

HARMFUL ALGAL BLOOMS В АРКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ НОВЫЕ ВЫЗОВЫ

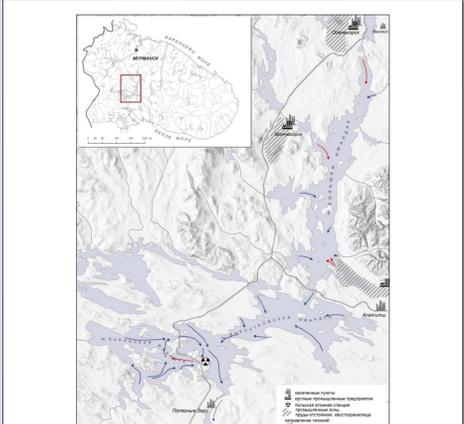
Н.А. Кашулин^{1*}, А.К. Беккерунд², В.А. Дауальтер¹

¹ Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация); ² Greek-Bio Co. (Oslo, Norway)

Относительно новым явлением для арктических водоемов является массовое развитие (цветение) фотосинтезирующих микроорганизмов, в том числе водорослей, потенциально опасных для здоровья человека (Harmful Algal Blooms, HABs). Оно приводит к нарушению устойчивости водных экосистем, их деградации, снижению репродуктивного потенциала и увеличению рисков для здоровья населения. HABs приобретает глобальный характер, что связано с повышением температуры среды вследствие глобальных изменений климата и деятельностью человека, изменяющей естественные биогеохимические циклы элементов, гидрологические режимы водоемов, структуру пищевых сетей и спatio-temporalное распространение водорослей, способных вызывать HABs. Тем не менее, считается, что основными факторами, определяющими HABs, являются повышенное содержание в воде минеральных элементов (БГЗ) и спillover от стехиометрических соотношений от природных значений. Это – взаимодействующий фактор, значимости которого различаются для разных видов водорослей. Полагают, что роль N как фактора, лимитирующего HABs, может меняться в зависимости от абсолютных значений их содержания в воде, химических форм и их стехиометрии. В настоящее время нет единого мнения о роли всех этих факторов в развитии HABs, затронутой выработкой стратегии управления качеством поверхностных вод для снижения последствий эвтрофикации озер и определения необходимости дальнейшего изучения данного явления. Прежде всего это относится к арктическим озерам, где HABs встречается при значительно меньших уровнях содержания БГЗ в воде и более высоких температурах, чем это обычно для более южных регионов.

В данной работе мы рассматриваем особенности пространственного распределения хлорофилла- a (Chl- a) и макрофитовых элементов (N и P) озера Имандра. Это крупный заполярный водоем, расположенный в центральной части Мурманской области. Имеет сложную пространственную структуру и включает три относительно изолированных плеса: Большой (Бой), Иокостровскую (Иой) и Бабинскую (Бай) Иамандру, которые различаются по гидрологическим и гидрохимическим условиям и степени антропогенной нагрузки. Общая площадь – 876 км², объем – 11,2 км³, средняя глубина – 16 м, максимальная – 67 м. На территории водоема (12,342 км²) расположен ряд горно-перерабатывающих предприятий (ОАО Апатит, Североникель, Олонец, Конодорский ГОК) и развитая инфраструктура, включающая крупные населенные пункты, предприятия энергетики, логистики, сельского хозяйства и смежные сектора.

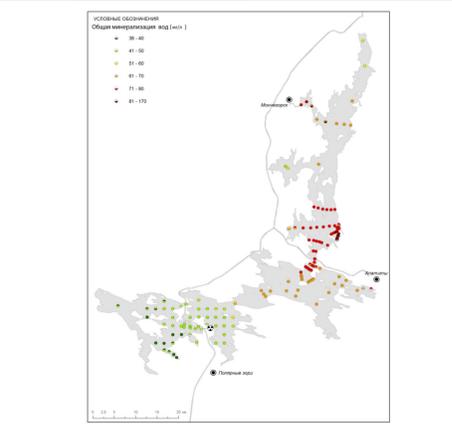
Центральная Иамандра, отделенная от остальных плесов Иамандры, Иокостровской протокой, имеет 2013 г.



Озеро Имандра и основные источники его загрязнения, расположенные на территории его водосбора.

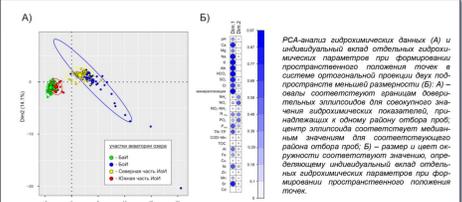
В настоящее время распределение гидрохимических показателей по различным районам оз. Имандра крайне антропогенно, что определяет характер стока источников загрязнения, интродуцируемых химикатов антропогенно-примесных элементов и гидрохимическими особенностями, в том числе сезонными тенденциями, имеющими выраженную направленность север-юг, и тектоническими трендами, обусловленными переносом вод КАЗС. Среди главных источников минерализации доминируют SO_4^{2-} и Na^+ , основным источником которых является комбинат Североникель, где происходит обогатительное обогащение железных руд. В южной части Иой за счет разбавления водной проточной и осадочными макрофитными отложениями, среди антропогенных преобладает CO_3^{2-} . Наибольшие величины содержания гидрохимических показателей наблюдаются в местах сброса сточных вод – губа Белая и Моне-губа. В плесе Бой в летний период значения Σ_{min} изменяются от 49,2 до 168,0 мг/л в зависимости от района, что в среднем в 2,4 раза превышает фоновые показатели Бай. По мере продвижения потоков, показатели Σ_{min} снижаются: в северной части Иой – до 52,0-73,9 мг/л, в районе О. Нестора и протоки Западная Салма – до 30-65 мг/л, в южной части Иой – до 41,4-64 мг/л. В относительно мелководном плесе Иой происходит смешивание вод Бай, Бай и крупных притоков (р. Пиргея, р. Чу-

Периодическое влияние на динамику гидрохимических показателей могут оказывать стратификация или ветровое перемешивание вод. Наиболее загрязненными плесами является Бой, куда поступают сточные промышленные и коммунальные воды Мурманского, Оленегорского и Кировско-Апатитского районов. Это приводит к повышению значений Σ_{min} (интегральный показатель загрязнения) и содержания БГЗ. Декарбирующие растительные нейтралы с помощью $NaHCO_3$. Лишь в губе Белой среда катионов наряду с повышенными концентрациями Na^+ доминирует Ca^{2+} , выщелачивающийся из горных пород Хибин.



Пространственное распределение показателя общей минерализации (Σ_{min}) вод оз. Имандра (эбры и даны на картах: северный плес – поверхностный отток, южный плес – проточный отток).

Узкий пролив Западная Салма разделяет плес Иой на северную и южную части, различающиеся условиями формирования гидрохимического режима. Наиболее трансформированным является плес Бай. Однако и здесь Σ_{min} (37,6-46,0 мг/л) превышает допустимый уровень. PCA-анализ по совокупности гидрохимических параметров показывает, что основными факторами, определяющими различия отдельных участков автотрофной среды, являются компоненты загрязнений, поступающие из основных источников, в том числе БГЗ и формы их нахождения в водной среде. Имеются достоверные различия гидрохимических режимов (Р=0,05) плесов Бай и южной части Иой с одной стороны и плесов Бай и северной части Иой



– с другой. Прямая для плеса Бой характерна большей гетерогенностью этих показателей, что объясняется наличием мощных точечных источников загрязнения и относительно изолированных губ восточного побережья (Витте, Кисляк), принимающих чистые воды притоков. Схожесть гидрохимических характеристик Бай и южной части Иой в значительной мере связана с удаленностью от основных источников загрязнения и переносом из южной части Иой в Бай значительных объемов вод.

Содержание N и P колеблется в широких пределах, и пространственные распределения их соотношений несколько различаются, что определяется не только характеристиками источников загрязнения и особенностями гидрохимического режима, но и комплексом биотических и биотических процессов, формирующих интродуцируемые черты этих элементов. Имандра в природном состоянии характеризовалась очень низкими содержаниями БГЗ: NO_3^- 0-35 мкг/л, NO_2^- 0-8 мкг/л, причем в летний период уровни были ниже предела определения. В настоящее время являются основными источниками биогенных элементов водоема, помимо традиционных (коммунальные, сельскохозяйственные стоки), горнодобывающие предприятия, где различные N -содержащие соединения массово используются при горнодобывательных работах, в соединении P выщелачиваются из горных пород Хибин, что усиливается в процессе добычи и переработки апатит-нефелиновых руд. Общее поступление в Бой составляет N – 1403,96 т/год, P – 308,5 т/год, со стоком отбирается эти формы N фитопланктоном и интенсивностью процессов денитрификации на губе Белой южной Иой (до 115,0 т/год) над NH_4^+ ,

тремально высокие показатели содержания NO_3^- (мг/л) наблюдаются лишь в местах сброса сточных вод – в губе Белой (до 1629,0), Моне (до 322,0) и Моне-губе (до 318,0). Для оставшейся автотрофной Бой и озеро в целом характерно относительно равномерное распределение этого показателя в среднем 25,3 в плесе Бой, 181,5 в северной Иой и 158,3 в южной Иой (табл. 5). В толще воды и ДО автотрофных водоемов отмечены высокие значения содержания N и его форм, поскольку они могут быстро циркулировать через несколько ступеней окисления и активно используются микроорганизмами. В северных экосистемах условия азотной и фосфорной фиксации в подповерхностных слоях водоемов, выносимых реками с территории водосбора. Вероятно, поочередно обогащенный нитратный азот, поступающий в губу Белая Бай, быстро и практически полностью ассимилируется продуцентами, и содержание NO_3^- в остальных частях озера определяется интродуцируемыми биогенными элементами.

В пространственном горизонте содержание N , как правило, ниже, чем в притоках. Большая часть N в оз. Имандра находится в связанной органической форме, что свидетельствует об активном вовлечении его в биогенные циклы. Содержание основных минеральных форм NH_4^+ и NO_3^- (мг/л по азоту) и их соотношения изменяются в широких пределах и определяются источниками происхождения азотных соединений, разбавлением и ассимиляцией продуцентами. В летний период в губе Белой южной Иой (до 115,0 т/год) над NH_4^+ ,

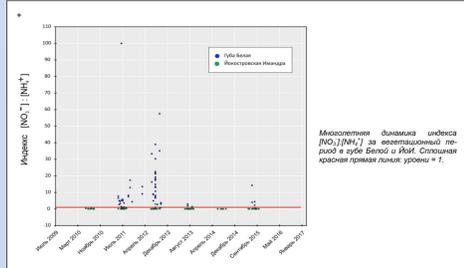
(до 108 мг/л) указывает, что основным источником N являются азотсодержащие вещества, используемые в горно-добывательной промышленности. В летний период для центральной части автотрофной Бой и в целом для Иой характерно доминирование NH_4^+ (в среднем 12 мг/л) над NO_3^- (<12,0 мг/л), что соответствует классическому сезонному распределению этих форм для водоемов со сбалансированной экосистемой, для которого характерны минимальные значения $[NH_4^+]$ в вегетационный период.



Пространственное распределение показателя общего азота (ΣN) в водах оз. Имандра.

Это свидетельствует об интенсификации деструктивных процессов и преобладании значений NO_3^- в продукционных процессах. Наряду с вегетационным периодом концентрации NO_3^- в поверхностном слое Бой и Иой имеют нулевые значения (NO_3^- полностью ассимилируется продуцентами), тогда как в Бай, где продуктивные процессы менее интенсивны, преобладает NH_4^+ .

Основными резервуарами, накапливающими и содержащими, являются автотрофные источники N в озерах, являются ДО (органические вещества) и биота. Как косвенный показатель содержания органического материала в ДО используется показатель, который вводится при проваивании (ППП),



Распределение ППП (P) в поверхностном слое (1 м) водных объектов оз. Имандра.

Микроскопическая динамика индекса $[NO_3^-]/[NH_4^+]$ за вегетационный период в губе Белой и Иой. Столовая красная прямая линия – уровень 1.

В поверхностном слое ДО исследованных районов оз. Имандра значения ППП изменяются от 12 до 34%, что обусловлено различными факторами. В Бой наблюдается уменьшение значений ППП (до 14%) по мере приближения к губе Белой – месту поступления сточных вод. В Моне-губе наблюдается увеличение ППП (диапазон значений 29-34%). В Иой, по мере удаления от Иокостровского



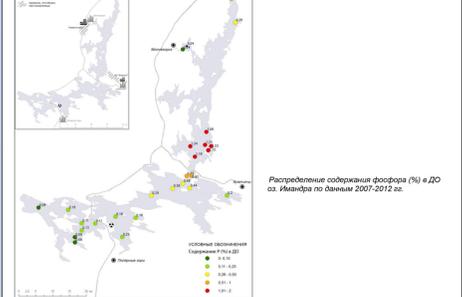
Пространственное распределение показателя общего фосфора (ΣP) в водах оз. Имандра.

притока с выщелачиваемыми течениями, ППП увеличивается до 26% (в мелководной губе-Бай). В Бай развитие фито- и зоопланктона значительно меньше, чем в Бой и Иой, что отразилось в значительном уменьшении поступления органического вещества в ДО после окончания притоков и снижения величин ППП (до 12%).

Наиболее важными источниками N для роста фитопланктона являются NO_3^- и NH_4^+ . Дифференцированная утилизация азотсодержащих веществ фитопланктоном может оказывать существенное влияние на первичную продуктивность и изменение их соотношения в локальных масштабах. Для оз. Имандра слабо выражена зависимость содержания NO_3^- от индекса $[NO_3^-]/[NH_4^+]$ при его значениях $< 0,1$ и $> 0,1$ (рис. 1). Вместе с тем, именно при $0,1 < [NO_3^-]/[NH_4^+] < 0,2$ наблюдается наибольшее содержание NO_3^- , и в целом по оз. Имандра случаев доминирования NH_4^+ много больше.

Пространственное распределение соединений P в водах оз. Имандра более близко к распределению (коммунальные, сельскохозяйственные стоки), горнодобывающие предприятия, где различные N -содержащие соединения массово используются при горнодобывательных работах, в соединении P выщелачиваются из горных пород Хибин, что усиливается в процессе добычи и переработки апатит-нефелиновых руд. Общее поступление в Бой составляет N – 1403,96 т/год, P – 308,5 т/год, со стоком отбирается эти формы N фитопланктоном и интенсивностью процессов денитрификации на губе Белой южной Иой (до 115,0 т/год) над NH_4^+ ,

не растворимых и нерастворимых форм сохраняется для всей автотрофной среды, хотя абсолютные значения Σ_{min} и Σ_{org} меньше в широком диапазоне. Среди промисловых отстойников, преобладают NH_4^+ , что характерно для нейтральных или слабощелочных (губа Белая) значений pH. Небольшое содержание NO_3^- в поверхностном слое ДО, поступающее в губу Белую в значительной доле, довольно быстро переходит в растворимые подвиды NO_3^- , что приводит к повышению содержания NO_3^- в центральной и южной части Бой и северной части Иой. Снижение концентраций P в воде способствует процессам денитрификации, разбавлению и ассимиляции продуцентами. В летний период в губе Белой южной Иой (до 115,0 т/год) над NH_4^+ ,



Распределение соединений фосфора (PO_4 , NO_3 , NH_4) в водах оз. Имандра по данным 2007-2012 гг.

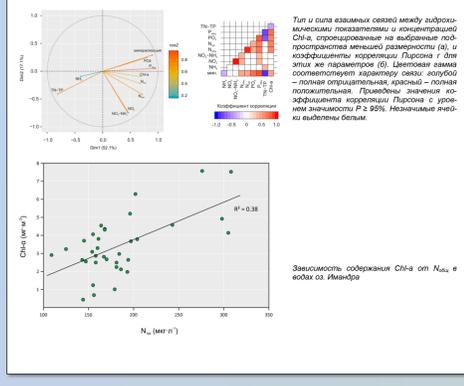
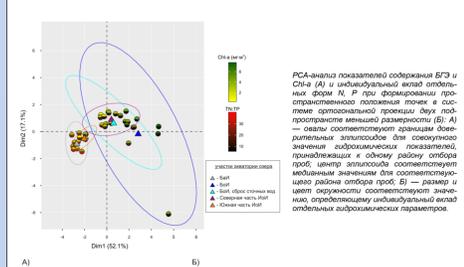
малых значений вблизи основного источника загрязнения (АО «Апатит», губа Белая Бой), где зафиксировано наибольшее среднее содержание, до минимальных концентраций в Иой и Бай. Основными потребителями соединений N и P в северных водоемах являются фотосинтезирующие микроорганизмы, большая часть которых представляет собой лимитированные азотом и фосфором пилематы позволяют оценивать биомассу, структурные особенности и функциональное состояние фитоценоза. Распределение NO_3^- в оз. Имандра носит сложный нелинейный характер.



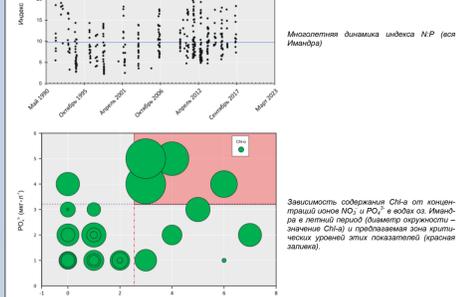
Пространственное распределение показателя содержания общего азота (ΣN) в водах оз. Имандра.

Полученная нами кривая зависимости содержания NO_3^- от P_{tot} существенно отстает от теоретической кривой роста. Рост содержания NO_3^- в этих условиях будет лимитирован содержанием NH_4^+ и при $P_{tot} > 180$ мкг/л будет наблюдаться взрывной рост NO_3^- по мере роста концентрации P_{tot} . NH_4^+ оказывает незначительное влияние на NO_3^- при низком P_{tot} , но оказывает все более сильное влияние в озерах, богатых P_{tot} . Однако применительно к арктическим водоемам это происходит при более низких уровнях. Этим можно объяснить низкую продуктивность Бай (P_{tot} в среднем 5,7 мкг/л), выраженное лимитирование со стороны N в Бой (P_{tot} в среднем 38,0 мкг/л) и промежуточное состояние в северной части Иой (P_{tot} в среднем 15,7 мкг/л), когда оба этих элемента могут оказывать влияние в процессе развития HABs.

Индикаторная роль индекса $N:P$ также велика. Его использование значительно упрощает диагностику индекса $N:P$ для выявления дефицита N (внутренние источники и атмосферный азот) и дефицита P (внешние источники и атмосферный азот). При $N:P < 9,8$ можно прогнозировать рост концентрации NO_3^- с одномоментным возрастанием NH_4^+ до >150 мкг/л. Однако случаи $N:P < 9,8$ не наблюдались.



Наши результаты показывают, что корреляция содержания NO_3^- с P_{tot} более значима, чем с NH_4^+ . При этом кривая тренда для оз. Имандра несомненно отличается от гипотетической кривой, рассчитанной по модели Диксона и Бамана для существующих значений. Все исследованные районы оз. Имандра, за исключением зоны непересеченного влияния стока ОАО Апатит, относятся к категории «низкий уровень фосфора». Не для всех районов мы наблюдаем тенденцию кривой тренда для оз. Имандра, что при $P_{tot} > 17$ мкг/л содержание NO_3^- выше предсказанного, но при $P_{tot} > 17$ мкг/л оно, как пра-



Пространственное распределение показателя содержания общего азота (ΣN) в водах оз. Имандра.

в тоже время весьма велика роль минеральных форм N . При этом значимость различных показателей различна для отдельных районов озера. К группе факторов относятся положительные корреляции с другими компонентами загрязнений, прежде всего с NO_3^- ($r = 0,71$) и его некоторыми формами ($r_{NO_3^-} = 0,63$). Слабовыраженные зависимости между NO_3^- и содержанием в поверхностном водном горизонте NH_4^+ объясняются интенсивным их поглощением в период развития водорослей, дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах автотрофной среды, что обусловлено дефицитом нитратных форм в этот период и нулевыми показателями его содержания во многих автотрофных точках. Показано, что наиболее сложное неорганическое формы N и P до уровня незначительного содержания в озерах и водоемах авт