-20.3	<u>25</u> 3-158	<u><3</u> <3-50	<u>815</u> 20-2270	<u>203</u> 8-954	<u>80</u> 4-1546	<u>0.14</u> 0.01-2.48
Южная тайга	16	<u>7.39</u> 6.50-7.68	<u>333</u> 49-565	<u>54</u> 14-166	<u>13.7</u> 7.0-20.7	<u>54</u> 21-146	<u>31</u> 21-98	<u>1445</u> 400-5090	<u>20</u> 8-567	<u>553</u> 4-3873	<u>4.67</u> 0.09-6.44
Лесостепь и степь	11	<u>7.92</u> 7.47-8.75	<u>1252</u> 683-2859	<u>34</u> 21-89	<u>26.5</u> 19.0-39.4	<u>20</u> 10-48	<u>9</u> 3-18	<u>2580</u> 1680-3280	<u>22</u> 0-1040	<u>72</u> 28-1011	<u>2.59</u> 0.25-8.45

Результаты и их обсуждение. Одним из важных источников биогенных элементов являются атмосферные осадки, поэтому даже озера, не получающие прямых стоков, подвержены изменениям окружающей среды. Зональная особенность — поступление элементов с атмосферными осадками — уменьшение к югу. Почва — важное звено на пути миграции биогенных веществ (БВ), регулирующая функция которой зависит от интенсивности биологических процессов, состава и емкости поглощения почв, температурных условий и увлажненности территории. Зональная особенность уменьшение к югу проявляется в увеличении интенсивности процессов потребления и возврата зольных элементов к югу, где к тому же естественные биологические циклы БВ наиболее изменены в агрогеохимические. Содержание органического вещества (ОВ) и биогенных элементов (БЭ) в озерах, а также цветность и электропроводность вод в различных природных зонах представлены в табл. 1. Природной зональностью предопределенно увеличение продуктивности наземных и водных экосистем, содержания ОВ и БЭ, что наблюдается в озерах ЕТР — увеличению как общего фосфора и азота, так и их минеральных форм.

Однако отличительной особенностью озер ЗС является высокое содержание нитратного азота в тундре, лесотундре, северной и средней тайге, что может быть связано с дополнительным поступлением азота на водосборы и в озера (будь то выпадение оксидов азота или другими путями (см. статьи Т.И. Моисеенко, Л.П. Паничевой и др. настоящего сборника)) вследствие освоения нефтегазовых ресурсов ЗС, что вносит кардинальные изменения в трофику озер на данной территории. Также следует отметить и повышенное содержание фосфатов в озерах ЗС по сравнению с озерами ЕТР.

Для удобства анализа трофического статуса озер природные зоны, в которых находятся исследованные озера, объединены по близким природно-климатическим условиям в следующие регионы: тундра (тундра и лесотундра), тайга (северная и средняя тайга), леса (южная тайга и смешанные леса), степи (лесостепи и степи).

Оценка трофического статуса основана на содержании общего фосфора (ТР) в осенний период исходя из классификации (ТР < 10 мкг/л — олиготрофные, ТР 10-35 мкг/л — мезотрофные, ТР 35-100 мкг/л — эвтрофные, ТР > 100 мкг/л — гипертрофные), предложенной в [6], и согласуется с классификацией [7], в которой для оценки трофического статуса выбраны следующие показатели: содержание общего фосфора, хлорофилла «а» и прозрачности. В дополнение были выделены ультраолиготрофные озера (ТР < 4 мкг/л). Распределение количества озер по трофическому статусу представлено в табл. 2. В тундре и тайге ЕТР преобладающий тип озер — олиготрофный, в лесах — мезотрофный, а в степях — эвтрофный и гиперэвтрофный, тогда как в тундре, тайге и лесах ЗС преобладающий тип озер — эвтрофный, а в лесостепях — мезотрофный. Снижение продуктивности озер лесостепей ЗС может быть связано с их засолением и ингибировать развитие водорослей, судя по высоким величинам электропроводности воды как характеристики минерализации (см. табл. 1), росту которых способствует резко континентальный климат по сравнению с ЕТР. Так,

Таблица 2

Распределение озер по различной степени трофии, а также показателей ТОС/Норг и ТОС/ТР (медиана, в скобках 1 (25%) и 3 (75%) квантили)

Природный регион	Количество озер		Количество озер, %		ТОС/Норг		ТОС/ТР		
	ЕТР	ЗС	ЕТР	ЗС	ЕТР	ЗС	ЕТР	ЗС	
тундра	ультраолиготрофные	6	0	19	0	53 (47-58)		1181 (1058-1284)	
	олиготрофные	16	4	52	8	41 (34-45)	51 (16-127)	848 (668-1043)	712 (365-1117)
	мезотрофные	9	15	29	29	27 (24-29)	42 (24-142)	477 (431-577)	206 (141-307)
	эвтрофные	0	31	0	59		37 (20-69)		125 (75-201)
тайга	гипертрофные	0	2	0	4		25 (24-27)		52 (49-54)
	ультраолиготрофные	16	2	10	3	43 (29-49)	33 (31-35)	1633 (1175-1789)	1641 (1589-1692)
	олиготрофные	64	7	38	12	41 (33-47)	59 (49-343)	1264 (1016-1572)	1037 (567-1614)
	мезотрофные	60	21	36	36	26 (24-33)	40 (27-51)	470 (360-607)	537 (271-743)
леса	эвтрофные	22	24	13	42	24 (21-27)	30 (21-50)	220 (165-291)	212 (119-326)
	гипертрофные	4	4	2	7	8 (7-9)	29 (18-41)	90 (47-128)	96 (71-119)
	олиготрофные	3	0	6	0	19 (18-21)		739 (644-810)	
	мезотрофные	31	3	61	19	21 (16-27)	13 (13-15)	469 (355-611)	669 (639-809)
степи	эвтрофные	15	11	29	69	16 (13-21)	16 (14-28)	204 (159-235)	250 (168-345)
	гипертрофные	2	2	4	12	13 (11-15)	56 (41-71)	163 (145-181)	123 (121-125)
	олиготрофные	0	1	0	9		17		2654
	мезотрофные	13	7	44	64	21 (11-41)	14 (12-19)	371 (307-474)	1186 (1126-1278)
	эвтрофные	10	3	33	27	7 (5-11)	13 (12-13)	142 (87-413)	737 (684-826)
	гипертрофные	7	0	23	0	5 (3-23)		53 (28-130)	

Например, в [8], при анализе более 1000 озер Европы обнаружено, что величины ТР, ТН, Хл «а» возрастают при щелочности <1000 мкг-экв/л, тогда как при щелочности >1000 мкг-экв/л эти величины, наоборот, снижаются.

При соотношении органический углерод/органический азот, равном 12, доминирует органическое вещество (ОВ) автохтонного происхождения, при 47 — ОВ аллохтонного происхождения [9]. В тундре и тайге рост Цв в озерах (см. табл. 1) связан с выносом ОВ аллохтонного происхождения, причем кислая реакция среды высокоцветных вод формируется поступлением болотных вод. В лесах и степях Цв указывает не на заболоченность водосборной площади, а на усиление гумификации почв, в озера больше поступает питательных БВ, что приводит к увеличению продуктивности водоемов при снижении аллохтонной составляющей ОВ (ТОС/Норг). Как видно из табл. 2, с увеличением трофического уровня понижается значение показателя ТОС/Норг, что соответственно указывает на увеличение доли автохтонного ОВ. При этом увеличивается ОВ, обогащенное не только азотом, но и фосфором, судя по показателю ТОС/ТР.

Потребность фитопланктона в различных элементах питания, к сожалению, изучена недостаточно, максимальный интерес к данному вопросу был в 40-80 гг. прошлого столетия, наиболее полный обзор этих работ представлен в [10]. Хотя потребность различных видов водорослей по отдельным элементам питания различна, иногда избыток элемента в воде может ингибировать их развитие, а многие водоросли способны запасать элементы в количестве гораздо большем, чем необходимо для их нормального роста. Все же граничные концентрации элементов в воде (как территориальной характеристики) при сопоставлении большого числа водных объектов могут служить хорошим показателем условий водной среды для развития водорослей. Считается, что фосфор, неорганический азот и кремний становятся лимитирующими, когда их концентрация ниже 10 мкг/л, 300 мкг/л и 0.5 мг/л соответственно [11]. Данные концентрации можно рассматривать как нижние границы для оптимального развития водорослей. Однако не менее важна и граница, при которой прекращается их развитие или их количество сводится к ничтожному минимуму. По U. Müller (цит. по [12]) при содержании Si ниже 0.5 мг/л исчезали *Asterionella formosa*, а ниже 0.1 мг/л — диатомовые не развивались. Более дискуссионным является вопрос о граничных концентрациях Р и N. И.А. Киселев (цит. по [10]) пришел к выводу, что лимитирующие дозы фосфора, ниже которых размножение прекращается, у некоторых диатомовых равны 0.05-0.06 мкг/10⁶ клеток. С долей условности нижнюю границу (минимальные концентрации) прекращения развития водорослей примем 1 мкг/л по фосфатам и 7 мкг/л по нитратам, последняя установлена по соотношению N и P в клетках водорослей.

В тундре ЕТР концентрации биогенов в озерах не достигают оптимальных условий по фосфору и азоту, при этом в большей степени лимитированы на критическом уровне по азоту, чем по фосфору (табл. 3). Практически такая же ситуация сохраняется и в тайге, но в меньшей степени — 25% озер лимитированы по P на критическом уровне. Однако регионально обусловлено отсутствие лимитирования продуктивности озер тундры и тайги ЗС на критическом уровне как по азоту, так и по фосфору, но оптимальных концентраций для развития водорослей не достигают около 80% озер по фосфору и около 40% озер — по азоту. В лесах ЕТР уже 39% озер, в которых развитие фитопланктона ли-

митировано по азоту на критическом уровне, но нет лимитирования по фосфору, однако оптимального уровня концентраций биогенных элементов не достигают порядка 60% озер по азоту и практически все по фосфору, тогда как все озера ЗС находятся в оптимальных условиях. В степях ЕТР и ЗС нет лимитирования продуктивности на критическом уровне, причем по азоту озера больше находятся в оптимальных условиях, чем по фосфору. Заметим, что количество озер, где продуктивность лимитирована по N и P, тем больше, чем ниже их трофический уровень, что отчасти объясняет олиготрофный характер озер. Лимитирование развития водорослей по Si проявляется на более высоких трофических уровнях, что говорит о его утилизации в экосистеме диатомовыми при интенсификации продуктивности. Причем вследствие перевеса более высоких трофических уровней в распределении озер в тундре и тайге ЗС исчерпанность Si наибольшая и в данных условиях (когда нет лимитирования по фосфору и азоту) он становится лимитирующим элементом.

Показатель отношения нитратов к фосфатам ($\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$) в практике биологических исследований служит для характеристики условий смены доминантных видов и составляет основу «ресурсной» теории [13]. Экспериментальные исследования [14] показывают, что значительных изменений темпов роста сине-зеленых водорослей при различных величинах $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$ не наблюдается, они способны увеличивать биомассу, используя меньшие количества N на единицу биомассы, но по потреблению нитратов и фосфатов и скорости экспоненциального роста они опережают таковые у диатомовых, к тому же у последних максимальная относительная скорость роста наблюдалась при оптимальном соотношении $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$, хотя при низких концентрациях фосфатов в воде они могут выступать конкурентами за него. Так, дефицитность или исчерпанность P к концу вегетационного периода больше проявляется на низких трофических ступенях и снижается с ростом трофии, особенно в более продуктивном регионе — степях (табл. 3), где, по-видимому, зачастую доминируют сине-зеленые водоросли.

Считается, что при соотношении $\text{TN}/\text{TP} < 10$ развитие водорослей лимитирует азот, при > 17 — фосфор, оптимальные условия при 10-17 [15]. Если исходить из градаций данного соотношения, то в исследованных озерах по всем регионам азот лимитирует продуктивность (табл. 3). Наиболее оправдано становится значение TN/TP для задач восстановления озер при рассмотрении в многолетнем ряду наблюдений его изменения в сопоставлении с изменением нагрузки P и N на водоем, что продемонстрировано в [16-17]. Как видно из табл. 3, чем выше трофический уровень, тем выше накопление P по отношению к N в экосистеме озер. Поэтому степень трофии (уровень накопления фосфора) более информативно характеризует отношение органического углерода к общему фосфору (TOC/TP), чем отношение общего азота к общему фосфору (TN/TP). Для ультраолиготрофных озер характерно $\text{TOC}/\text{TP} > 1000$, олиготрофных — > 600 , мезотрофных — 300-600, эвтрофных — 150-300 и гипертрофных — < 150 (табл. 2). К тому же на значение TN/TP может сильно влиять соотношение аллохтонного и автохтонного ОВ, характеризующее $\text{TOC}/\text{N}_{\text{орг}}$ (табл. 2). Хотя на разных трофических уровнях оно может варьировать, но аллохтонное ОВ преобладает в олиготрофных озерах, тогда как в эвтрофных и гипертрофных — автохтонное ОВ, обогащенное азотом.

Таблица 3

Процентное распределение озер при различной степени лимитирования (1 — нижняя граница оптимального развития, 2 — концентрация, при которой развитие прекращается) по фосфору, азоту, кремнию, а также по отношению азота к фосфору при различном уровне трофии в различных природно-климатических регионах (числитель — в озерах Европейской территории России, знаменатель — в озерах Западной Сибири)

Природный регион	PO ₄ ³⁻		N		Si		NO ₃ ⁻ /PO ₄ ³⁻		TN/TP			
	<10 мкг/л	<1 мкг/л	<300 мкг/л (по сумме NH ₄ ⁺ и NO ₃ ⁻)	<7 мкг/л (по NO ₃ ⁻)	<0,5 мкг/л	<0,1 мкг/л	<7	>7	<10	10-17	>17	
	1	2	1	2	1	2						
тундра	в целом по региону	100 / 81	58 / 0	100 / 44	81 / 2	26 / 60	3 / 21	42 / 8	58 / 94	0 / 33	6 / 25	94 / 42
	ультраолиготрофные	100 / -	83 / -	100 / -	67 / -	17 / -	0 / -	17 / -	83 / -	0 / -	0 / -	100 / -
	олиготрофные	100 / 100	44 / 0	100 / 75	94 / 25	13 / 75	0 / 50	56 / 25	44 / 75	0 / 0	6 / 25	94 / 75
	мезотрофные	100 / 87	67 / 0	100 / 47	67 / 0	56 / 100	11 / 40	33 / 0	67 / 100	0 / 20	11 / 7	89 / 73
тайга	эвтрофные	- / 77	- / 0	- / 42	- / 0	- / 74	- / 10	- / 10	- / 90	- / 42	- / 32	- / 26
	в целом по региону	92 / 78	25 / 0	96 / 38	83 / 2	17 / 74	7 / 43	67 / 21	34 / 79	3 / 22	25 / 7	72 / 71
	ультраолиготрофные	100 / 100	50 / 0	94 / 100	69 / 0	19 / 100	19 / 50	38 / 50	62 / 50	0 / 0	0 / 0	100 / 100
	олиготрофные	100 / 71	28 / 0	100 / 57	94 / 14	8 / 86	5 / 43	64 / 57	36 / 43	0 / 14	2 / 0	98 / 86
леса	мезотрофные	93 / 90	25 / 0	100 / 24	88 / 0	23 / 81	7 / 38	70 / 10	30 / 90	2 / 0	38 / 5	60 / 95
	эвтрофные	68 / 79	0 / 0	91 / 42	64 / 0	27 / 61	5 / 50	86 / 13	14 / 87	14 / 38	72 / 8	14 / 54
	гипертрофные	25 / 0	0 / 0	25 / 25	75 / 0	25 / 50	25 / 25	100 / 50	0 / 50	25 / 75	50 / 25	25 / 0
	в целом по региону	94 / 0	0 / 0	63 / 0	39 / 6	35 / 13	6 / 6	61 / 19	39 / 81	6 / 13	20	74
степи	олиготрофные	100 / -	0 / -	100 / -	100 / -	33 / -	0 / -	100 / -	0 / -	0 / -	0 / -	100 / -
	мезотрофные	100 / 0	0 / 0	58 / 0	35 / 0	45 / 0	10 / 0	48 / 0	52 / 100	0 / 0	16 / 0	84 / 100
	эвтрофные	67 / 0	0 / 0	73 / 0	33 / 9	13 / 18	0 / 9	73 / 27	27 / 73	20 / 9	20 / 18	60 / 73
	гипертрофные	50 / 0	0 / 0	100 / 0	0 / 0	50 / 0	0 / 0	100 / 0	0 / 100	0 / 50	100 / 50	0 / 0
степи	в целом по региону	33 / 55	0 / 0	10 / 45	0 / 0	47 / 9	17 / 0	33 / 36	67 / 63	7 / 0	3 / 0	90 / 100
	мезотрофные	62 / 43	0 / 0	23 / 43	0 / 0	46 / 0	8 / 0	8 / 43	92 / 57	0 / 0	0 / 0	100 / 100
	эвтрофные	20 / 67	0 / 0	0 / 67	0 / 0	40 / 33	20 / 0	30 / 33	70 / 67	0 / 0	0 / 0	100 / 100
	гипертрофные	0 -	0 / -	0 / -	0 / -	57 / -	29 / -	86 / -	14 / -	29 / -	14 / -	57 / -

Выводы. Граничные концентрации элементов, как показатели лимитирования развития гидробионтов, служат хорошей территориальной характеристикой и отражают зональную и региональную специфику. Показано, что в озерах тундры и тайги ЕТР условия для развития водорослей характеризуются лимитированием как по фосфору, так и по азоту, но на критическом уровне — больше по азоту, тогда как в силу региональной специфики в озерах ЗС нет лимитирования на критическом уровне как по азоту, так и по фосфору; в лесах и степях лимитирование продуктивности уже происходит на уровне нижней границы оптимальных условий для развития водорослей, причем больше по фосфору, чем по азоту. На низких трофических ступенях больше проявляется дефицитность минерального фосфора, тогда как на высоких — азота. Уровень биологической активности больше характеризуют параметры происхождения (ТОС/Норг) органических веществ, а степень трофии — не отношение общего азота к общему фосфору (TN/TP), а отношение органического углерода к общему фосфору (ТОС/TP).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lerman, A., Mackenzie, F.T., May, Ver, L. Coupling of the perturbed C-N-P cycles in industrial time // *Aquatic Geochemistry*. 2004. 10. P. 3-32.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
3. Одум Ю. Экология. Т. I. М.: Мир, 1986. 328 с.
4. Моисеенко Т.И., Гашкина Н.А., Кудрявцева Л.П., Былинjak Ю.А., Сандимиров С.С. Зональные особенности формирования химического состава вод малых озер на территории Европейской части России // *Водные ресурсы*. 2006. Т. 33. № 2. С. 163-180.
5. Henriksen, A., Kamari, I., Posch, M., Wilander, A. Critical Loads of Acidity: Nordic Surface Waters // *AMBIO*. 1992. 21. P. 356-363.
6. Vollenweider, R.A. Advances in defining critical loading levels for phosphorous in lake eutrophication // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1976. V. 33. Ch. 8, 9. P. 53-83.
7. OECD: Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control. OECD. Paris, 1982. 154 p.
8. Phillips, G., Pietiläinen, O.-P., Carvalho, L. et al. Chlorophyll-nutrient relationships of different lake types using a large European dataset // *Aquat. Ecol.* 2008. V. 42. P. 213-226.
9. Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. М.: Прогресс, 1969. 591 с.
10. Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск: Изд-во БГУ им. В.И.Ленина, 1983. 72 с.
11. Hutchinson, G.F. A Treatise of Limnology. V. 2. Introduction to lake biology and limnoplankton. New York: Wiley, 1967. 115 p.
12. Klapper, H. Control of eutrophication in inland water. Chichester: Ellis Horwood, 1991. 299 p.
13. Tilman, D., Kilham, S.S., Kilham, P. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients // *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1982. V. 13. P. 349-372.
14. Marinho, M.M., Azevedo, S.M.F. O. Influence of N/P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by *Microcystis aeruginosa* and *Aulacoseira distans* // *Aquat. Ecol.* 2007. V. 41. P. 525-533.
15. Smith, V.H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 23. P. 1248-1255.
16. Wilander, A., Persson, G. Recovery from eutrophication: experiences of reduced phosphorus input to the four largest lakes of Sweden // *Ambio*. 2001. V. 30. № 8. P. 475-485.
17. Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Mortensen, E., Hansen, A.-M., Jørgensen, T. Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18-year study of a shallow hypertrophic lake // *Ecosystems*. 1998. V. 1. P. 250-267.