

# ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА КУЭТСЪЯРВИ (СИСТЕМА РЕКИ ПАСВИК, МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

**Е.М. Зубова\***, **Н.А. Кашулин\*\***, **В.А. Даувальтер**,  
**Д.Б. Денисов**, **С.А. Валькова**, **О.И. Вандыш**,  
**П.М. Терентьев**, **А.А. Черепанов**

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, Апатиты, Россия

Эл. почта: \* seeewolf84@yandex.ru, \*\* kashulin@mail.ru

Статья поступила в редакцию 16.12.2019; принята к печати 28.01.2020

Озеро Куэtságьярви (нижнее течение р. Пасвик, Мурманская область), расположенное в приграничной зоне между Россией и Норвегией, является одним из наиболее загрязненных водоемов Евро-Арктического региона. В результате деятельности расположенных на его берегах плавильных цехов металлургического комбината «Печенганикель» в водах и донных отложениях озера отмечаются чрезвычайно высокие концентрации тяжелых металлов. Долговременные комплексные исследования экосистемы оз. Куэtságьярви позволили выявить ответные реакции ее компонентов на глобальные и региональные изменения окружающей среды и климата в целом, результирующие в усилении токсификации вод и их эвтрофировании, сокращении численности стенобионтных видов гидробионтов на фоне возрастания численности эврибионтных и инвазивных видов. Современные сообщества оз. Куэtságьярви представляют собой результат воздействия комплекса факторов многолетних изменений абиотической среды и биотических взаимоотношений. Загрязнение оз. Куэtságьярви тяжелыми металлами, длящееся с 30-х годов прошлого века, привело к формированию сообщества, устойчивого к данному виду воздействия и поддерживающего высокую численность толерантных и адаптированных организмов. Адаптации сообществ к динамике условий существования организмов выражаются в изменениях видового состава, количественных показателей, соотношения отдельных таксономических групп, структуры популяций. Формирование симпатрических форм, различающихся экологическими нишами, морфологией, стратегиями жизненного цикла, включая переход на короткоцикловую стратегию выживания, позволяет сугу оставаться доминирующим видом и поддерживать высокую численность популяции. В отличие от организменного уровня, ответные реакции на среднесрочные изменения окружающей среды популяций и сообществ более инерционны и менее специфичны.

*Ключевые слова:* загрязнение, тяжелые металлы, экосистема, оз. Куэtságьярви.

## LONG-TERM CHANGES IN THE MAIN COMPONENTS OF KUETSJARVI LAKE ECOSYSTEM (PASVIK RIVER SYSTEM, MURMANSK REGION, RUSSIA)

**Ye.M. Zubova\***, **N.A. Kashulin\*\***, **V.A. Dauvalter**, **D.B. Denisov**, **S.A. Val'kova**,

**O.I. Vandysh**, **P.M. Terentyev**, **A.A. Cherepanov**

Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Science,  
Apatity, Russia

Email: \* seeewolf84@yandex.ru; \*\* kashulin@mail.ru

The lake Kuetsjarvi (lower course of Pasvik River, Murmansk Oblast) is located in the borderline territory between Russia and Norway. It one of the most polluted water bodies of European Arctic. Because of the the metallurgic plant Pechenganikel located at the coast of the lake is the source, water and bottom sediments of the lake contain extremely high levels of heavy metals. Long-term comprehensive studies of the ecosystem of the lake revealed that the responses of its ecosystem to global and regional environmental and climatic changes include an increasing toxicity and eutrophication of lake water, decreasing number of stenobiont aqueous species and increasing numbers of ubiquitous and invasive species. The present-time communities in the lake developed as results of interactions between long-term changes in abiotic and biotic factors. Pollution with heavy metals, which lasts since 1990-ies, resulted in the development of communities of species that are tolerant to this impact and are

able to maintain their abundance. Adaptations of the communities to changes in their environments are manifested as changes in their species compositions, in proportions of different taxonomic groups, and structures of their populations. In particular, whitefish is able to remain the dominant species and sustain its populations due to development of sympatric forms differing in their ecological niches, morphological features, and life cycle strategies, including transition to shorter life cycles. At difference from changes at the levels of organisms, responses of populations and communities to medium-term environmental changes are more inertial and less specific.

*Keywords:* pollution, heavy metals, ecosystem, Kuetsjarvi Lake.

## Введение

Будучи одним из основных объектов природопользования Арктики, водные объекты претерпели существенные изменения в связи с интенсивным промышленным освоением региона. Высокий уровень индустриального развития Евро-Арктического региона привел к радикальным изменениям в структурно-функциональной организации природных экосистем, снижающим их ресурсный потенциал [7, 13, 15, 16, 24, 55, 74]. Во многих озерах региона в условиях длительного интенсивного загрязнения стоками промышленных предприятий на фоне снижения стабильности региональных климатических систем наблюдаются нарушения продукционных процессов, сложных межвидовых и симбиотических отношений гидробионтов, изменение видового состава их сообществ [38, 39, 62, 65]. Это обуславливает актуальность изучения закономерностей функционирования водоемов в динамической системе взаимосвязанных природных и антропогенных факторов, а также выделение регулирующих параметров среды, что позволит прогнозировать развитие экосистем в будущем. Понимание механизмов функционирования и трансформации сложных природных систем в условиях долговременных изменений факторов среды является научной основой сохранения устойчивости, рационального использования и управления качеством водных ресурсов.

В настоящей работе представлены результаты исследований динамики показателей различных компонентов экосистемы небольшого субарктического оз. Куэтсъярви за период с 1989 по 2016 г. Озеро входит в состав озерно-речной системы Инари (Инариярви) – Пасвик (Патсо-Йоки, Паз) (бассейн Баренцева моря, площадь водосбора – 18300 км<sup>2</sup>). Это весьма уникальный водоем, в котором обитает популяция самой мелкой в Европе формы сига *Coregonus lavaretus* L. [14, 19], поддерживающая длительный период времени высокую численность, несмотря на экстремально высокие уровни загрязнения водоема тяжелыми металлами [11, 12, 14]. Главным источником техногенного воздействия на озеро является промышленный комплекс (плавильные цеха, рудники, шлакохранилище, сопутствующая инфраструктура) горно-металлургического комбината «Печенганикель», расположенного на берегу озера и основанного в 1930-х годах финской компанией «Петсамон Никкели». Токсичные и кислотные соединения, выщелачивающиеся из отвалов

и горных пород подкисленными дождями и талыми водами, также поступают в водоем. Большое влияние на химический состав воды и донные отложения озера оказывают пылевые выбросы комбината, пыление отвалов и промышленной площадки комбината. Оценки климатических изменений, основанные на данных сети мониторинга Мурманского УГМС в районе исследований за период 1976–2012, показывают устойчивый тренд возрастания ежемесячного количества осадков на 1,8 (Янискоски) – 2,4 мм (Никель) за 10 лет и увеличение среднегодовой температуры на 0,6 °C за 10 лет [74].

Целью настоящей работы было выделение основных закономерностей адаптации экосистемы оз. Куэтсъярви, позволяющей ей функционировать в экстремальных условиях окружающей среды.

## Материал и методы

Характеристика водоема. Оз. Куэтсъярви является частью озерно-речной системы пограничной р. Пасвик, с которой соединяется небольшой протокой (рис. 1).

Одно из самых крупных на приграничной территории (площадь озера – 17,0 км<sup>2</sup>, максимальная глубина – 37 м), по форме удлинённое озеро ледникового происхождения длиной 11,6 км, наибольшей шириной – 2,8 км. Показатель условного водообмена равен 1,55. Территория водосборной площади по типу ландшафтов относится к сочетанию пологих депрессий озерно-ледниковых равнин и денудационных и денудационно-тектонических массивов с прерывистым чехлом четвертичных отложений с высотами до 631,0 м (г. Куорпукас). Берега озера высокие, покрытые горными и техногенными пустошами, частично поросшие смешанными лесами. Хвойные леса в значительной степени деградированы. Вследствие осадения кислотных выбросов комбината, взрывных работ, размещения шлаковых отвалов, карьерных разработок на огромной территории природный ландшафт значительно модифицирован, разрушены горные вершины и изменена орография. По качеству вод озеро является одним из самых загрязненных на Севере Европы [17, 74]. Через р. Колосйоки оно получает сточные воды комбината «Печенганикель» (производственные шахтные воды, стоки шлакохранилищ). В озеро также поступают коммунально-бытовые стоки поселка городского типа Никель. Воды поверхностного стока выносят в водоем осаждающи-



▲ - места сбора ихтиологических выборок

● - отбор гидрохимических и гидробиологических проб

Станции :

- 1 - Белый камень
- 2 - Гольфстрим
- 3 - Сальмиярви
- 4 - Колос-Йоки
- 5 - Шуони-Йоки
- 6 - Протока

Объекты :

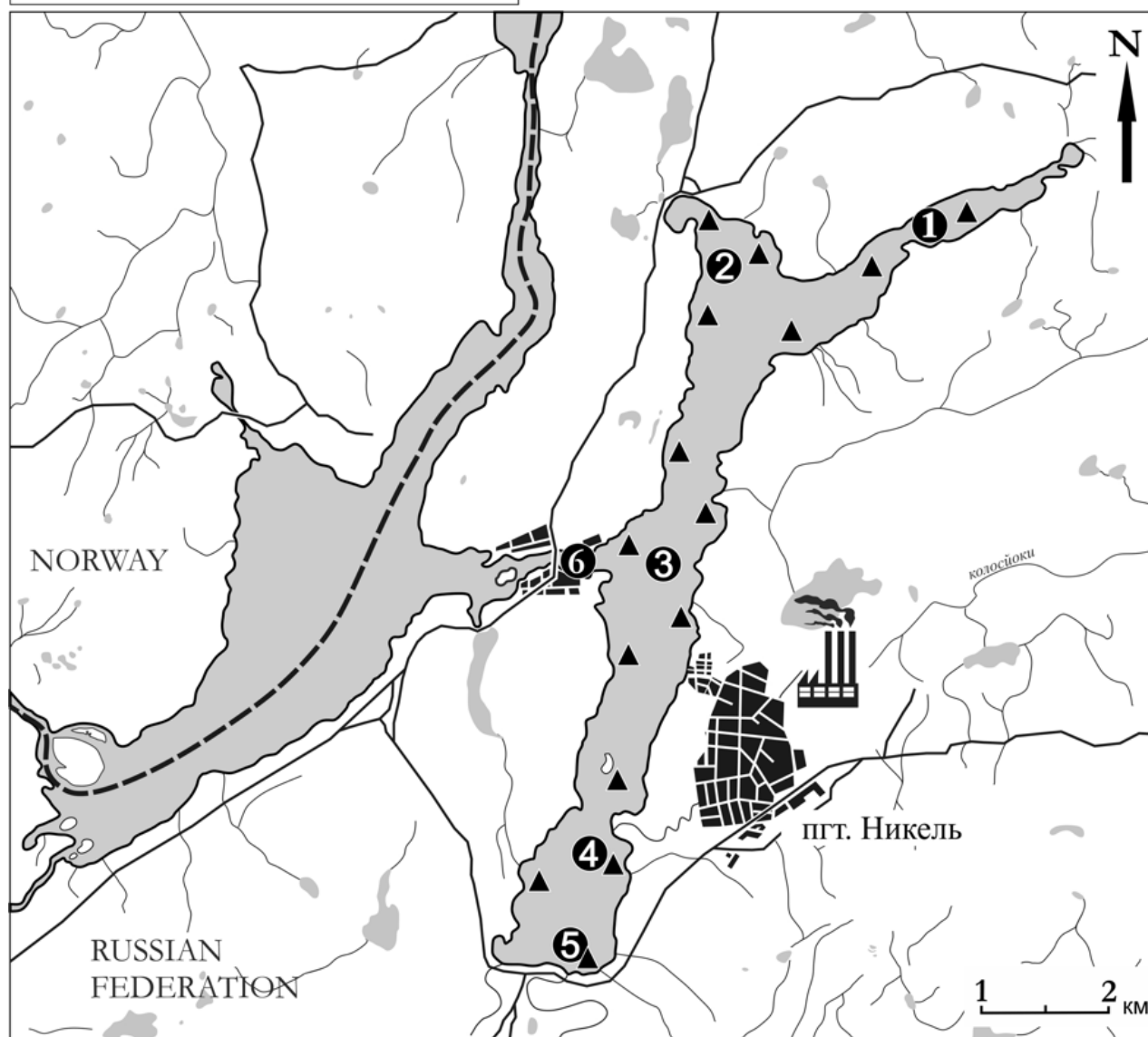


Рис. 1. Карта-схема оз. Куэтсьярви

еся на территории водосбора тяжелые металлы. Их подвижность в природных средах увеличивается в результате техногенного закисления [64]. Основными загрязняющими элементами являются Ni, Cu и Co, а также сопутствующие – Pb, As, Cd и Hg.

**Гидрохимические исследования.** Гидрохимический мониторинг оз. Куэтсьярви проводился с 1989 по 2016 г. на станции, находящейся на протоке, соединяющей озеро с озерно-речной системой р. Пасвик (рис. 1). Химический состав донных отложений исследован в колонке, отобранной с самой глубокой акватории Куэтсьярви – станции Белый Камень (глубина 32 м) (рис. 1). Пробы воды с поверхностного слоя (1 м от поверхности) и придонного слоя (1 м от дна) озера отбирались 2-литровым пластиковым батометром. Химический состав воды определяли в центре коллективного пользования ИППЭС Кольского НЦ РАН по единым методикам [24, 73]. Методы отбора колонок донных отложений, пробоподготовки и химического анализа описаны ранее [6]. Экологическое состояние пресноводной системы оценивалось по методике Л. Хокансона [53]. Контроль точности определения содержания химических элементов проводился сравнением с результатами анализа стандартного образца L6M (проба донных отложений, Центр окружающей среды Финляндия (SYKE) 06/2008), а также участием в сравнительных испытаниях в рамках международной интеркалибрации [54].

**Гидробиологические исследования.** Отбор и анализ проб фитопланктона осуществляли ежегодно в конце июля или начале августа в период 2007–2015 гг., зоопланктона – в аналогичные сроки с 1993 по 2015 г. согласно ГОСТ 17.1.3.07-82 [4] (рис. 1) с использованием рекомендованных стандартных методик [1, 25, 32, 66] по схеме, описанной ранее [9, 10]. В 2012 и 2013 гг. отбор проб планктона осуществляли во все летние месяцы и в сентябре для оценки особенностей динамики планктона в период гидробиологического лета. Всего были отобраны 112 и 120 проб фито- и зоопланктона соответственно. Таксономические названия водорослей и цианопрокариот были приведены в соответствие с международной альгологической базой данных [51]. На основе таксономического состава фитопланктона была произведена оценка качества вод (с определением класса) на основе индекса сапробности (S) методом Пантле и Букк в модификации Сладечека [34, 67]. Экологические характеристики обнаруженных таксонов были взяты из работы авторов [2]. Концентрации фотосинтетических пигментов рассчитывали стандартными общепринятыми в мировой и отечественной практике методами [22, 49]. Оценку трофического статуса по содержанию хлорофилла «а» и уровню биомассы фито- и зоопланктона проводили по шкале, предложенной С.П. Китаевым

[18]. Для оценки состояния сообществ фитопланктона оз. Куэтсьярви в 1994–1998 гг. использовали данные, полученные А.Н. Шаровым [35, 36].

Отбор проб донной фауны в глубоководной зоне (10–32 м) водоема осуществлялся в июле 2009 и 2010 гг. и в августе 2012 и 2013 гг. дночерпателем Экмана-Берджа (площадь захвата грунта –  $1/40 \text{ м}^2$ ) (рис. 1). Количественные и качественные сборы из мелководных участков (на глубине  $<1 \text{ м}$ ) производили с помощью сачка-скребка, снабженного рамой  $30 \times 30 \text{ см}$ , а также организмы собирали с определенной площади, используя количественную рамку с размерами  $25 \times 25 \text{ см}$ . Далее грунты промывали непосредственно на водоеме, а выбранные животные фиксировали 4% раствором формалина или 70% раствором этилового спирта. Всего были отобраны 22 пробы. Анализ бентосных проб проводили с использованием рекомендованных стандартных методик [32]. Определение беспозвоночных проводили по «Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России» [26], «Определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» под редакцией С.Я. Цалолихина [27–28] и «An introduction the aquatic insects of North America» [63].

**Ихтиологические исследования.** Рыбу отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из монофиламента. В литоральной зоне (на глубине 1,5–3,0 м) устанавливались сети длиной 25 м, высотой 1,5 м и размером ячеек 10–60 мм (что обеспечивало вылов рыбы длиной  $\geq 5 \text{ см}$ ). Сети устанавливали порядками по 1–2 сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м использовали до 10 разноячеистых сетей в один ряд. В пелагической зоне водоема для отбора ихтиологического материала применяли плавные мультиразмерные сети высотой 3 м. Места сбора ихтиологических выборок представлены на рис. 1. За период с 1990 по 2015 г. изучены экземпляры разных видов рыб общей численностью 3121. Подробная информация об объеме материала и времени лова рыб представлена в табл. 1.

Обработку материала проводили по методике Г.П. Сидорова и Ю.С. Решетникова [33]. Массу рыб определяли с точностью до 1 г, длину по Смиту ( $AC$ ) измеряли с точностью до 1 мм. В уловах 1990–1998 гг. у окуня измеряли только промысловую длину ( $AD$ ), поэтому линейные характеристики окуня за этот период приведены не будут. Для выделения внутривидовых форм у сига подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге. Рыбы были отнесены к принимающим участие в нересте, если их гонады достигли стадии половой зрелости: у сига и ряпушки – III–IV [30], у окуня и щуки – II–III (из осенних уловов) и III–IV.



Табл. 1

## Характеристика использованного ихтиологического материала из оз. Куэтсьярви, 1990–2015 гг.

Период исследований	Число рыб разных видов в уловах						
	Кумжа <i>Salmo trutta</i> L.	Сиг <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	Ряпушка <i>Coregonus albula</i> (L.)	Хариус <i>Thymallus thymallus</i> (L.)	Щука <i>Esox lucius</i> L.	Окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	Налим <i>Lota lota</i> (L.)
Август 1990 г.	6	150	–	1	51	45	1
Сентябрь 1991 г.	–	371	–	–	28	40	–
Июнь-сентябрь 1992 г.	–	225	–	–	–	–	–
Июнь-сентябрь 1998 г.	–	373	–	–	2	5	7
Август 2004	–	468	37	1	12	54	–
Август 2005	1	23	–	–	–	17	–
Август 2007	2	177	–	–	1	57	–
Сентябрь 2009	–	113	1	–	–	1	6
Июль-август 2012 г.	5	363	23	–	12	33	7
Июль-сентябрь 2013 г.	–	90	5	–	7	13	–
Сентябрь 2015 г.	2	201	34	–	2	45	2

Примечание: – – отсутствие в выборке.

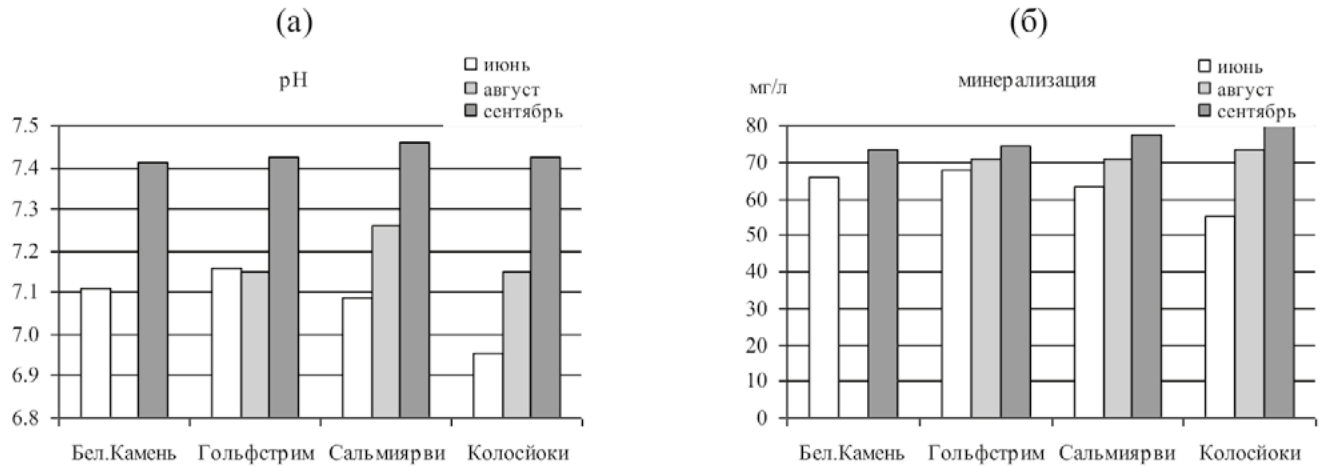
### Результаты и обсуждение

**Гидрохимия озера.** Воды оз. Куэтсьярви относятся к нейтральным (рН 6,86–7,48). В начале летнего периода значения рН ниже за счет поступления более кислых талых вод с территории водосбора (рис. 2а). Среди ионов в воде оз. Куэтсьярви преобладают  $\text{SO}_4^{2-}$  и  $\text{Ca}^{2+}$ , хотя поверхностные воды Мурманской области в незагрязненных районах в большинстве случаев относятся к гидрокарбонатному классу и кальциевой или натриевой группе [22]. На всей акватории в анионном составе сульфаты составляют в среднем 59%, кальций – в среднем 56% катионного состава. Минерализация воды оз. Куэтсьярви за 30-летний период проведения гидрохимического мониторинга достигала 80 мг/л (рис. 2б), что примерно в 4 раза больше медианного значения, характерного для природно олиготрофных поверхностных вод Мурманской области [56]. Наименьшие значения отмечены в весенне-летний период в южной акватории озера в районе впадения рек Шуонийоки и Колосйоки за счет поступления низкоминерализованных талых вод.

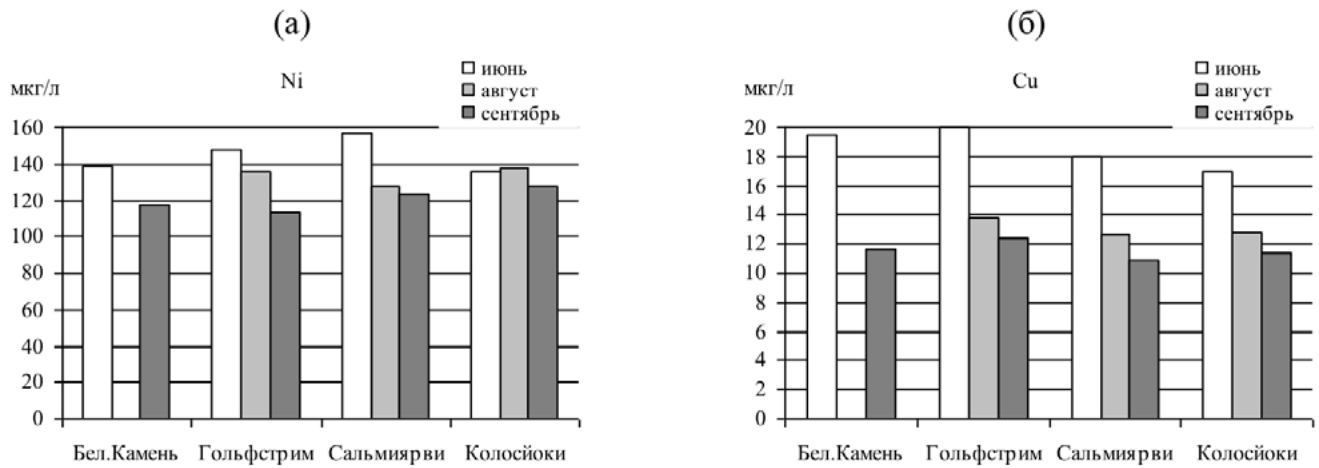
Содержание общего фосфора в оз. Куэтсьярви изменяется в пределах 11–37 мкгР/л, составляя в сред-

нем 17 мкгР/л, общего азота – от 156 до 337 мкгN/л, составляя в среднем 237 мкгN/л. Перманганатная окисляемость в Куэтсьярви изменяется в пределах 3,78–4,62 мг/л, цветность вод имеет достаточно низкие значения в весенний (19–26 °Pt), летний (15–18 °Pt) и осенний (16–17 °Pt) периоды. Содержание Ni в оз. Куэтсьярви изменяется в пределах 110–161 мкг/л, составляя в среднем 133 мкг/л (рис. 3а), Cu – от 10,4 до 22,0 мкг/л, составляя в среднем 14,5 мкг/л (рис. 3б). Содержание Cd, Pb и Co в воде озера близки к пределу обнаружения и составляют в среднем 0,1–0,9 мкг/л.

В течение последних 30 лет в условиях продолжающегося загрязнения происходит уменьшение минерализации воды оз. Куэтсьярви за счет значимого снижения ( $p < 0,01$ ) содержания главных ионов  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ , но увеличивается содержания токсичных ТМ (Ni и Cu), которые превышают фоновые содержания в поверхностных водах Мурманской области [56] в десятки и сотни раз (Ni – более чем в 200 раз, Cu – в 20 раз). Концентрация  $\text{SO}_4^{2-}$  в воде озера более чем в 2 раза превышает содержание второго преобладающего аниона  $\text{HCO}_3^-$  в пересчете на эквивалентную концентрацию.



**Рис. 2.** Сезонные изменения pH (а) и общей минерализации, мг/л, (б) в оз. Куэтсыярви, 2013 г.



**Рис. 3.** Сезонные изменения содержания Ni (а) и Cu (б), мкг/л, в оз. Куэтсыярви, 2013 г.

Табл. 2

Концентрации тяжелых металлов (мкг/г сухого веса) в донных отложениях станции Белый Камень (глубина 32 м) в оз. Куэтсыярви и величины коэффициента загрязнения ( $C_f$ )

Слой ДО, см	Ni	Cu	Zn	Co	Cd	Pb	As	Hg	$C_d$
0–1	4032	1343	240	184,1	3,14	36,1	43,1	0,417	
22–23	32	40	80	15,9	0,10	6,6	2,62	0,049	
$C_f$	125,7	33,5	3,0	11,6	32,1	5,5	16,4	8,5	236,2

По результатам исследования, проведенного Гидрохимическим институтом в 1969–1971 гг., для оз. Куэтсъярви было характерно равномерное распределение большинства элементов по различным зонам и по водным горизонтам [3]. Подобная тенденция сохраняется и в настоящее время. Содержание основного для озера загрязняющего ТМ Ni в южной части озера (в непосредственной близости от стоков комбината) всего на 15% выше, чем в северной.

Сравнение данных по общим концентрациям Ni и Cu показало, что за полвека произошло значительное увеличение их содержания (рис. 4). Увеличивается содержание не только приоритетных загрязняющих металлов, но также и Fe и Mn, входящих в состав перерабатываемой на комбинате руды.

Также за последние 30 лет отмечается значимое увеличение ( $p < 0,01$ ) показателей содержания органического материала в воде озера – химического потребления кислорода (ХПК) и содержания органического углерода ( $C_{орг.}$ ) (рис. 4), что говорит об интенсификации процессов эвтрофирования водоема. При этом донные отложения (далее ДО) в оз. Куэтсъярви характеризуются не очень значительным содержанием органического материала – значение ППП (потеря веса при прокаливании) в поверхностном слое достигает 20%. Доминирующими загрязняющими элементами являются Ni, Cu, Zn и Co, а также сопутствующие халькофильные элементы – Pb, As, Cd и Hg (рис. 5). Наиболее загрязненными являются верхние 5–10 см ДО озера. Такие элементы, как Cu, Co, Pb, Cd, имеют поверхностные максимумы в ДО оз. Куэтсъярви. Остальные исследуемые ТМ (Ni, Zn, As и Hg) характеризуются максимальными концентрациями на глубине 2–5 см ДО озера (рис. 5). Уменьшение концентраций этих элементов в верхних 1–4 см ДО оз. Куэтсъярви может быть объяснено изменениями физико-химических условий в самом озере и на территории его водосбора, а также уменьшениями стоков и выбросов ТМ комбинатом «Печенганикель». Сброс Ni с 1990 по 2007 г. сократился с 12,9 до 4,4 т/год, а его выбросы в атмосферу в этот период остаются примерно одинаковыми и находятся в пределах 300–350 т/год (<http://www.kolagmk.ru/>).

Величины коэффициента загрязнения  $C_f$  Ni, Cu, Cd, As и Hg находятся в пределах от 8,5 до 125,7 (табл. 2), то есть соответствуют высокому загрязнению по классификации Л. Хокансона [53]. Наибольшие значения  $C_f$  имеют Ni, Cu и Cd. Значение степени загрязнения  $C_d$  (сумма всех значений  $C_f$  для восьми ТМ), рассчитанное для этого озера (236,2), соответствует высокому.

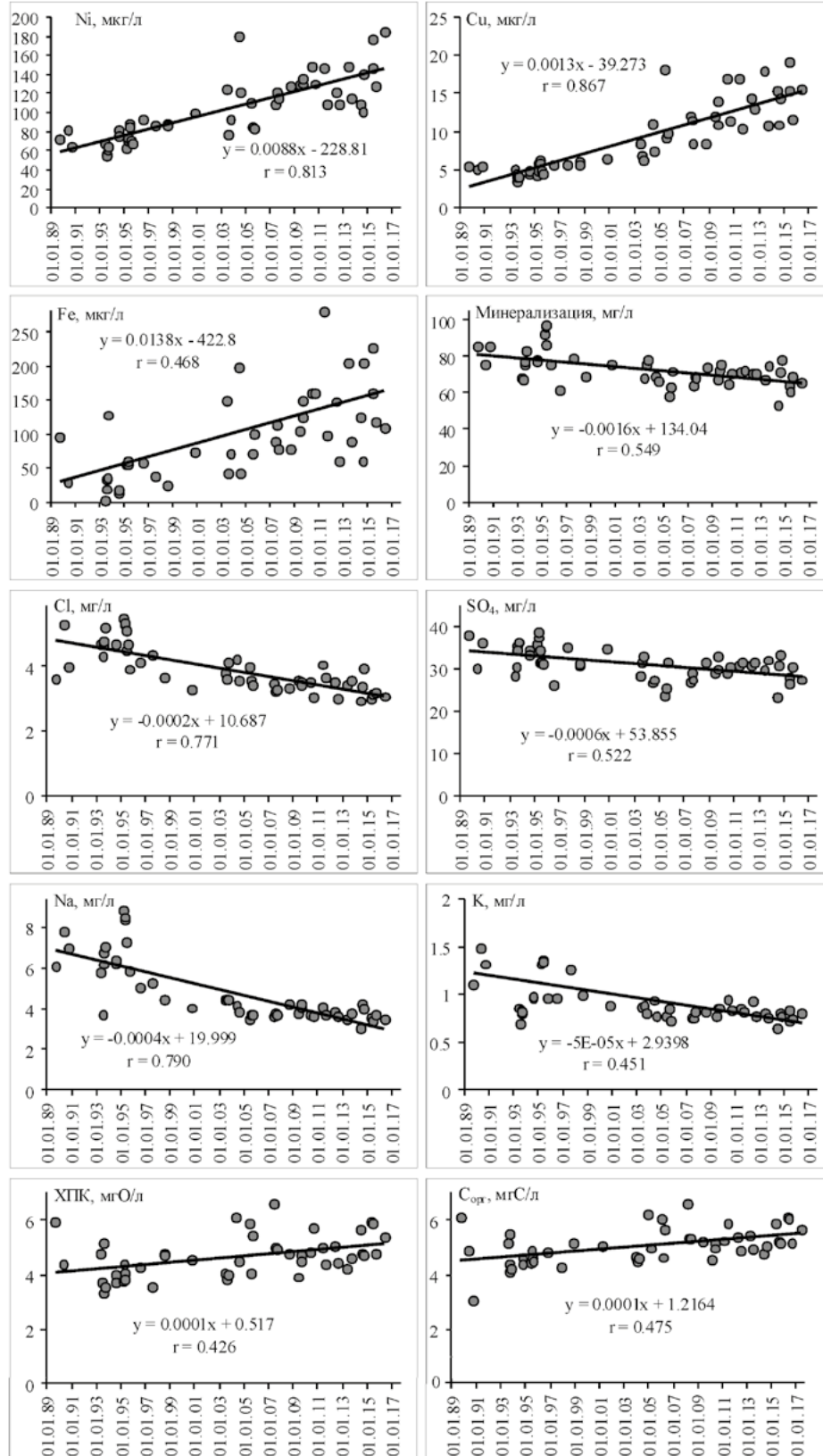
Несмотря на снижение антропогенной нагрузки в последние годы, оз. Куэтсъярви в течение 30 лет является одним из самых загрязненных водоемов бассейна р. Пасвик [7, 43–48].

**Планктонные сообщества.** Можно выделить три крупных периода развития планктонных сообществ оз. Куэтсъярви, отличающихся составом доминирующих таксонов и количественных показателей: I – 1994–1998 гг.; II – 2007–2011 гг.; III – 2012–2015 гг. Средние значения биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла «а» за весь период исследований соответствовали  $\beta$ -мезотрофному трофическому статусу (табл. 3).

А.Н. Шаровым [35, 36] было показано, что в период I в южной части доминировали диатомовые, а в северной – зеленые водоросли (*Pandorina morum* (Müll.) Vogt, 1827), многочисленными были золотистые водоросли (*Dinobryon sociale* (Ehrb.) Ehrb., 1834). В период II произошли изменения в структуре доминирования – увеличилась доля цианопрокариот (*Microcystis pulvereae* f. *delicatissima* (W. & G.S. West) Elenk., 1938) и представителей сем. *Fragilariaceae* на фоне увеличения средней биомассы и содержания хлорофилла «а». Как и в предыдущий период, высока была доля зеленых водорослей (до 39%) в северной части озера. Дальнейшие изменения сообществ фитопланктона (период III) были связаны с ростом численности цианопрокариот (*Pseudanabaena* sp.), особенно ближе к концу вегетационного сезона, и зеленых водорослей (до 51%), доля которых возросла не только в северной, но и в южной части водоема. Сократилась доля золотистых и диатомовых водорослей, наряду с увеличением биомассы и содержания хлорофилла «а». Тренд на увеличение биомассы фитопланктона в оз. Куэтсъярви с 1994 по 2015 г. свидетельствует об интенсификации продукционных процессов в водоеме: среднее значение биомассы выросло в 2 раза (табл. 3). При этом также увеличились максимальные значения биомассы фитопланктона за сезон (до 10,68 г/м<sup>3</sup>).

Динамика фитопланктона в период гидробиологического лета (в 2012–2013 гг.) отличалась высоким уровнем биомассы (до 7 г/м<sup>3</sup>), начиная с июня, что характерно для мезотрофных водоемов, причем наибольшую долю (свыше 40%) в составе сообществ составляли зеленые водоросли. В июле биомасса сохранялась на этом же уровне, доля зеленых водорослей увеличивалась (свыше 53%), причем наиболее обильными были представители вольвоксовых и хламидомонады; уменьшалась доля диатомовых, практически исчезали динофитовые и золотистые водоросли. В июле также развивались цианопрокариоты – *Pseudanabaena* sp. К августу биомасса водорослей снижалась, преимущественно вследствие замедления процессов вегетации зеленых водорослей (до 1,4 г/м<sup>3</sup>), из состава сообществ полностью исчезали золотистые, уменьшилась доля цианопрокариот; обилие диатомовых сохранялось на прежнем уровне.

Совместное действие климатических изменений и загрязнения окружающей среды носит сложный



**Рис. 4.** Динамика гидрохимических показателей в оз. Куэтсыярви за период с 1989 по 2016 г. Для выборок с  $n = 52$  зависимости достоверны при  $p < 0,01$ , когда  $r > 0,354$



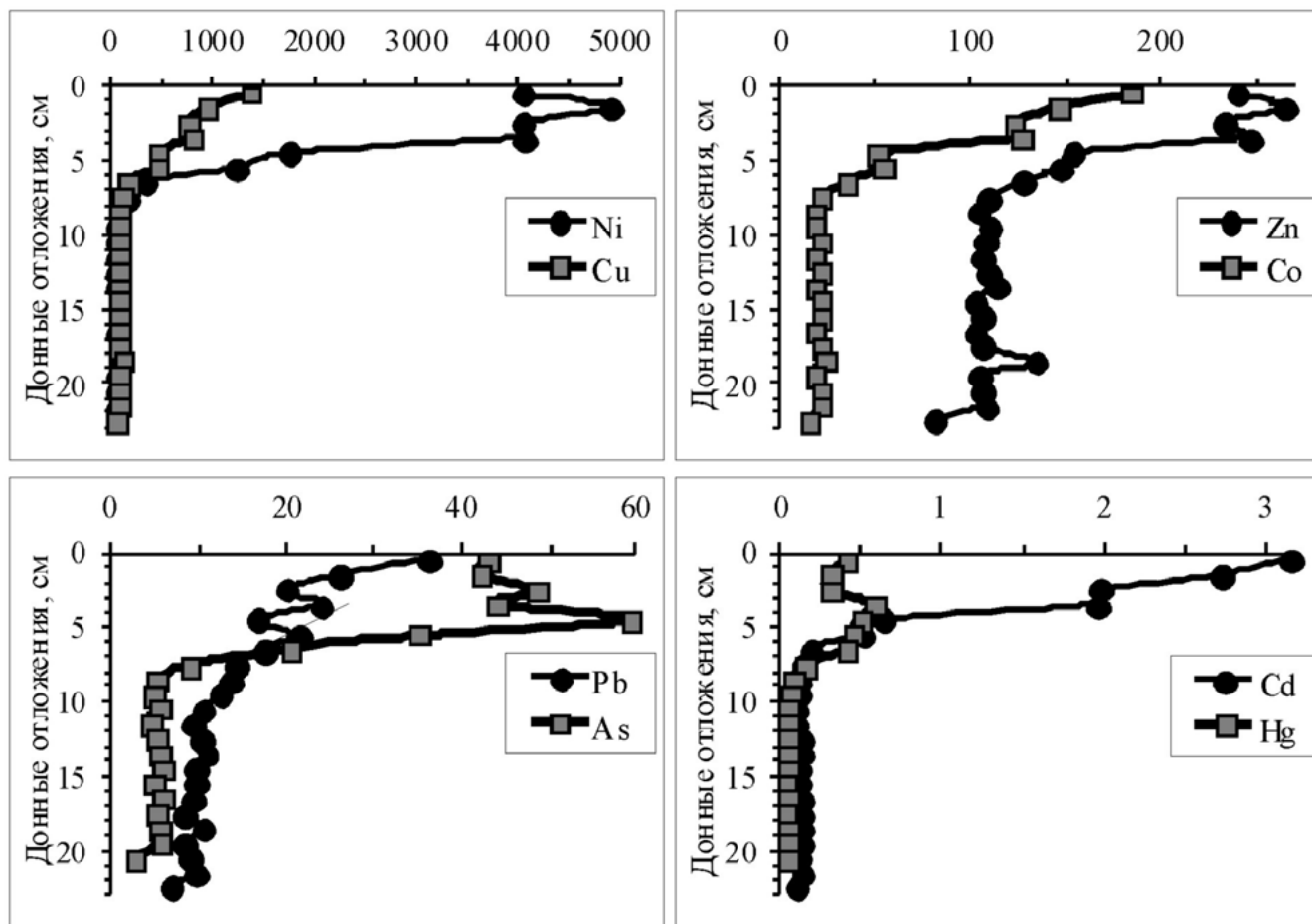


Рис. 5. Вертикальное распределение содержания тяжелых металлов (мкг/г) в донных отложениях оз. Куэтсьярви

характер, вызывает глубокие перестройки в арктических пресноводных экосистемах. Наиболее значительные изменения наблюдаются в сообществах фитопланктона: за последние 20 лет произошла смена доминирующих таксонов, выросла доля зеленых водорослей и цианопрокариот наряду с сокращением доли диатомовых и золотистых, характерных для арктической зоны, при этом средняя биомасса фитопланктона в несколько раз превышала фоновые показатели. Значения индекса сапробности свидетельствуют об изменении класса качества вод с III на II. Вероятно, это говорит не об интенсификации процессов самоочищения водоема, а, напротив, иллюстрирует рост токсической нагрузки, при которой активно развиваются устойчивые к загрязнению виды. Это подтверждается многолетними трендами на увеличение содержания тяжелых металлов в воде. Мощным модулятором наблюдаемых изменений также выступает потепление климата Арктики, способное усиливать последствия эвтрофирования вод [74]. Снижение индекса сапробности иллюстрирует изменения в гидрохимических условиях формирования вод, в частности, соотношения токсической и трофической на-

грузки на озеро на фоне потепления климата. Летняя динамика фитопланктона оз. Куэтсьярви также имеет не типичный для субарктических озер ход в связи с интенсивным развитием зеленых водорослей, начинающих активно вегетировать уже с июня.

Для зоопланктоценоза озера периода I характерны низкие величины численности и биомассы – 44,7–62,0 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 0,2 г/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 3). Доминировали коловратки *Kellicottia longispina* Kellicott, 1879, *Keratella cochlearis* Gosse, 1851, *Keratella quadrata* Müller, 1786, *Notholca* sp., *Polyarthra* sp. и ветвистоусые рачки-фильтраторы *Bosmina obtusirostris* Sars, 1862, и *Daphnia cristata* Sars, 1862. Соотношение основных таксономических групп Rotifera:Cladocera:Сорепода отражает преобладание коловраток по численности (74,7–87,6%) и кладоцер по биомассе (58,4–79,9%) (табл. 3). Мирные формы преобладали над хищными (показатель  $V_3/V_2 < 1$ ). Индекс видового разнообразия Шеннона по численности  $H(N)$  варьировал в пределах 2,0–2,6 бит./экз., средняя индивидуальная масса зоопланктона сообщества ( $w = B/N$ ) – 0,003–0,006 мг. Трофический статус озера характеризовался как очень низкий –  $\alpha$ -олиготрофный (табл. 3).

**Динамика некоторых показателей сообществ фитопланктона и зоопланктона оз. Куэтсъярви в различные периоды исследований**

(В – биомасса;  $B_3$  – биомасса хищного зоопланктона,  $B_2$  – «мирного» зоопланктона; N – общая численность, Chl «a» – содержание хлорофилла «a»; H(N) – индекс видового разнообразия Шеннона по численности;  $w = B/N$  – средняя индивидуальная масса зоопланктона сообщества; S – индекс сапробности; К – класс качества; Т – трофический статус вод)

Показатель	Период исследований		
	1996–1998	2007–2011	2012–2015
<b>ФИТОПЛАНКТОН</b>			
Доминирующие таксоны	<i>Melosira varians</i> <i>Pandorina morum</i> <i>Asterionella formosa</i> <i>Diatoma tenuis</i> <i>Dinobryon sociale</i> <i>Eudorina sp.</i>	<i>Asterionella formosa</i> <i>Fragilaria tenera var. nanana</i> <i>Staurisira construens</i> <i>Diatoma tenuis</i> <i>Microcystis pulverea f. delicatissima</i> <i>Dinobryon bavaricum</i>	<i>Asterionella formosa</i> <i>Pseudosphaerocystis lacustris</i> <i>Mucidosphaerium pulchellum</i> <i>Fragilaria capucina</i> <i>Pseudanabaena sp.</i>
В, г/м <sup>3</sup>	1,33 (1,06–2,05)	1,93 (1,33–2,65)	2,75 (1,23–10,68)
Chl «a», мг/м <sup>3</sup>	4,26 (2,71–5,95)	4,76 (0,35–4,04)	5,35 (0,46–28,34)
S	1,92 (1,02–1,44)	1,27 (1,17–1,52)	1,42 (1,30–1,88)
К	III	II	II
Т	β – мезотрофный		
<b>ЗООПЛАНКТОН</b>			
Доминирующие таксоны	<i>Kellicottia longispina</i> , <i>Keratella cochlearis</i> , <i>Keratella quadrata</i> , <i>Notholca sp.</i> , <i>Polyarthra sp.</i> , <i>Bosmina obtusirostris</i> , <i>Daphnia cristata</i>	<i>Kellicottia longispina</i> , <i>Keratella cochlearis</i> , <i>Polyarthra sp.</i> , <i>Bosmina obtusirostris</i>	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>Notholca sp.</i> , <i>Polyarthra sp.</i>
N, тыс. экз/м <sup>3</sup>	44,7–62,0	80,0–147,0	272,1–1254,3
В, г/м <sup>3</sup>	0,2	0,1–0,7 (max 7,0)	1,3–3,5
H(N) бит./экз.	2,0–2,6	1,7–2,0	1,1–2,0
$B_3/B_2$	0,1–0,5	0,01–0,5	0,01–0,9
$w = B/N$ , мг	0,003–0,006	0,001–0,005	0,001–0,005
Т	α-олиготрофный	Переходный от α- к β-олиготрофному	Переходный от α- к β-мезотрофному

При исследовании показателей зоопланктонного сообщества в период II было выявлено увеличение общей численности организмов примерно в 2 раза (80,0–147,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (табл. 3). Величины общей биомассы были сравнимы с таковыми в предыдущий период и составляли 0,1–0,2 г/м<sup>3</sup>, за исключением северной части озера (ст. Гольфстрим, 0,7 г/м<sup>3</sup>),

где были отмечены ценные в кормовом отношении крупные ветвистоусые и веслоногие (47,2 и 43,2% общей биомассы соответственно) ракообразные. Мирные формы по-прежнему преобладали над хищными ( $B_3/B_2 < 1$ ), доминировали коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra sp.* и ветвистоусый рачок *Bosmina obtusirostris*. Индекс Шеннона

снизились до 1,7–2,0 бит./экз., средняя индивидуальная масса зоопланктона сообщества ( $w = V/N$ ) также была невысокой – 0,001–0,005 мг. Тип трофности озера – переходный от очень низкого  $\alpha$ - к низкому  $\beta$ -олиготрофному (табл. 3).

Период III отличается аномально высокими количественными характеристиками зоопланктона. Общая численность организмов возросла до 722,8–1254,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса – до 1,3–3,5 г/м<sup>3</sup> (табл. 3). Преобладали коловратки, составляющие >90% общей численности и 75% общей биомассы организмов, среди которых по-прежнему доминировали *Keratella cochlearis*, *Notholca* sp. и *Polyarthra* sp. Ветвистоусый рачок *Bosmina obtusirostris*, входящий в ядро структурообразующих видов в предыдущие периоды исследований, был отмечен в пробах в незначительном количестве. Индекс видового разнообразия Шеннона не высок (1,1–2,0 бит./экз.), что свидетельствует об усилении доминантности отдельных видов коловраток. Мирные формы преобладали над хищными ( $V_3/V_2 < 1$ ). Средняя индивидуальная масса зоопланктона сообщества была сравнима с таковой двух предыдущих периодов и варьировала в пределах 0,001–0,005 мг, что также отражает массовое развитие мелкоразмерных форм с простыми жизненными циклами и высокой скоростью размножения (коловраток).

Современное сообщество зоопланктона оз. Куэтсъярви демонстрирует снижение численности типичных палеарктических видов и увеличение числа  $r$ -стратегов – эврибионтных видов с широкой экологической валентностью, простыми жизненными циклами и высокой скоростью размножения (коловратки). Наблюдается формирование монокультур из устойчивых к загрязнению форм. Ценные в кормовом отношении ветвистоусые ракообразные («тонкие» фильтраторы родов *Bosmina* и *Daphnia*) доминировали лишь в первый (1996–1998 гг.) и второй (2007–2010 гг.) периоды исследований. Чувствительные к загрязнению активные «грубые» фильтраторы (копеподы *Eudiaptomus gracilis*, Sars, 1863, *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg, 1888), играющие значительную роль в процессе самоочищения воды, и представители группы *Cyclopiformes* встречались в пробах в незначительных количествах. В условиях флуктуирующей уровней многофакторной антропогенной нагрузки и изменений климата прослеживается устойчивый тренд к снижению видового разнообразия зоопланктонных сообществ субарктических водоемов, упрощению их структуры, смене доминирующих форм и созданию монокультур из организмов, устойчивых к загрязнению.

Трофический статус озера, согласно «шкале трофности» С.П. Китаева [18], повысился в многолетнем ряду исследований от очень низкого  $\alpha$ -олиготрофного

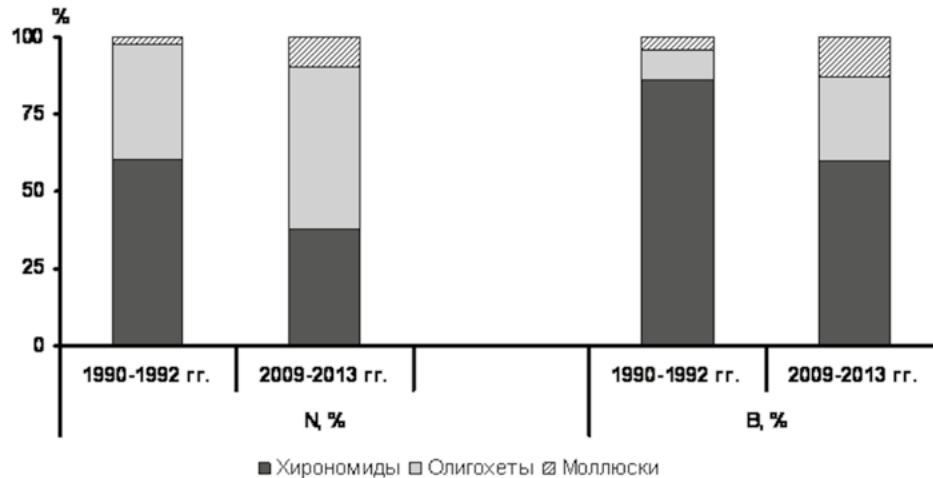
до среднего  $\beta$ -мезотрофного. Это указывает на неблагоприятную экологическую ситуацию в водоеме и свидетельствует о снижении биофильтрационной активности зоопланктона в целом, особенно в третий период начиная с 2012 г., что является результатом комплексного воздействия природных и антропогенных факторов на фоне потепления климата.

**Донные сообщества.** Бентосные сообщества оз. Куэтсъярви в 1990–1992 гг. характеризовались высоким видовым разнообразием, в водоеме зарегистрировано 56 видов и форм беспозвоночных. Наиболее разнообразной была фауна хирономид, на долю которых приходилась и основная часть количественных показателей (>70% видового состава и 80% общей численности зообентоса) (рис. 6). В зоне литорали были широко распространены хирономиды *Cricotopus*, *Stictochironomus*, *Orthocladius*, *Tanytarsini*, личинки ручейников *Limnephilidae* и *Polycentropodidae*, моллюски *Pisidium* sp. и водные жуки. В профундальной зоне водоема (на глубинах 14–15 м) доминировали хирономиды *Chironomus* sp. и *Sergentia* sp., олигохеты *Tubifex tubifex* Müller, 1774, в незначительных количествах были представлены моллюски *Pisidium* sp. Средние значения численности и биомассы глубоководного зообентоса оз. Куэтсъярви (на глубинах 15–20 м) в 1990–1992 гг. составляли 2267 экз./м<sup>2</sup> и 12,1 г/м<sup>2</sup> [37, 62] (рис. 7).

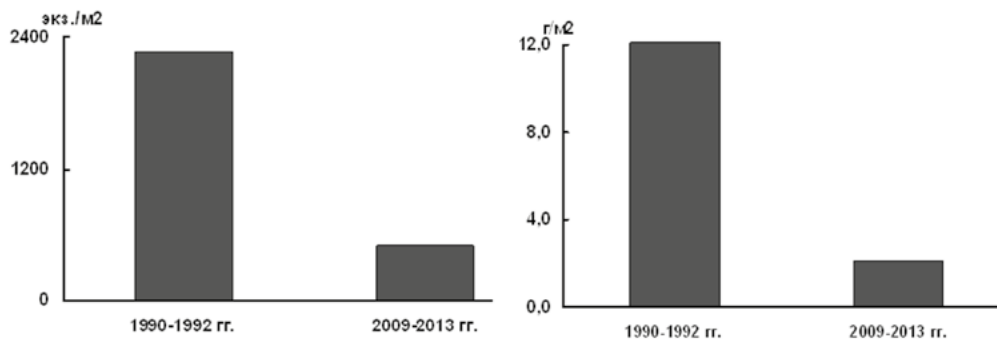
По результатам исследований, проведенных в 2009–2013 гг., разнообразие бентосной фауны оз. Куэтсъярви не изменилось, выявлено 28 видов и надвидовых таксонов. Наиболее чувствительные к загрязнению группы – поденки, веснянки, пиявки и ракообразные, как и в предыдущий период исследований, в пробах не обнаружены (рис. 6, 7).

Численность бентофауны в прибрежной зоне составляла в среднем 1680 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 7,5 г/м<sup>2</sup>. Основу литоральных сообществ зообентоса формировали хирономиды *Cricotopus silvestris* gr. и *Procladius choreus* gr., субдоминантами были ручейники и полужесткокрылые. С увеличением глубины разнообразие фауны и количественные показатели зообентоса снижались. Основу донной фауны глубоководных участков оз. Куэтсъярви формировали хирономиды *Sergentia coracina* Zett., 1850, *Chironomus* sp., *Prodiamesa olivacea* Meigen, 1818 (30–45% общей численности и 50–70% общей биомассы зообентоса) и олигохеты *T. tubifex* (53 и 27% соответственно). Численность зообентоса в зоне профундали составляла в среднем  $506 \pm 77$  (69–1660) экз./м<sup>2</sup>, биомасса –  $2,1 \pm 0,3$  (0,3–8,3) г/м<sup>2</sup>.

Таким образом, за период с 1990 по 2013 г. произошли изменения структуры и количественных показателей глубоководного зообентоса оз. Куэтсъярви – численность снизилась в 4,5 раза, биомасса – в ~6 раз, в структуре донных сообществ возросла доля олигохет.



**Рис. 6.** Структура сообществ зообентоса глубоководной зоны оз. Куэтсьярви (1990–1992 гг. – по Lukin et al., 2003; 2009–2013 гг. – собственные данные); В – биомасса, %, N – общая численность, %



**Рис. 7.** Средняя численность, экз./м<sup>2</sup>, и биомасса, г/м<sup>2</sup>, зообентоса глубоководной зоны оз. Куэтсьярви (1990–1992 гг. – по Lukin et al., 2003; 2009–2013 гг. – собственные данные)

Определенный вклад в снижение общей биомассы глубоководного зообентоса вносит такой фактор, как индивидуальные размеры олигохет: их более мелкие размеры, по сравнению с доминирующими видами хирономид, отражаются на значениях общей биомассы зообентоса водоема. Снижению количественных показателей бентоса способствует продолжающееся накопление загрязняющих веществ в поверхностных слоях ДО [5, 7], что вызывает дальнейшую деградацию донных сообществ. Увеличение относительной плотности олигохет свидетельствует об усилении процессов эвтрофикации водоема и накоплении в поверхностных слоях ДО биогенных элементов, в частности фосфора [7].

**Ихтиофауна.** С учетом периодов, выделенных при анализе состояния планктонных сообществ, полученные ихтиологические данные по оз. Куэтсьярви за по-

следние 25 лет условно были разделены на 3 периода исследования, что также облегчило анализ биологических характеристик рыб: 1990–1998 гг. (или период I), 2004–2009 гг. (период II), 2012–2015 гг. (период III).

Состав ихтиофауны озера включает представителей восьми аборигенных видов, относящихся к восьми семействам рыб: кумжа *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), хариус *Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758, щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), налим *Lota lota* Linnaeus, 1758, голяк *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758. Среди видов-вселенцев следует отметить европейскую ряпушку *C. albula* (Linnaeus, 1758), интродуцированную с 1960-х гг. в финском оз. Инари и впоследствии (с начала 1990-х гг.) распространившуюся по всему бассейну р. Пасвик [14, 40]

Состав уловов рыб, %, в оз. Куэтсьярви, 1990–2015 гг.

Вид	Период исследований, гг.		
	1990–1998	2004–2009	2013–2015
Кумжа	0,5	0,3	0,8
Сиг	85,7	80,5	77,4
Ряпушка	0,0	3,9	7,3
Хариус	0,1	0,1	0,0
Щука	6,2	1,3	2,5
Окунь	6,9	13,3	10,8
Налим	0,6	0,6	1,2

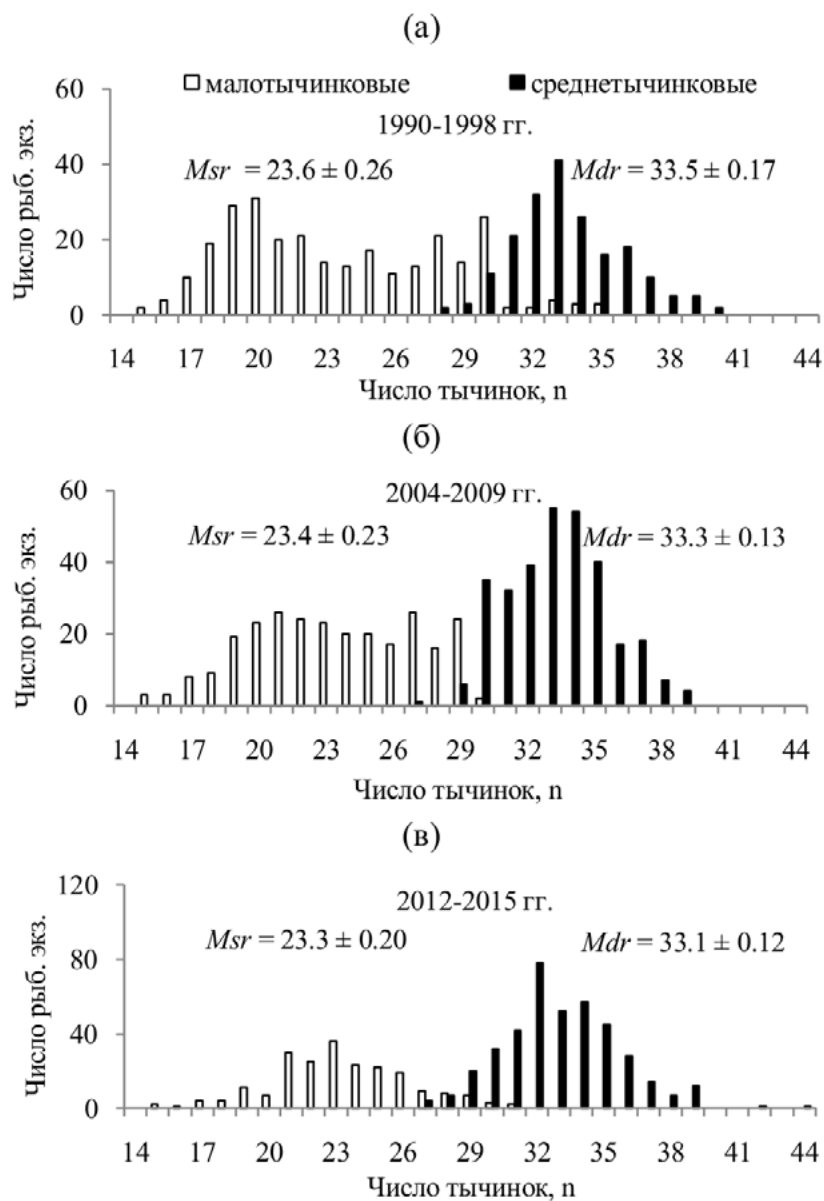


Рис. 8. Распределение сига в оз. Куэтсьярви по числу тычинок на первой жаберной дуге, 1990–2015 гг.:  $M \pm m$  – среднее значение и ошибка среднего;  $sr$  – малотычинковый сиг;  $dr$  – среднетычинковый сиг



Во все периоды исследования в уловах доминировал сиг (табл. 4). Также многочисленными видами в озере были окунь, щука и интродуцированная ряпушка. С периода II исследования наблюдается тенденция снижения доли сига в уловах до 77% (табл. 4). Доля щуки в уловах за это время сократилась более чем в 2 раза, при этом возросла доля окуня и интродуцированной ряпушки. Учитывая вышесказанное, далее будут приводиться биологические показатели сига, ряпушки, щуки и окуня.

Во все периоды исследования сиг был представлен двумя формами – малотычинковой (15–35 жаберных тычинок, в среднем  $23,5 \pm 0,14$ ) и среднетычинковой (27–44 жаберных тычинок, в среднем  $33,2 \pm 0,08$ ) (рис. 8а, б, в). О реальном соотношении двух форм сига в Куэтсьярви можно судить по выборкам II и III периодов исследования, где жаберный аппарат был исследован у 99% особей. Так, в период II соотношение малотычинкового и среднетычинкового сига в уловах составило примерно 1 (263 экз.):1 (308 экз.), в то время как в период III – среднетычинковые сиви преобладали в уловах в соотношении примерно 2 (400 экз.):1 (213 экз.).

Средние размерно-весовые показатели выборок малотычинкового сига оз. Куэтсьярви были всегда выше таковых у среднетычинкового ( $p < 0,001$ ) (табл. 5). Причем эти показатели у малотычинкового сига в периодах I и III значимо не различались и были выше ( $p < 0,001$ ), нежели у рыб в период II, в то время как у среднетычинкового сига они имели большие значения в период III ( $p < 0,001$ ) (табл. 5).

На частотном распределении среднетычинкового сига по длине и массе во все периоды исследования явно выделяются два пика (рис. 9а–е), что позволяет условно выделить мелких и крупных особей сига. Причем от 1990 к 2015 г. наблюдается тенденция схождения мелких и крупных особей среднетычинкового сига с изменением их количественного соотношения – растет число крупных рыб, что и обуславливает увеличение средних размерно-весовых характеристик данной формы сига в периоде III. У малотычинкового сига картина распределения по размерно-весовым характеристикам в периоде I имеет более сложный вид – несколько выраженных пиков, в остальные – можно отчетливо увидеть только один (рис. 9а–е).

В размерно-весовых показателях выборки щуки в разные периоды исследования прослеживаются такие же изменения, как и у малотычинкового сига озера ( $p < 0,01$ ) (табл. 5, рис. 9а–е).

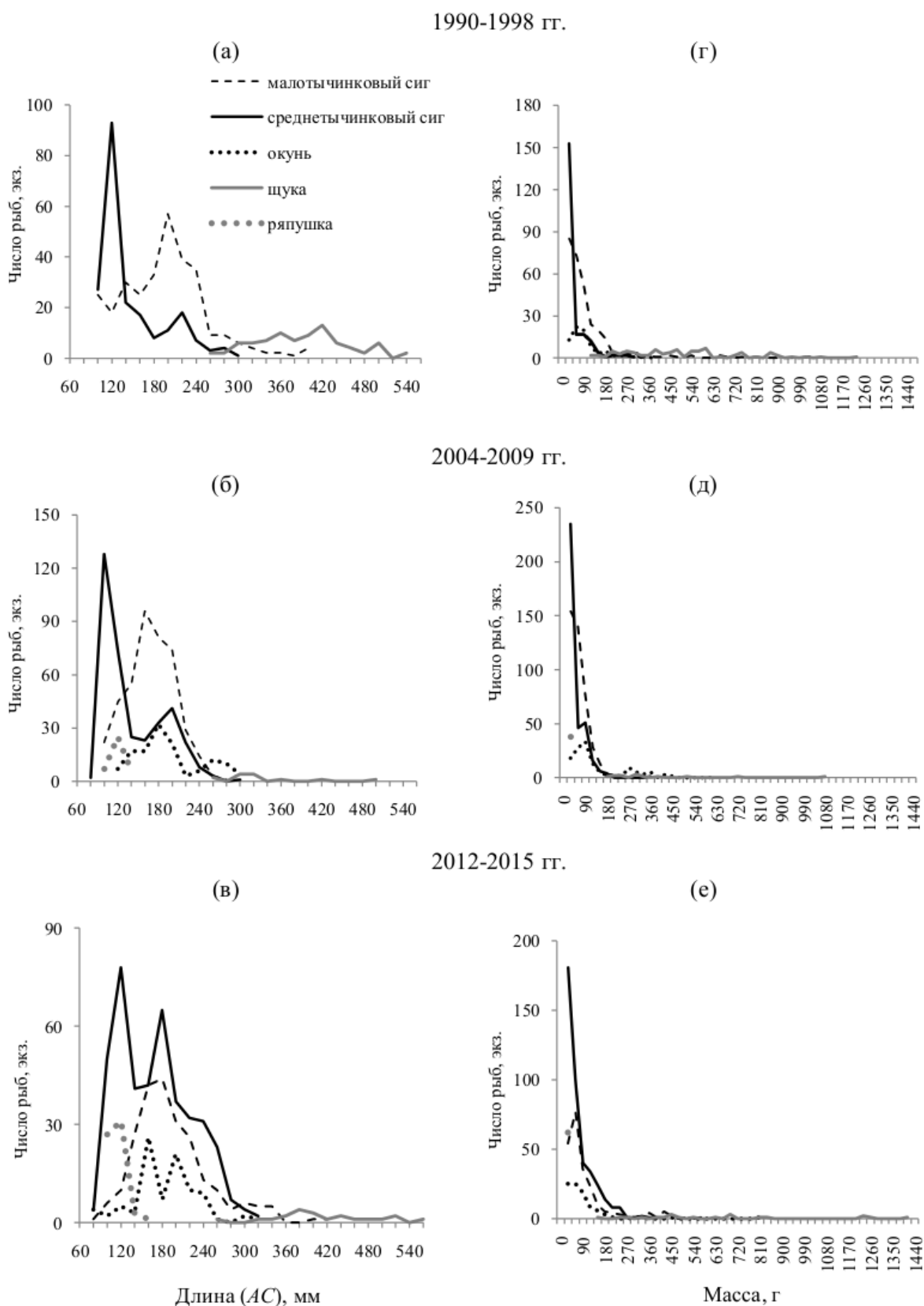
Ряпушка в период II имела большую среднюю длину и массу, чем в период III ( $p < 0,01$ ) (табл. 5): растет доля рыб размером до 100 мм (от 18 до 44%) (рис. 9б, в, д, е). Но при этом в период III появляются более крупные особи, чем в период II: длиной до 160 мм и массой выше 20 г (рис. 9б, в, д, е).

Окунь в целом по выборке в периоды I и II исследования был представлен особями значимо большей длины и массы, нежели в период III ( $p < 0,01$ ) (табл. 5). В периоды исследования с I по III наблюдается рост крайних максимальных значений веса рыб. Как и у сига, на частотном распределении окуня по длине и массе можно выделить несколько пиков (рис. 9б, в, г, д, е). Причем в периоды II и III пики распределения особей имеют разное расположение. В период II большая часть окуней имела длину 120–220 и 220–300 мм, массу 30–240 и 240–450 г. Таким образом, здесь тоже можно говорить о мелких и крупных группах окуней. В период III можно выделить две группы окуней меньшей длины – 140–180 и 180–260 мм. Выделенные группы имели массу 30–260 г (рис. 9б, в, г, д, е).

Особь обеих форм сига и ряпушки в оз. Куэтсьярви во все три периода исследования начинали созревать при близкой длине и массе: 80–116 мм и 4–14 г соответственно (табл. 6). Средние размерно-весовые показатели половозрелого малотычинкового сига имели большие значения по сравнению с остальными представителями сиговых рыб (табл. 6). Окунь в оз. Куэтсьярви начинает созревать при длине и массе соответственно 119–128 мм и 23–28 г, щука при длине 310–400 мм и массе 207–471 г. В целом, изменения средних показателей длины и массы половозрелых особей в разные периоды исследования имели такие же особенности, как и изменения средних размерно-весовых показателей в целом по выборке (табл. 5 и 6).

Изменения структуры рыбной части сообщества озера выражаются в снижении доли олиготоксобного вида (сиг) [14, 23, 29] и увеличении доли эврибионтного окуня и интродуцированной ряпушки. Несмотря на то что ряпушка впервые была зарегистрирована в оз. Куэтсьярви в 1995 г. [40], ее численность в последующие десять лет росла не такими быстрыми темпами, как это наблюдалось в верхнем течении системы р. Пасвик (Рускебухта) в 1991–1995 гг. Это связано, скорее всего, с отсутствием подходящих условий для нереста ряпушки в озере, и пополнение ее численности происходит за счет миграции рыб из р. Пасвик. Доминантным в пелагиали оз. Куэтсьярви остается среднетычинковый сиг (54%; по данным уловов 2015 г.), на долю ряпушки здесь приходится 29%, остальные 17% принадлежат окуню.

Несмотря на то что на протяжении последних 30 лет оз. Куэтсьярви является одним из наиболее загрязненных водоемов в Мурманской области, сиг здесь сохраняет высокую численность и сложную популяционную структуру, характерную для системы Инари-Пасвик в целом [52, 57–61, 69–71, 75]: образует малотычинковую и среднетычинковую формы, которые в свою очередь образуют субгруппировки, различающиеся темпами роста («мелкие» и «крупные») [12]. С учетом также и вышеописанных изменений в со-



**Рис. 9.** Частотное распределение сига, ряпушки, щуки и окуня по длине (АС), мм (а, б, в), и массе, г (г, д, е), в оз. Куэтсьярви, 1990–2015 гг.

## Средние размерно-весовые характеристики выборок рыб в оз. Куэтсьярви, 1990–2015 гг.

Вид	Длина (АС), мм	Масса, г
<b>1990–1998 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$\frac{195 \pm 3,7}{88-465 (318)}$	$\frac{117 \pm 9,8}{4-1300 (318)}$
Сиг, среднетычинковый	$\frac{139 \pm 3,3}{85-300 (211)}$	$\frac{34 \pm 3,4}{4-278 (211)}$
Ряпушка	–	–
Щука	$\frac{384 \pm 7,1}{255-540 (81)}$	$\frac{487 \pm 26,9}{110-1205 (81)}$
Окунь	–	$\frac{98 \pm 9,2}{6-385 (90)}$
<b>2004–2008 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$\frac{160 \pm 1,8}{83-265 (421)}$	$\frac{49 \pm 1,8}{6-254 (421)}$
Сиг, среднетычинковый	$\frac{134 \pm 2,4}{75-293 (359)}$	$\frac{33 \pm 2,1}{2-340 (359)}$
Ряпушка	$\frac{110 \pm 1,6}{100-130 (38)}$	$\frac{11 \pm 0,5}{6-19 (38)}$
Щука	$\frac{326 \pm 18,3}{255-499 (13)}$	$\frac{373 \pm 71,5}{164-1079 (13)}$
Окунь	$\frac{186 \pm 4,2}{110-295 (129)}$	$\frac{122 \pm 10,7}{17-604 (129)}$
<b>2012–2015 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$\frac{185 \pm 3,6}{77-407 (233)}$	$\frac{94 \pm 8,2}{4-981 (233)}$
Сиг, среднетычинковый	$\frac{160 \pm 2,58}{75-312 (416)}$	$\frac{58 \pm 3,0}{4-365 (416)}$
Ряпушка	$\frac{104 \pm 1,1}{87-141 (62)}$	$\frac{9 \pm 0,4}{5-24 (62)}$
Щука	$\frac{408 \pm 15,7}{260-547 (21)}$	$\frac{637 \pm 78,5}{150-1385 (21)}$
Окунь	$\frac{155 \pm 4,9}{45-290 (91)}$	$\frac{77 \pm 10,7}{1-792 (91)}$

**Примечание.** Здесь и в табл. 6: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя, в скобках – число рыб, экз.

отношении внутривидовых группировок сига в различные периоды исследования в оз. Куэтсьярви, возможно, что на данном этапе допустимо говорить и о единой полиморфной популяции сига, включающей несходные особи, скрещивание между которыми высоко вероятно, и о группе репродуктивно изолированных популяций [20]. В настоящее время довольно сложно судить, является ли антропогенное загрязнение Куэтсьярви причиной наблюдаемой внутривидовой изменчивости сига и их биологических характеристик в озере, или это результат естественного

процесса. Для понимания данного вопроса требуется дальнейший мониторинг сига озера, а также проведение генетических исследований рыб.

В целом медленнорастущие малотычинковые и среднетычинковые сига оз. Куэтсьярви созревают при наименьших для данного вида длине и массе (см. выше), что считается одной из форм адаптации сига к экстремальным условиям озера [14].

По данным уловов 2015 г., окунь в оз. Куэтсьярви одинаково заселяет как пелагическую (50%), так и профундальную (50%) экологические зоны водоема.

Табл. 6

**Средние размерно-весовые характеристики выборок половозрелых рыб в оз. Куэтсьярви, 1990–2015 гг.**

Вид	Длина (АС), мм	Масса, г
<b>1990–1998 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$206 \pm 7,7$ 90–465 (42)	$175 \pm 22,2$ 4–1300 (42)
Сиг, среднетычинковый	$146 \pm 5,2$ 93–280 (36)	$46 \pm 5,9$ 5–261 (36)
Ряпушка	–	–
Щука	$427 \pm 15,6$ 310–540 (18)	$620 \pm 63,1$ 207–1205 (18)
Окунь	–	–
<b>2004–2008 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$161 \pm 2,1$ 87–260 (228)	$48 \pm 2,2$ 6–210 (228)
Сиг, среднетычинковый	$133 \pm 3,1$ 87–293 (218)	$35 \pm 2,9$ 4–340 (218)
Ряпушка	$109 \pm 1,7$ 100–130 (34)	$11 \pm 0,5$ 6–19 (34)
Щука	499 (1)	890 (1)
Окунь	$252 \pm 5,2$ 128–295 (33)	$296 \pm 17,9$ 28–604 (33)
<b>2012–2015 гг.</b>		
Сиг, малотычинковый	$188 \pm 2,62$ 116–407 (89)	$95 \pm 13,33$ 14–843 (89)
Сиг, среднетычинковый	$160 \pm 5,0$ 80–312 (144)	$64 \pm 6,53$ 4–365 (144)
Ряпушка	$104 \pm 1,0$ 96–123 (37)	$9 \pm 0,5$ 6–19 (37)
Щука	$449 \pm 24,3$ 400–516 (4)	$788 \pm 158,5$ 471–1220 (4)
Окунь	$169 \pm 7,8$ 119–290 (28)	$87 \pm 17,2$ 23–440 (28)

У окуня здесь также наблюдается формирование двух экологических форм, различающихся темпами роста скорее внутри одной популяции. Ввиду изменений в соотношении экологических форм окуня по размерам в различные периоды исследования вероятен переход одной формы окуня в другую в течение онтогенеза [8]. Рост крайних максимальных значений веса окуня, возможно, связан с переходом на хищничество.

### Заключение

Поверхностные воды занимают важнейшее место среди природных ресурсов Арктики. Их ресурсный потенциал определяется не только количественными показателями, но и качественными, включающими биологические показатели качества вод и структурно-функциональные показатели сообществ гидробионтов. Концепция использования биоиндикаторов и биомаркеров для оценки экологических рисков занимает особое место, поскольку они непосредственно отражают ответы биологических систем различного уровня на воздействия биодоступных форм химических соединений, присутствующих в окружающей среде, интегрируют эффекты многокомпонентных воздействий, их пространственную и временную динамику [14, 68]. В последнее время все больше внимания уделяется эволюционным аспектам («эволюционная экотоксикология»), учитывающим возможность локальной адаптации биологических систем к длительному воздействию стрессовых факторов среды [41, 42, 68, 72]. При этом большинство работ посвящено исследованиям функциональных ответов на организменном или суборганизменном уровнях (молекулярный, биохимический, клеточный, физиологический, поведенческий) на воздействие одного или нескольких загрязнителей. Значительно меньше исследованы ответы природных популяций и/или сообществ в целом на продолжительные техногенные воздействия, поскольку такие исследования требуют длительных наблюдений, а их результаты более сложны в интерпретации вследствие меньшей специфичности и большей «инерционности» этих показателей [14].

Долговременные комплексные исследования экосистемы оз. Куэтсьярви позволили выявить ответные реакции ее компонентов на глобальные и региональные изменения окружающей среды и климата в целом, результирующие в усилении токсификации вод и их эвтрофирования, сокращении численности стенобионтных видов на фоне возрастания численности эврибионтных и инвазивных видов. Проводимые в последние десятилетия комбинатом «Печенганикель» природоохранные мероприятия привели к снижению кислотной нагрузки на окружающую среду, однако нагрузка тяжелых металлов увеличилась. Увеличение содержания биогенных элементов в сочетании с выраженными тенденциями изменения климата [74]

усиливают процессы эвтрофирования. Современные сообщества оз. Куэтсьярви представляют собой результат воздействия комплекса факторов многолетних изменений абиотической среды и биотических взаимоотношений. Загрязнение оз. Куэтсьярви тяжелыми металлами, датируемое с 30-х годов прошлого века, привело к формированию сообщества, устойчивого к данному виду воздействия и поддерживающего высокую численность толерантных и адаптированных организмов. Выявленные тенденции свидетельствуют о радикальных перестройках структурно-функциональной организации экосистемы. Адаптации сообществ к динамике антропогенного воздействия, обуславливающей изменения условий существования организмов, выражаются в изменениях видового состава, количественных показателей, соотношения отдельных таксономических групп, структуры популяций.

В отличие от организменного уровня, ответные реакции на среднесрочные изменения окружающей среды популяций и сообществ более инерционны и менее специфичны. Эта же тенденция наблюдается и с повышением трофического уровня биологических систем. Установленные основные направления изменений структуры рыбной части сообщества оз. Куэтсьярви схожи с изменениями, наблюдаемыми в крупных водоемах Арктической зоны РФ в изменяющихся условиях окружающей среды (изменения климата и гидрологического режима, эвтрофикация, загрязнение), проявляющиеся в снижении роли длинноциклового стенобионтного осенненерестующего лососевого и сиговых видов рыб и в увеличении численности эврибионтных весенненерестующих видов с малой промысловой ценностью. Но темпы этих структурных изменений значительно ниже, чем в планктонных сообществах. Несмотря на специфические природные условия и антропогенное загрязнение озера, формирование симпатрических форм, различающихся экологическими нишами, морфологией, стратегиями жизненного цикла, включая переход на короткоцикловую стратегию выживания, позволяет сигу оставаться доминирующим видом и поддерживать высокую численность популяции.

Работа выполнена в рамках темы НИР № 0226-2019-0045 и частично поддержана из средств гранта РФФИ 18-05-60125 Арктика и РНФ № 19-77-10007. Интерпретация результатов по гидрологическим показателям выполнена из средств темы НИР № 0226-2019-0045; интерпретация результатов по гидрохимическим показателям и донным отложениям выполнена из средств гранта РНФ № 19-77-10007; интерпретация результатов по гидробиологическим и ихтиологическим показателям – из средств гранта РФФИ 18-05-60125 Арктика.



## Литература

## Список русскоязычной литературы

1. Балущкина ЕВ, Винберг ГГ. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука; 1979.
2. Барина СС, Медведева ЛА, Анисимова ОВ. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio; 2006.
3. Гончарова ТО, Иванова АЛ, Каплин ВТ, Борисова АШ, Норина АМ, Титкова ЕН, Сорокина ЕФ. Характеристика загрязнения некоторых водных объектов Мурманской области стоками рудообогатительных комбинатов. Гидрохим матер. 1973;(2):120-38.
4. ГОСТ 17.1.3.07-82. Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков. В кн.: Контроль качества воды: Сборник ГОСТов. М.: Стандартинформ; 2010.
5. Даувальтер ВА. Химический состав донных отложений субарктического озера под влиянием горной металлургии. Известия АН Сер Географ. 2002;(4):65-73.
6. Даувальтер ВА. Геоэкология донных отложений озер. Мурманск: Изд-во Мурманского государственного технического университета; 2012.
7. Даувальтер ВА, Кашулин НА. Оценка экологического состояния Арктической пресноводной системы по результатам исследований содержания тяжелых металлов в донных отложениях. Геохимия. 2018;(8):805-19.
8. Дгебуадзе ЮЮ. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука; 2001.
9. Денисов ДБ. Экологические особенности водорослевых сообществ разнотипных субарктических водоемов. Вестник Кольского научного центра РАН. 2010;(1):48-55.
10. Денисов ДБ, Кашулин НА. Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра). Труды КНЦ РАН: Прикладная экология Севера. 2013;3(16):70-96.
11. Зубова ЕМ. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь: ПГНИУ; 2015.
12. Зубова ЕМ, Кашулин НА, Терентьев ПМ. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтсъярви (система р. Пасвик, Мурманская область). Принципы экологии. 2019;(2):3-20.
13. Кашулин НА. Рыбы малых озер Северной Феноскандии в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН; 2004.
14. Кашулин НА, Лукин АА, Амундсен ПА. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН; 1999.
15. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Кашулина ТГ, Сандимиров СС, Раткин НЕ, Кудрявцева ЛП, Королева ИМ, Вандыш ОИ, Мокротоварова ОИ. Антропогенные изменения лотических экосистем Мурманской области. Ч. 1: Ковдорский район. Апатиты: КНЦ РАН; 2005.
16. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Сандимиров СС, Раткин НЕ, Терентьев ПМ, Королева ИМ, Вандыш ОИ, Кудрявцева ЛП. Антропогенные изменения лотических экосистем Мурманской области. Ч. 2: Озерно-речная система реки Чуна в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты. КНЦ РАН; 2007.
17. Кашулин НА, Сандимиров СС, Даувальтер ВА, Терентьев ПМ, Денисов ДБ. Экологический каталог озер Мурманской области. Северо-западная часть Мурманской области и приграничной территории сопредельных стран. Ч. II. Апатиты: КНЦ РАН; 2009.
18. Китаев СП. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука; 1984.
19. Лукин АА, Кашулин НА. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии. Апатиты: КНЦ РАН; 1991.
20. Мина МВ. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука; 1986.
21. Минеева НМ. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука; 2004.
22. Моисеенко ТИ, Родюшкин ИВ, Даувальтер ВА, Кудрявцева ЛП. Формирование качества вод и донных отложений в условиях антропогенных нагрузок на водоемы арктического бассейна (на примере Кольского Севера). Апатиты: КНЦ РАН; 1996.
23. Моисеенко ТИ. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: КНЦ РАН; 1997.
24. Моисеенко ТИ, Даувальтер ВА, Лукин АА, Кудрявцева ЛП, Ильяшук БП, Ильяшук ЕА, Сандимиров СС, Каган ЛЯ, Вандыш ОИ, Шаров АН, Шарова ЮН, Королева ИМ. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука; 2002.

25. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. (Ред. Алексеева ВР, Цалолихина СЯ). М.; КМК; 2016.
  26. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. (Ред. Алексеева ВР, Цалолихина СЯ). М.; КМК; 2016.
  27. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые. (Ред. Цалолихин СЯ). СПб.: Наука; 2000.
  28. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. (Ред. Цалолихин СЯ). СПб.: Наука; 2001.
  29. Решетников ЮС. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука; 1980.
  30. Решетников ЮС, Богданов ВД. Особенности воспроизводства сиговых рыб. *Вопр ихтиол.* 2011;51(4):502-25.
  31. Родюшкин ИВ. Основные закономерности распределения металлов в поверхностных водах Кольского Севера. Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. СПб.: Институт озерадения РАН; 1995.
  32. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. (Ред. Абакумов ВА). СПб.: Гидрометеоздат; 1992.
  33. Сидоров ГП, Решетников ЮС. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: КМК; 2014.
  34. Сладечек В. Общая биологическая схема качества воды. Санитарная и техническая гидробиология. М.: Наука; 1967.
  35. Шаров АН. Структура фитопланктона водоемов Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Апатиты: КНЦ РАН; 2000.
  36. Шаров АН. Фитопланктон водоемов Кольского полуострова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2004.
  37. Яковлев ВА, Нест Т, Лангеланд А. Состояние фауны водных беспозвоночных организмов в приграничных районах СССР и Норвегии. Апатиты: Изд-во Академии наук СССР; 1991.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Balushkina YeV, Vinberg GG. Zavisimost' Mezhdudlinoy i Massoy Tela Planktonnykh Rakoobraznykh. Eksperimentalnye i Polevye Issledovaniya Biologicheskoy Produktivnosti Ozer. [The relationship between the length and body weight of planktonic crustaceans. Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity]. Leningrad: Nauka; 1979. (In Russ.)
  2. Barinova SS, Medvedeva LA, Anisimova OV. Bioraznoobrazniye Vodorosley-Indikatorotov Okruzhayushey Sredy. [Biodiversity of Environmental Indicator Algae]. Tel Aviv: Pilies Studio, 2006. (In Russ.)
  3. Goncharova TO, Ivanova AL, Kaplin VT, Borisova AS, Norina AM, Titova YeN, Sorokina EF. [Characterization of pollution of some water bodies in the Murmansk region by the effluents of ore processing plants]. *Gidrokhimicheskiye Materialy* 1973;(2):120-38. (In Russ.)
  4. Anonimous. [State Standard 17.1.3.07-82. Protection of the Environment. Hydrosphere. The rules control of water quality of water bodies]. In: *Kontrol' Kachestva Vody Sbornik GOSTov*. Moscow: Standartinform; 2010.
  5. Dauvalter VA. [The chemical composition of bottom sediments of the subarctic lake under the influence of mining metallurgy]. *Izvestiya AN Ser Geogr.* 2002;(4):65-73. (In Russ.)
  6. Dauvalter VA. *Geoekologiya Donnykh Otlozheniy Ozer*. [Geoecology of Lake Sediments]. Murmansk: MGTU; 2012.
  7. Dauvalter VA, Kashulin ON. [Assessment of the ecological state of the Arctic freshwater system based on studies of heavy metals in bottom sediments]. *Geochem Int.* 2018;56(8):842–856.8. Dgebuadze YuYu. *Ekologichaskiye Zakonomernosti Izmenchivosti Rosta Ryb*. [Ecological Patterns of Fish Growth Variability]. Moscow: Nauka; 2001.
  9. Denisov DB. [Ecological features of algae communities in polytypic subarctic water objects]. *Vestnik Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*, 2010;(1):48-55. (In Russ.)
  10. Denisov DB, Kashulin NA. [Phytoplankton communities under Kola Nuclear Power Plant impact (Imandra Lake)]. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN Priknadnaya Ekologiya Severa*. 2013;3(16):70-96. (In Russ.)
  11. Zubova YeM. *Lineynyi Rost Yevropeyskogo Siga Coregonus lavaretus (L.) v Antropogенно-Modifitsirovannykh Vodoyomakh Yevropeyskoy Subarktiki (na Primere Musmanskoy Oblasti)*. [Linear Growth of European Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Anthropogenically Modified Reservoirs of the European Subarctic (Case Study of the Murmansk Region)]. Candidate of Science Theses. Perm, 2015.
  12. Zubova YeM, Kashulin NA, Terentyev PM. [Biotic sympatry of whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Kuetsjarvi lake (Pasvik river system, Murmansk region)]. *Printsypy Ekologii*, 2019;(2):3-20. (In Russ.)

13. Kashulin NA. Ryby Malykh Ozer Severnoy Fenoscandii v Usloviyakh Aerotekhnogenogo Zagriazneniya. [Fishes of Small Lakes of Northern Fenoscandia under Conditions of Aerotechnogenic Pollution]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2004. (In Russ.)
14. Kashulin NA, Lukin AA, Amundsen P-A. Ryby Presnovodnykh Vod Subarktiki Kak Bioindikatory Tekhnogenogo Zagriazneniya. [Subarctic Freshwater Fishes as Bioindicators of Technogenic Pollution]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 1999. (In Russ.)
15. Kashulin NA, Dauvalter VA, Kashulina TG, Sandimirov SS, Ratkin NE, Kudryavtseva LP, Koroleva IM, Vandysh OI, Mokrotovarova OI. Antropogennye Izmeneniya Loticheskikh Ekosistem Murmanskoy Oblasti Ch. 1: Rovdorskiy Rayon. [Anthropogenic Changes of Lothic Ecosystems in Murmansk Region. Vol. 1: Kovdor Area]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2005. (In Russ.)
16. Kashulin NA, Dauvalter VA, Sandimirov SS, Ratkin NE, Terentev PM, Koroleva IM, Vandysh OI, Kudryavtseva LP. Antropogennye Izmeneniya Loticheskikh Ekosistem Murmanskoy Oblasti Ch. 2: Ozerno-Rechnaya Sistema Reki Chuni v Usloviyakh Aerotekhnogenogo Zagriazneniya. [Anthropogenic Changes of Lothic Ecosystems in Murmansk Region. Vol. 2: Chuna Lake-River System Under Air-Born Anthropogenic Pollutant Load]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2007. (In Russ.)
17. Kashulin NA, Sandimirov SS, Dauvalter VA, Terentyev PM, Denisov DB. Ekologicheskiy Katalog Ozer Murmanskoy Oblasti. Severo-Zapadnaya Chast Murmanskoy Oblasti i Prigranichnoy Territorii Sopredelnykh Stran. Ch. II. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2009. (In Russ.)
18. Kitayev SP. Ekologicheskiye Osnovy Bioproduktivnosti Ozer Raznykh Prirodnykh Zon. [Ecological Basis of Bioproductivity of Lakes of Different Natural Zones]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)
19. Lukin AA, Kashulin NA. Sostoyaniye Ikhtiofauny Vodoyomov v Prigranichnoy Zone SSSR i Norvegii. [Status of Ichthyofauna of Water Bodies in the Border Zone of the USSR and Norway]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2001. (In Russ.)
20. Mina MV. Mikroevoliutsiya Ryb: Evoliutsionnyye Aspekty Feneticheskogo Raznoobraziya. [Fish Microevolution: The Evolutionary Aspects of Phenetic Diversity]. Moscow: Nauka; 1986.
21. Mineyeva NM. Fotopigmenty v Vode Volzhskikh Vodokhranilisch. [Photopigments in Water of Volga Reservoirs]. Moscow: Nauka; 2004. (In Russ.)
22. Moiseenko TI, Rodiushkin IV, Dauvalter VA, Kudryavtseva LP. Formirovaniye Kachestva Vod i Donnykh Otlozheniy v Usloviyakh Antropogennykh Nagruzok na Vodoyemy Arkticheskogo Basseyna (na Primere Kolskogo Severa). Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 1996. (In Russ.)
23. Moiseenko TI. Teoreticheskiye Osnovy Normirovaniya Antropogennykh Nagruzok na Vodoyomy Subarktiki. [Theoretical Basis for Norming of Anthropogenic Loads on Water Bodies of the Subarctic]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 1997. (In Russ.)
24. Moiseenko TI, Dauvalter VA, Lukin AA, Kudryavtseva LP, Ilyashuk BP, Ilyashuk EA, Sandimirov SS, Kagan LA, Vandysh OI, Sharov AN, Sharova UN, Koroleva IM. Antropogennye Modifikatsii Ekosistemy Ozera Imandra. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)
25. Opredelitel Zooplanktona i Zoobentosa Presnykh Vod Yevropeyskoy Rossii. T. 1. Zooplankton. [Key to Zooplankton and Zoobenthos of Fresh Waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton]. Ed. By Alekseyev VR, Tsalolikhin SYa. Moscow: KMK; 2016. (In Russ.)
26. Opredelitel Zooplanktona i Zoobentosa Presnykh Vod Yevropeyskoy Rossii. T. 2. Zoobentos. [Key to Zooplankton and Zoobenthos of Fresh Waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos]. Ed. by Alekseyev VR, Tsalolikhin SYa. Moscow: KMK; 2016. (In Russ.)
27. Opredelitel Presnovodnykh Bespozvonochnykh Rossii i Sopredelnykh Territoriy. T. 4. Dvukrylye Nasekomye. [Key to Freshwater Invertebrates of Russia and Adjacent Territories. Vol. 4. Diptera Insects]. Ed. by Tsalolikhin SYa. Saint Petersburg: Nauka; 2000. (In Russ.)
28. Opredelitel Presnovodnykh Bespozvonochnykh Rossii i Sopredelnykh Territoriy. T. 5. Vysshiye Nasekomye. [Key to Freshwater Invertebrates in Russia and Adjacent Territories. V. 5. Higher Insects]. Ed. by Tsalolikhin SYa. Saint Petersburg: Nauka; 2001. (In Russ.)
29. Reshetnikov YuS. Ekologiya i Sistematika Sigovykh Ryb. [Ecology and Systematics of Whitefishes]. Moscow: 1980. (In Russ.)
30. Reshetnikov YuS, Bogdanov VD. [Features of reproduction of whitefishes]. Ikhtiologiya. 2011;51(4):502-25. (In Russ.)
31. Rodiushkin IV. Osnovnye Zakonomernosti Raspre-deleniya Metallov v Poverkhnostnykh Vodakh Kolskogo Severa. [The Main Laws of the Distribution of Metals in the Surface Waters of Kola North] (dissertation). Saint Petersburg; 1995. (In Russ.)



32. Rukovodstvo po Metodam Gidrobiologicheskogo Analiza Poverkhnostnykh Vod i Donnykh Otlozheniy. [Guidelines on Methods of Hydrobiological Analysis of Surface Water and Bottom Sediments]. Ed. By Abakumov VA. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat; 1992. (In Russ.)
33. Sidorov GP, Reshetnikov YuS. Lososeobraznye Ryby Vodoyomov Yevropeyskogo Severo-Vostoka. [Salmon Fishes of the European Northeast]. Moscow: KMK; 2014. (In Russ.)
34. Sladечek V. Obschaya Biologicheskaya Skhema Kachestva Vody. Sanitarnaya i Tekhnicheskaya Gidrobiologiya. [General Biological Scheme of Water Quality. Sanitary and Technical Hydrobiology]. Moscow: Nauka; 1967. (In Russ.)
35. Sharov AN. Struktura Fitoplanktona Vodoyomov Kraynego Severa v Usloviyakh Tekhnogennogo Zagriazneniya. [The Structure of Phytoplankton in the Reservoirs of the Far North Under Conditions of Technogenic Pollution (dissertation)]. Apatity: Izdatelstvo Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN; 2000. (In Russ.)
36. Sharov AN. Fitoplankton Vodoyomov Kolskogo Poluoostrova. [Phytoplankton of Kola Peninsula]. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyi Tseentr RAN; 2004. (In Russ.)
37. Yakovlev VA, Nyost T, Langeland A. Sostoyaniye Fauny Vodnykh Bespozvonochnykh Organizmov v Prigranichnykh Rayonakh SSSR i Norbegii. [The State of Aquatic Invertebrates Fauna in the Border Regions of the USSR and Norway]. Apatity: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1991. (In Russ.)
38. Amundsen PA, Staldivik F, Lukin A, Kashulin N, Reshetnikov YuS, Popova O. Ecology and Heavy Metal Contaminations in the Fish Communities of the Pasvik River System. Tromsø: University of Norway; 1993.
39. Amundsen PA, Staldivik FJ, Lukin AA, Kashulin NA, Popova OA, Reshetnikov YuS. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia. *Sci Tot Environ.* 1997;201(3):211-24.
40. Amundsen PA, Staldivik FJ, Reshetnikov YuS, Kashulin NA, Lukin AA, Bøhn. T, Sandlund OT and Popova OA. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse. *Biol Conserv.* 1999;88:405-13.
41. Bickham JW. The four cornerstones of evolutionary toxicology. *Ecotoxicology*, 2011;20(3):497-502.
42. Coutellec MA, Barata C. An introduction to evolutionary processes in ecotoxicology. *Ecotoxicology*, 2011;20(3):493-6.
43. Dauvalter V. Concentrations of heavy metals in superficial lake sediments of Pechenga district, Murmansk region, Russia. *Vatten.* 1992;48(2):141-5.
44. Dauvalter V. Heavy metals in lake sediments of the Kola Peninsula, Russia. *Sci Tot Environ.* 1994;158:51-61.
45. Dauvalter V. Heavy metal concentrations in lake sediments as an index of freshwater ecosystem pollution. In: *Disturbance and Recovery in Arctic Lands: An Ecological Perspective.* Ed. by Crawford RMM. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; 1997. P. 333-51.
46. Dauvalter V. Impact of mining and refining on the distribution and accumulation of nickel and other heavy metals in sediments of subarctic lake Kuetsjärvi, Murmansk region, Russia. *J Environ Monit.* 2003;5(2):210-5.
47. Dauvalter V, Kashulin N, Sandimirov S, Terentjev P, Denisov D, Amundsen P-A. Chemical composition of lake sediments along a pollution gradient in a Subarctic watercourse. *J Environ Sci Health Part A.* 2011;46(9):1020-33.
48. Dauvalter V, Rognerud S. Heavy metals pollution in sediment of the Pasvik River drainage. *Chemosphere.* 2001;42(1):9-18.
49. Determination of Photosynthetic Pigments in Sea Water: Monograph Rep SCOP-UNESCO Working Group 17. Paris, UNESCO, 1966. P. 9-18.
50. Gregurek D, Melcher F, Pavlov VA, Reimann C, Stumpf EF. Mineralogy and mineral chemistry of snow filter residues in the vicinity of the nickel-copper processing industry, Kola Peninsula, NW Russia. *Miner Petrol* 1999;65:87-111.
51. Guiry MD, Guiry GM. *AlgaeBase.* World-Wide Electronic Publication. National University of Ireland. Galway, 2019. URL: <http://www.algaebase.org>.
52. Harrod C, Mallela L, Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation. *J Animal Ecol.* 2010;79:1057-68.
53. Håkanson L. An ecological risk index for aquatic pollution control – a sedimentological approach. *Water Res.* 1980;14:975-1001.
54. Intercomparison–2016. 1630: pH, Conductivity, Alkalinity, NO<sub>3</sub>-N, Cl, SO<sub>4</sub>, Ca, Mg, Na, K, TOC, Al, Fe, Mn, Cd, Pb, Cu, Ni and Zn. ICP Waters report 129/2016. Oslo: Norwegian Institute for Water Research, Report No. 7081; 2016.
55. Kashulin NA, Ratkin NE, Dauvalter VA, Lukin AA. Impact of airborne pollution on the drainage area of subarctic. *Chemosphere*, 2001;42:51-9.
56. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI, Terentjev PM, Kashulin AN. Selected aspects of the current state of freshwater resources in the Murmansk Region, Russia. *J Environ Sci Health Part A.* 2017;52(9):921-9.
57. Kahilainen K, Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake. *J. Fish Biol.* 2006;68:63-79.

58. Kahilainen K, Malinen T, Tuomaala A, Lehtonen H. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake. *J Fish Biol.* 2004;64:418-34.
59. Kahilainen K, Malinen T, Tuomaala A, Alajaervi E, Tolonen A, Lehtonen H. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes. *Biol J Linn Soc*, 2007;92(3):561-72.
60. Kahilainen K, Malinen T, Lentonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake. *Ecol Freshwater Fish*, 2009;18:481-90.
61. Kahilainen K, Patterson W, Sonninen E, Harrod C, Kiljunen M. Adaptive radiation along a thermal gradient: Preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs. *PLoS One*. 2014; DOI: 10.1371/journal.pone.0112085.
62. Lukin AA, Dauvalter VA, Kashulin NA, Yakovlev VA, Sharov AN, Vandysh OI. Assessment of copper-nickel industry impact on a subarctic lake ecosystem. *Sci Tot Environ*. 2003;306:73-83.
63. Merritt RW, Cummins KW. *An Introduction the Aquatic Insects of North America*. Second Edition; 1984.
64. Moiseenko T, Mjeled M, Branchurd T, Brettum P, Dauvalter V, Kagan L, Kashulin N, Kudriavtseva L, Lukin A, Sandimirov S, Traaen TS, Vandysh O, Yakovlev V. Pasvik River Watercourse, Barents region: Pollution Impacts and Ecological Responses Investigation in 1993. Institute of North Industrial Ecology Problems (Russia), Norwegian Institute for Water Research (Norway). NIVA-report OR-3118; 1994.
65. Nøst T, Kashulin N, Schartau AKL, Lukin A, Berger HM, Sharov A. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. III. Monitoring lakes 1990-96. NINA Fagrapport, 1997;29:1-37.
66. Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers. *Arch Hydrobiol Ergebn Limnol*. 1977;71-8.
67. Pantle R, Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gas- und Wasserbach*. 1955;96(18):604.
68. Pauwels M, Frérot H, Souleman D, Vandenbulcke F. Using biomarkers in an evolutionary context: lessons from the analysis of biological responses of oligochaete annelids to metal exposure. *Environ Pollut/* 2013;179:343-50.
69. Præbel K, Knudsen R, Siwertsson A, Karhunen M, Kahilainen K, Ovaskainen O, Østbye K, Peruzzi S, Fevolden SE and Amundsen PA. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats. *Ecol Evolut Res*. 2013;3(15):4970-86.
70. Siwertsson A, Knudsen R, Amundsen PA. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations. *Adv Limnol*, 2008;63:229-40.
71. Siwertsson A, Knudsen R, Kahilainen K, Præbel K, Primicerio R, Amundsen PA. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish. *Evol Ecol Res*. 2010;12:929-47.
72. Shugart LR, Theodorakis CW, Bickham JW. *Evolutionary toxicology*. In: *Molecular Approaches in Natural Resource Conservation and Management*. New York: Cambridge University Press; 2010. P. 320-36.
73. *Standard Method for Examination of Water and Wastewater*, 20<sup>th</sup> Edition. Ed. by Clescerl LS, Greenberg AE, Eaton AD. American Public Health Association; 1999.
74. Ylikörkkö J, Christensen GN, Kashulin N, Denisov D, Andersen HJ, Jelkänen E. *Environmental Challenges in the Joint Border Area*. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Juvenes Print, 2015.
75. Østbye K, Naesje TF, Bernatchez L, Himberg M, Hindar K. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Femud, Norway. *J Evol Biol*. 2005;18:683-2.