

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Сибирский федеральный университет»  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
«Институт вычислительного моделирования  
Сибирского отделения Российской академии наук»

На правах рукописи



ПОНОМАРЕВА Юлия Андреевна

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА  
ПОТАМОФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ЕНИСЕЙ  
В НИЖНЕМ БЬЕФЕ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС

03.02.10 – гидробиология  
диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научные руководители:  
доктор биологических наук  
Щур Людмила Александровна

доктор биологических наук, доцент  
Иванова Елена Анатольевна

Красноярск – 2014

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ: ПОТАМОФИТОПЛАНКТОН В ЭКОСИСТЕМЕ РЕКИ .....	8
1.1. Условия развития и роль потамофитопланктона в реках с быстрым течением.....	8
1.2. Факторы, определяющие развитие фитопланктона .....	11
1.3. Водоросли – индикаторы при оценке качества вод .....	16
1.4. История изучения альгофлоры бассейна реки Енисей .....	20
Глава 2. МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ.....	24
2.1. Материал и методы исследований .....	24
2.2. Природные условия района исследования .....	32
2.2.1. Физико-географическая характеристика р. Енисей .....	32
2.2.2. Гидрохимические показатели.....	40
Глава 3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ, МЕЖГОДОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОТАМОФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ЕНИСЕЙ В НИЖНЕМ БЬЕФЕ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС .....	61
3.1. Эколого-флористическая характеристика потамофитопланктона и биология доминирующих видов .....	61
3.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы потамофитопланктона .....	92
3.3. Гидрохимический режим реки как фактор влияния на формирование потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС.....	105
3.4. Физиологическое состояние потамофитопланктона.....	109
3.5. Размерная структура потамофитопланктона на примере доминирующих видов в р. Енисей в 2008-2011 гг.....	113
3.6. Трофическое состояние и оценка качества воды р. Енисей в нижнем..... бьефе Красноярской ГЭС по сообществам потамофитопланктона.....	120
ВЫВОДЫ.....	125
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....	127
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	148

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Исследование состояния водных экосистем в настоящее время является одной из важнейших проблем современности. Поскольку от изучения экологических основ использования, от анализа и прогноза изменений в биоте, от охраны водных объектов, а так же от объективного контроля за состоянием экосистемы и качеством воды зависит устойчивое развитие и экономический рост России (Указ Президента РФ ..., 1996).

Реконструкция гидростроительством и интенсивное комплексное использование крупнейшей водной артерии Сибири реки Енисей привели к необходимости планирования мероприятий по рациональной эксплуатации и сохранению экологического равновесия реки, а также к разработке подходов и критериев оценки её состояния. Для достижения этого в первую очередь необходимо определять реакцию биоты водных экосистем на влияние разнообразных факторов окружающей среды, в том числе и потамофитопланктона, как основного компонента гидроэкосистемы.

Потамофитопланктон (сообщество фитопланктона в реках с быстрым течением), преобразующий в процессе фотосинтеза неорганические вещества в высокоэнергетические соединения, составляет одну из групп автотрофных организмов реки, продукты фотосинтеза, которой быстро вовлекаются в трофические цепи и круговорот вещества и энергии. Именно развитие потамофитопланктона в конечном итоге определяет биологическую продуктивность и качество воды водотока, являясь важным звеном процесса самоочищения водоема (Саут, Уиттик, 1990; Бульон, 1994).

Одним из приоритетных направлений в настоящее время остается оценка структуры потамофитопланктона, которая отражает не только особенности естественно-исторического развития и генофонд определенного района, но и позволяет установить специфику влияния основных абиотических факторов на водоросли и проследить последовательность отдельных стадий эволюции гидроэкосистем (Трифенова, 1990). Особенно это важно

при изучении фитопланктона рек, где происходят сложные процессы перемешивания, седиментации взвесей, физико-химической и биологической сорбции токсикантов и множеств других ещё мало изученных процессов (Брагинский, 2005). Ведь принято считать, что в условиях высоких скоростей течения, фитопланктон развивается слабо или не развивается вовсе, и представляет собой смесь видов фитоперифитона и аллохтонных водорослей, в том числе и видов фитопланктона водохранилища, сбрасываемых из верхнего бьефа ГЭС.

Перекрытие р. Енисей плотинами ГЭС глубоко нарушило естественный ход гидробиологических процессов и определило формирование структурно-функциональных характеристик биоты вновь созданного водного объекта (Чайковская, 1975 а). Познание закономерностей трансформации видовой структуры потамофитопланктона в процессе экзогенной сукцессии, происходящей при зарегулировании стока реки и образовании водохранилищ, в настоящее время может способствовать дальнейшему развитию представлений об изменении водных сообществ (Охупкин, 1995). Систематический гидробиологический учет характеристик потамофитопланктона в совокупности с гидрохимическими и гидрофизическими показателями дают возможность устанавливать степень загрязнения водоисточника и управлять режимом работы сооружений водоподготовки (Курейшевич и др., 2003).

**Цель работы и задачи исследования.** Цель работы – изучение структурных характеристик потамофитопланктона и закономерности его временной динамики в р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (водозабор «Гремячий Лог»).

В соответствии с поставленной целью решались следующие задачи:

1. Получить и проанализировать современные данные по гидрохимии изучаемого участка р. Енисей;
2. Выявить современный таксономический состав и провести сравнительно-исторический и эколого-географический анализы водорослей планктона;

3. Изучить сезонную и межгодовую динамику структурных характеристик потамофитопланктона;

4. Определить закономерности изменения структурных характеристик потамофитопланктона в градиенте абиотических факторов;

5. Оценить качество воды и трофический статус изучаемого участка р. Енисей.

**Научная новизна.** Впервые в ходе круглогодичных суточных наблюдений изучены межгодовая и сезонная динамика численности и биомассы потамофитопланктона, выявлены доминирующие комплексы, факторы среды, определяющие структуру и динамику фитопланктона р. Енисей нижнего бьефа в районе, расположенном в 40 км от плотины Красноярской ГЭС. Показано, что изменение гидрологического режима крупной реки, обусловленное строительством Красноярской ГЭС, повлияло на видовой состав фитопланктона и смену доминирующих видов. Оценено качество воды исследуемого участка реки Енисей по индексу сапробности сообществ потамофитопланктона. Определен трофический статус изучаемого участка реки.

**Практическая значимость.** Полученные данные по структуре и плотности фитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в настоящее время используются в экологическом контроле за состоянием качества воды в районе водозабора; в регулировании и контроле ввода реагентов, применяемых при обработке воды на фильтровально-очистных сооружениях водозабора «Гремячий Лог» г. Красноярск. Результаты исследования могут быть использованы при проведении экологического мониторинга, прогнозировании возможных изменений в структуре альгоценозов р. Енисей.

На защиту выносятся следующие **основные положения**:

1. В историческом аспекте, от 70-х годов XX века к настоящему времени произошла перестройка флористического состава и экологических групп потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС: в снижении доли вклада в биомассу потамофитопланктона планктонными водорослями от 70-100 % до 49 %; от преобладания в доминирующем комплексе видов диатомо-

вых водорослей класса Pennatophyceae (*Cymbella ventricosa* Lutz., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Navicula radiosa* Kutz., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr.) к преобладанию видов из класса Centrophyceae (*Aulacoseira islandica* (O. Mull.) Sim. и *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm.); отдельные виды сохранили постоянство в комплексе доминантов (*Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr. – в ранневесеннем, *Asterionella formosa* Hass. и *Fragilaria crotonensis* Kitt. – в позднелетнем периодах).

2. Высокая скорость течения реки и низкие температуры воды обуславливают относительное постоянство структуры и динамики потамофитопланктона, а именно: основу его численности и биомассы составляют мелко-клеточные группы водорослей – нанофитопланктон (2-20 мкм) и микрофитопланктон (20-64 мкм); сезонная динамика ежегодно характеризуется одним летним пиком численности и биомассы.

3. Несмотря на известное отрицательное влияние высоких скоростей течения на планктон, в толще воды изучаемого участка р. Енисей живые водоросли преобладают над мертвыми, что свидетельствует о способности некоторых видов размножаться в речных условиях. Подтверждением этого является ежегодное увеличение доли живых водорослей в летний период (в июне).

**Апробация работы и публикации.** Основные положения и материалы диссертации доложены и обсуждены на VI Всесибирском конгрессе женщин-математиков (Красноярск, январь 2010 г.); V Всероссийской Конференции «Флора растительности Сибири и Дальнего Востока» (Красноярск, май 2011 г.), VII Международной конференции «Реки Сибири (и Дальнего Востока)» (Хабаровск, май 2012 г.); VIII конференции, посвященной Международному дню водных ресурсов (Красноярск, март 2013 г.), IX конференции, посвященной Международному дню водных ресурсов (Красноярск, март 2014 г.), а также на четырех конференциях студентов и молодых ученых (Новосибирск, 2010, 2011 гг., Омск, 2012 г., Борок, 2014 г.), XI съезде ГБО РАН (Красноярск, сентябрь 2014 г.).

Результаты работы представлены в 15-ти печатных работах, из которых 5 статей опубликованы в рецензируемых журналах, 10 материалов конференций и тезисов.

**Личный вклад.** Автор принимал непосредственное участие в планировании исследований, сборе и обработке проб потамофитопланктона, в обработке и анализе данных по химическому составу реки Енисей.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научным руководителям д.б.н. Л.А. Щур, способствующей формированию конкретных представлений в области экологии пресноводного фитопланктона и способов анализа полученных данных на начальном этапе работы, и д.б.н. Е.А. Ивановой за ценные советы по общим направлениям исследования; а также д.ф.-м.н. Н.Я. Шапареву, д.б.н. В.В. Заворуеву и к.б.н. А. В. Андриановой за поддержку и помощь при написании диссертации; начальнику Центра контроля качества воды О.В. Мироновой и начальнику технологической лаборатории фильтровально-очистных сооружений Центра контроля качества воды С.П. Лужбиной, которые поддержали и обеспечили практическую реализацию научной работы. Автор благодарен сотрудникам технологической лаборатории фильтровально-очистных сооружений и физико-химической лаборатории ЦККВ ООО «КрасКом», принимавшим участие в выполнении различных этапов данной работы.

**Структура диссертационной работы.** Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, приложения и списка литературы. Работа изложена на 152 страницах, содержит 33 рисунка и 19 таблиц. Библиография насчитывает 212 источников, из них 162 отечественных и 50 иностранных.

# ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ: ПОТАМОФИТОПЛАНКТОН В ЭКОСИСТЕМЕ РЕКИ

## 1.1. Условия развития и роль потамофитопланктона в реках с быстрым течением

Фитопланктон происходит от двух греческих слов – *φυτόν* – растение и *πλαγκτον* – блуждающий, странствующий. Само понятие «планктон» введено в 1887 г. Гензеном и представляет собой группировку пассивно плавающих или слабо передвигающихся микроскопических организмов, обитающих в толще воды. Фитопланктон – экологическая группа гидробионтов, состоящая из совокупности растительных организмов, усваивающих углекислоту путем фотосинтеза и ведущих взвешенный в водной среде образ жизни. В активный период жизни фитопланктон не зависит от субстрата и только в зимний период или при иных неблагоприятных условиях некоторые из них опускаются на дно и остаются там в пассивном состоянии (Саут, Уиттик, 1990).

Основная масса фитопланктона реки (потамофитопланктон, или реопланктон) состоит из истинно планктонных видов, а наличие течения способствует тому, что фитопланктон частично обогащается за счет бентосных и перифитонных видов, которые становятся составной частью фитопланктона реки (Грезе, 1957).

Рассматривая потамофитопланктон, как объект биологического контроля, следует отметить особенности его формирования в речных условиях существования (Заварзина, 1955; Кукк, 1965; Помилуйко, 1968, 1969; Федоров, 1979; Ермолаев, 1976; Михеева, Ганченкова, 1979; Щербак, 1998; Методы изучения..., 2003). Сообщества фитопланктона в реках существуют при постоянно изменяющихся факторах окружающей среды, воздействие которых зачастую носит непредсказуемый и катастрофический характер. В крупных реках изменения факторов среды для фитопланктона менее значимы, чем в малых, в силу большей экологической емкости.



Особенность реопланктона заключается также в неоднородности его состава по течению реки в результате внесения планктонных форм из притоков. Стоит отметить, что потамофитопланктон не является случайным комплексом. Он формируется в результате глубоких закономерностей, сложившихся в гидрологическом и гидрохимическом режимах реки. В условиях постоянных внешних нарушений среды обитания (влияние притоков, паводковый режим, турбулентность, антропогенный пресс) для речных видов соблюдаются условия, соответствующие типичному r-отбору (Одум, 1986). В результате данного отбора у речных видов возникают специфичные морфолого-физиологические адаптации к особенностям структурной организации сообществ, отличающих потамофитопланктон от лимнопланктона. Фитопланктон рек формируется при контакте со стоячими и проточными водотоками путем сноса и трансформации других планктонных видов. Данный комплекс – это хорошо сложившаяся группировка, для которой свойственны сезонные сукцессии, повторяющиеся из года в год.

В фитопланктоне рек, как правило, доминирующую роль в видовом составе играют диатомовые водоросли, состав которых является отражением всех процессов, происходящих в водоеме, поскольку данный отдел водорослей характеризуется большим видовым разнообразием и наличием видов с узкой экологической валентностью (Науменко, 1996; Шевелева, Воробьева, 2009; Габышев, Габышева, 2009; Бондаренко и др., 2010). На разных этапах эволюции гидроэкосистемы для нее характерен определенный, достаточно постоянный состав диатомовых, который в общих чертах, на качественном уровне, позволяет оценить состояние среды обитания.

Фитопланктон имеет большое значение в функционировании водных экосистем. Планктонным организмам растительного происхождения принадлежит основная роль в образовании органического вещества в водоемах. Именно развитие фитопланктона в конечном итоге определяет их биологическую продуктивность и качество воды. Благодаря фотосинтетической аэрации, способствующей биохимическому окислению органических веществ,

водоросли играют ведущую роль при естественном самоочищении водоемов. Многие водоросли способны усваивать растворенные органические вещества и очищать воду от биогенных соединений, взвесей органического и минерального происхождения, накапливать значительное количество токсических веществ и тем самым выводить их из оборота. Выделяемые водорослями бактерицидные вещества подавляют развитие патогенных микроорганизмов (Строганов, 1970; Березина, 1984; Sivonen, Jones, 1999). Некоторые вторичные метаболиты цианобактерий применяются в качестве медицинских препаратов, биологически активные вещества некоторых микроорганизмов используются в косметической, пищевой и фармацевтической промышленности (Sivonen, Jones, 1999).

Кроме положительной стороны развития водорослей в водоеме, существует и ее отрицательная сторона. Интенсивное развитие фитопланктона, так называемое «цветение» воды, может негативно сказаться на качестве воды, снизить возможность рекреационного использования, значительно осложнить работу водопроводных станций, в частности фильтров, вплоть до вывода их из строя, а также на нормальной работе тепловых и гидроэлектростанций. Возрастание количества поступающего на очистные сооружения планктона приводит к нарушению их нормальной работы, снижению производительности и увеличению расходов воды на собственные нужды (Кульский, 1983).

Водоросли могут сделать воду неблагоприятной в эпидемиологическом отношении, а также серьезно повлиять на физико-химические и биологические показатели воды. Особенно опасны для животных и человека токсины цианобактерий (*Cyanobacteria*, *Cyanophyta*), вызывающие тяжелые отравления (Codd et al., 2005). Именно цианобактерии относятся к основному источнику разнообразных вторичных метаболитов, в том числе токсинов и ингибиторов ферментов. Ряд авторов отмечает, что цианобактерии продуцируют наибольшее количество токсинов при наиболее благоприятных условиях для их роста. Токсины цианобактерий обладают мутагенностью, генотоксично-

стью, иммунотоксичностью, нейротоксичностью, канцерогенностью, эмбриотоксичностью и дерматотоксичностью (Sivonen, Jones, 1999). У человека токсины являются причиной возникновения гастроэнтеритов, пневмонии, также они вызывают раздражение глаз, дерматиты, разнообразные аллергические реакции, хронические повреждения печени. Одним из известных факторов первичного рака печени являются микроцистины, сильнейший из которых – микроцистин-LR (Bell, Codd, 1994).

Массовое развитие водорослей изменяет окраску воды, уменьшает её прозрачность и ухудшает её органолептические показатели, приводит к дефициту растворенного в воде кислорода, вода приобретает специфический вкус и неприятный запах. Кроме того, в период массового развития цианобактерии образуют на водоеме поверхностную пленку, которая экранирует проникновение солнечной радиации (Сиренко, Гавриленко, 1978; Оксуюк, Стольберг, 1986). В процессе развития водорослей наблюдается увеличение рН до 10, которое после их отмирания вновь снижается. Известно, что водоросли выделяют в окружающую их среду сложные вещества, изменяя химический состав воды: во-первых, происходит увеличение содержания органического вещества, во-вторых, в результате ассимиляции планктоном в процессе своего развития азота аммонийного, нитратов, железа, фосфатов, наблюдается существенное снижение их содержания в воде. Но позднее отмирание водорослей приводит к возрастанию концентраций этих веществ (Курейшевич и др., 2003).

## 1.2. Факторы, определяющие развитие фитопланктона

Роль среды в развитии водорослей огромна. В ответ на изменения внешней среды, нарушающие жизненно необходимый ритм взаимоотношений организма со средой, водоросли реагируют закономерно и целесообразно. Для того, чтобы правильно отреагировать на внешние изменения, необ-

ходимо, чтобы изменения, возникающие в организме, не выходили за пределы границ, за которыми восстановление норм становится невозможным.

Водоросли, являющиеся первичными продуцентами водных экосистем, обладают способностью противостоять различного рода условиям – природным или созданным человеческой деятельностью. С одной стороны, они должны приспосабливаться к низким концентрациям необходимых для их существования биогенов (особенно углерода, азота, фосфора и микроэлементов) в природных водах, низкой температуре и слабой световой доступности, низким значениям pH. А с другой стороны, они должны расти и выживать в условиях высокой солености, повышенных температур, ультрафиолетовой радиации и световой насыщенности, высоких значений pH, в присутствии токсических веществ (металлов, пестицидов и др.) (Ипатова, 2005).

На распространение фитопланктона в толще воды оказывает влияние большой комплекс факторов. Из физических факторов следует отметить течение воды и водную турбулентность, видимое световое излучение, ультрафиолетовую радиацию, температуру, осмотический стресс, высыхание.

Водной турбулентности не подвержены ультрапланктонные организмы (размеры которых менее 20 мкм) (Fogg, 1991). Более крупные планктонные водоросли зависят от турбулентного поступления биогенов, но не разрушаются механически в результате турбулентности. Однако движение воды наносит главный механический удар бентосным макроводорослям, прикрепленным к субстрату. Гидродинамические силы частично уменьшаются за счет секреции водорослями слизи, а также за счет их формы и гибкости.

Излишек активной солнечной радиации, пролонгированный слабый свет или темнота являются стрессовыми для фотосинтезирующих растительных организмов. Водоросли имеют эндогенные ритмы в активности таких процессов, как фотосинтез, биолюминесценция, клеточное деление и др. Изменения свето-темнового цикла приводят к нарушению равновесия ритмически меняющихся процессов. За пределами видимого спектра солнечного света негативное влияние на растительные организмы оказывает ультрафиолет.

Ультрафиолетовые волны (длины волн 280-320 нм) особенно поражают ДНК, вызывая мутации, а также разрушают белки и фотосинтетические пигменты (Fogg, 1998).

Температура воды является важным фактором развития водорослей. Она определяет географическое их распространение и сезонную динамику. Температурный оптимум у разных видов сильно различается, чем и определяется смена видового состава в течение вегетационного сезона, многие растительные организмы способны жить в условиях экстремально высоких и низких температур (Goldman, 1977; Harris, 1986).

Скорость деления большинства клеток фитопланктона увеличивается вдвое при возрастании температуры воды на каждые 10 °С (Harris, 1986). Однако существуют исключения, так, некоторые виды фитопланктона, например, *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve и *A. islandica*, интенсивнее развиваются при низких температурах (Goldman, 1977). Анализ данных по экологии *A. islandica* выявил, что это не только холодноводный вид, но и теневыносливый. Оптимум его развития лежит в узких температурных и световых границах (Красноярское водохранилище..., 2008).

Ward и Wetzel (1980) показали, что в условиях обогащения биогенами световые и температурные потребности водорослей могут меняться. При внезапном изменении температуры может происходить перестройка активности энзимов (инактивация или усиление активности), деградация или изменение концентрации метаболитов, изменение структуры (Гладышев и др., 1993; Калачева, Сущик, 1994; Сущик и др., 1998). Водоросли могут адаптироваться к изменениям температур в течение короткого времени.

Экстремальные значения и колебания активной реакции среды (рН) также влияют на развитии растительных водных организмов. У водорослей, распространенных не в экстремальных условиях рН, влияние активной реакции среды выражается в изменении соотношения ионов, реакционной способности и поглощения метаболитов.

Растительная клетка в водной среде должна обеспечивать баланс между поглощением и потерей воды, чтобы избежать разрушительного изменения в объеме. Внезапное изменение осмотического потенциала среды будет вызывать плазмолиз, приводящий к ингибированию фотосинтеза и других функций с одной стороны, или к растяжению клетки, приводящему, в конце концов, к разрыву с другой стороны. Осморегуляция осуществляется обычно в течение 1-2 часов путем регуляции поглощения ионов, синтеза осмотически активных веществ, совместимых с метаболическими процессами. А также путем выброса воды через сократительные вакуоли или для видов с прочными клеточными стенками путем изменения тургорного давления (Ипатова, 2005).

Отсутствие достаточного количества как неорганических, так и органических веществ в водной среде также определяет развитие водорослей. Азот и фосфор являются жизненно важными и необходимыми элементами всех живых клеток. Кроме того азот в соединениях имеет основное значение для метаболизма, а фосфор участвует в дыхании и регуляции внутриклеточного pH. Фосфорные соединения играют центральную роль в процессах анаболизма и катаболизма и энергетических процессах клетки. В питательных растворах фосфор может выполнять роль буфера, предохраняющего смещение pH в ту или иную сторону. Условия азотного питания водорослей в значительной мере определяются степенью перемешивания водных масс. Особенно благоприятные условия для развития фитопланктона создаются в местах подъема солей азота в поверхностные горизонты. При наступлении азотного голодания фитопланктона тормозится его развитие. Недостаток содержания фосфора в воде сказывается на морфологических и цитологических (изменение числа хроматофоров, митохондрий) признаках. Клетки, обедненные фосфором, могут значительно увеличиваться в объеме, из эллипсоидных становиться шарообразными (Финенко, Ланская, 1971; Ипатова, 2005). Цитологические симптомы голодания клеток и морфологические изменения можно использовать для оценки физиологического состояния сообщества в при-

родных условиях. Рост водорослей с низким содержанием фосфора приводит и к изменению их обмена веществ. В этих условиях они интенсивнее усваивают глюкозу, накапливают масла. При отсутствии в среде фосфора или азота, содержание хлорофилла *a* ( $X_{\text{лa}}$ ) понижается в 2-10 раз и более.

Однако благодаря успешной генетической адаптации растительные организмы могут накапливать запасы азота и фосфора, что позволяет им существовать некоторое время при их отсутствии или недостатке в окружающей среде (например, цианобактерии).

Микроэлементы необходимы фитопланктону в крайне малых количествах. В то же время они имеют огромное значение, так как входят в состав жизненно важных ферментов, а также влияют на поглощение и ассимиляцию макроэлементов (углерод, азот и фосфор). С физиологической точки зрения, микроэлементы можно разделить на 3 группы: элементы, необходимые для фотосинтеза (марганец, железо, хлор, цинк, ванадий); для азотного обмена (железо, молибден, бор, кобальт); для других метаболических функций (марганец, бор, кобальт, медь, кремний) (Водоросли, 1989).

Недостаток микроэлементов, как и их избыток, приводит к нарушению фотосинтеза и многих окислительно-восстановительных процессов. В количественном отношении железо – наиболее важный из таких элементов для фитопланктона (Саут, Уиттик, 1990). Оно необходимо для разнообразных окислительно-восстановительных реакций и синтеза хлорофилла, может служить фактором распространения водорослей в водоеме, при дефиците железа клетки водорослей становятся более восприимчивыми к недостатку света (Huntsman, Sunda, 1980; Behrenfeld et al., 1996; Sunda, Huntsman, 1997; Lindley, Barber, 1998; Timmermans et al., 2001). Молибден требуется для метаболизма азота и связан с восстановлением нитрата. Медь незаменима как составная часть пластоцианина (белка, участвующего в фотосинтетическом транспорте электронов) и как кофактора для нескольких ферментов (Katoh, 1960). Марганец принимает участие в фотосинтезе, участвует в биосинтезе хлорофилла и ассимиляции азота. Он является регулятором активности желе-

за и способствует переходу закислого железа в окисное и обратно (Spector, 1980). Многие водоросли чувствительны к избытку меди. Кобальт, входящий в молекулу витамина В<sub>12</sub>, также является незаменимым микроэлементом. Потребность в боре продемонстрирована у ряда микроводорослей (Lewin, 1976).

Различные токсические вещества и соединения, такие как тяжелые металлы, нефть, дисперсанты, пестициды, различные органические соединения и индустриальные реагенты, присутствующие в окружающей водной среде в достаточных концентрациях, относятся к загрязнителям и тоже являются факторами, которые определяют формирование того или иного альгоценоза.

Водоросли в естественной среде часто подвергаются одновременному воздействию множества факторов, при котором может наблюдаться синергизм, когда совместное действие нескольких факторов сильнее, чем простая сумма действия факторов отдельно друг от друга. Например, недостаток фосфора, вызывающий частичное торможение фотосинтеза *Scenedesmus acutus* Meyen, повышает чувствительность этого вида к токсическому влиянию меди (Twiss, Nalewajko, 1992). Экспериментальные данные указывают на то, что при совместном действии нескольких факторов сублетальный уровень воздействия какого-то одного фактора может оказаться летальным (Davison, Pearson, 1996).

### 1.3. Водоросли – индикаторы при оценке качества вод

Важная роль в системе гидробиологического мониторинга отводится водному растительному сообществу – фитопланктону. Являясь первичным звеном трофической цепи с высокой скоростью воспроизводства (Саут, Уиттик, 1990; Баринова, 2006), фитопланктон оказывает воздействие на качество воды, биоту водоема, наиболее быстро реагирует на изменение условий среды и может служить индикатором степени сапробности, отражающим состояние всей водной экосистемы. Развитие фитопланктона определяет общий



уровень биологической продуктивности водоема, в том числе и рыбопродуктивности.

Имея информацию о составе и динамике обилия видов-индикаторов, их наличие и количественное развитие позволяет оценить качество воды того или иного водоема, так как их развитие напрямую зависит от строго определенных значений экологических факторов. Помимо видового состава фитопланктонных сообществ (видового богатства, выравненности, разнообразия сообществ, преимущественного развития тех или иных групп водорослей) при анализе качества водной среды также рассматривается сезонная динамика комплекса доминирующих видов, количественное развитие водорослей. С помощью структурных показателей описывается строение природной системы. В установлении точечного источника антропогенного сброса помогает способность гидробионтов аккумулировать загрязняющие вещества. В литературе встречается информация о том, что в различных звеньях трофической цепи, например, происходит накопление тяжелых металлов (Комаровский, Полищук, 1993; Москвичева, 2002).

Оценка качества воды природных водоемов проводится с помощью различных методов. Наибольшее предпочтение отдается биологическим методам, потому что они позволяют обнаружить воздействие различных загрязнений на водоем, предшествующее времени анализа. Адекватную оценку состояния водной экосистемы можно получить по составу сообществ водных организмов: от водорослей до рыб (Унифицированные ..., 1977; Рысин, 1995; Баринава, 1998). Реакция на изменение условий среды отразится на изменении состава и обилия водных организмов, причем при смене условий среды смена альгоценоза может произойти за несколько часов.

Чтобы оценить степень загрязнения по составу флоры и фауны можно пойти двумя путями. Либо сделать оценку по индикаторным видам, либо по результатам сопоставления данных эталонного (где загрязнение отсутствует) и загрязненных участков.

В первом случае применяют заранее разработанные системы индикаторных организмов, использование которых позволяет отнести водоем или его разные участки к определенному классу вод. Здесь внимание уделяется наличию или отсутствию тех или иных видов, а также их количеству. Во втором случае, чтобы получить заключение, опираются на результаты сравнения видового состава гидробионтов отдельных участков водоема, подверженных различной мере загрязнения.

Биоиндикационные оценки по низшим трофическим уровням используются довольно широко (Pantle, Buck, 1955; Макрушин, 1974; Унифицированные..., 1977). Интенсивность биогенной нагрузки отражается, как на численности водорослей, так и на их видовом составе. Данные изменения и применяются при оценке состояния водных экосистем методами биоиндикации.

Основоположниками системы показательных организмов, используемых в оценке степени сапробности вод, были Кольквитц и Марссон. В 1908 и 1909 гг. ими опубликованы материалы по оценке степени загрязнения вод разлагающимися органическими веществами, или сапробности (цит. по Макрушин, 1974). Развитие системы биоиндикации началось с того, что за индикатор условий окружающей среды принимали присутствие или отсутствие конкретного вида. Кольквитцом и Марссоном установлены четыре зоны загрязнения (олигосапробная,  $\alpha$ -мезо- и  $\beta$ -мезосапробная, полисапробная) и даны списки видов-индикаторов, которые были характерны для каждой из них. В последующем списки видов-индикаторов дополняли, изменяли, а в дальнейшем стали объединять в группы по ярко выраженным характеристикам условий. Каждая из четырех классических зон имеет свои основные феноменологические признаки (Sladecsek, 1973):

1. Олигосапробная зона – это практически чистые водоемы, в которых отмечается незначительное содержание нестойких органических веществ и небольшое количество продуктов их минерализации. Содержание кислорода и углекислоты не претерпевают колебания в дневное время и ночью. «Цветения» воды не бывает. Индекс сапробности изменяется от 0,51 до 1,50.

2.  $\beta$ -мезосапробная зона – это водоемы, где наблюдается суточная динамика содержания растворенного кислорода и углекислоты. Днем регистрируется избыток кислорода, его содержание достигает перенасыщения, угольная кислота почти полностью исчезает; ночью – наоборот, дефицит кислорода. Нет нестойких органических веществ, происходит полная минерализация. БПК<sub>5</sub> больше 10 мг/л. Ил желтой окраски, в нем много органического детрита, интенсивно протекают окислительные процессы. Большое разнообразие растительности и животного населения, но численность и биомасса невелика. Немало организмов с автотрофным питанием. Индекс сапробности – 1,51-2,50.

3.  $\alpha$ -мезосапробная зона – это водоемы, с протекающими в них окислительно-восстановительными процессами, где начинается аэробный распад органических веществ с образованием аммиака, много свободной углекислоты. Несмотря на то, что содержание растворенного кислорода небольшое, сероводорода и метана нет. БПК<sub>5</sub> на уровне десятков миллиграмм в литре. Железо в закисной и окисной формах. Преобладают организмы, обладающие выносливостью к недостатку кислорода и высокому содержанию угольной кислоты, организмы с гетеротрофным и миксотрофным питанием. Ил серого цвета, в нем много тубифицид (олигохет) и личинок хирономид. Индекс сапробности – 2,51-3,50.

4. Полисапробная зона – это водоемы со значительным количеством нестойких органических веществ и продуктов их анаэробного распада. Регистрируется дефицит кислорода (на дне его нет) и отсутствие фотосинтеза. В воде изобилуют белковые вещества, а также присутствуют метан и сероводород. Отмечается богатство сапрофитной микрофлоры и хорошее развитие гетеротрофных организмов. Ил черный, большое количество детрита. Индекс сапробности – 3,51-4,50.

Затруднения, связанные с практическим использованием системы Кольквитца-Марссона, подтолкнули ученых высказать неоднократные предложения по ее усовершенствованию. Конечно, опираясь лишь на данные, ос-

нованные на использовании одних только видов-индикаторов, сложно провести достоверную оценку качества вод. Поскольку списки видов-индикаторов всегда содержат виды, относимые к разным зонам сапробности. Чтобы преодолеть данные затруднения позднее предложили методы, которые позволили оценивать «среднюю» сапробность биоценоза и облегчили понимание результатов биологического анализа неспециалистами. К настоящему моменту методы биоиндикации включают данные почти о 7000 видов-индикаторов по таким направлениям, как: местообитание, температура, подвижность водных масс и насыщенность их кислородом, соленость, закисление, присутствие сероводорода, кальция, органическое загрязнение (Баринова и др., 2000, 2006).

Модификации ранее предложенных систем привели к тому, что теперь в основе нового подхода лежит выделение существенных параметров и целостных характеристик сообщества. Несмотря на постоянное совершенствование системы Кольквитца и Марссона (Pantle, Buck, 1955) многие специалисты указывают на ряд ее недостатков. Основным недостатком при практическом использовании данной системы является трудоемкость и громоздкость. Детальная обработка проб требует много времени и квалифицированных специалистов по систематике флоры и фауны. В связи с этим усилия специалистов направлены на поиск компромисса между точностью полученных данных и оперативностью их получения.

#### 1.4. История изучения альгофлоры бассейна реки Енисей

Изучение р. Енисей и его притоков имеет длительную историю, связанную главным образом с географическим освоением Сибири. До XX столетия это были исключительно фаунистические и флористические исследования. Потом ставилась задача освоения рыбных запасов реки и рационального их использования (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

Экспедиции 20-30-х, а затем 40-50-х годов двадцатого века, в которых участвовали такие известные гидробиологи, как А.И. Брагинский, П.Л. Пи-

рожников, П.И. Усачев, В.Н. Грезе и многие другие, дали значительные результаты в области изучения бентоса и планктона реки.

Изучение донных водорослей р. Енисей началось в конце XIX столетия. Первая работа по диатомовым водорослям принадлежит П.Т. Клеве и А. Грунову (Cleve, Grunow, 1880). В основном они располагали материалами, отобранными в Карском море, и пробами ила, добытых А. Штуксбергом в северной части дельты р. Енисей у с. Кореповского, где обнаружено 104 вида диатомовых водорослей. По десмидиевым водорослям низовий р. Енисей обширные списки дали Р. Болдт и О. Борге (Boldt, 1885; Borge, 1891). Позднее З.В. Алешинская с соавторами в период с 1955 по 1957 гг. изучала диатомовые водоросли в четвертичных отложениях Туруханского района, а также диатомовые водоросли из толщи вод, современных донных отложений и обрастаний Енисея (Алешинская и др., 1959; Архипов, Алешинская, 1960; Алешинская, 1962, 1964; Алешинская, Пирумова, 1963). Б.В. Скворцов (Skvortzow, 1969) изучал пробы из р. Енисей у г. Красноярска, ряда притоков (рр. Туба, Мана, Сургутка, Подкаменная Тунгуска) и ручьев на наличие в них диатомовых водорослей.

Впервые материалы о фитопланктоне р. Енисей до зарегулирования были изложены в работах П.И. Усачева (1928). Он исследовал фитопланктон самого верхнего участка Енисея, собранный в пределах Тувинской котловины. При естественном гидрологическом режиме реки Енисей планктон состоял из природных форм водорослей и форм обрастания, влекомых течением. Выделялись широко распространенные донные водоросли: *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *S. ulna*, *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib., *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kutz. По руслу реки распределение планктона было равномерным, ценотического развития планктон не получал. Среди массовых планктонных видов П.И. Усачев отмечал два вида диатомовых *A. formosa* и *Melosira italica* (Ehr.) Kutz., среди постоянно встречающихся по всей реке – *Melosira varians* Ag., *M. granulate* (Ehr.) Ralfs, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kutz., *F. crotonensis*, *Synedra acus* Kutz., *S. ulna*, *C. arcus*,

*Cymatopleura solea* (Breb.) W. Sm. Зеленые водоросли встречались в ограниченном количестве и представлены планктонными формами – *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *Actinastrum hantzchii* Lag. Из синезеленых постоянно встречались *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. и *A. scheremetievi* Elenk.

Далее фитопланктон и фитобентос реки до и на стадии формирования фитопланктонного сообщества Красноярского водохранилища изучали: В.Н. Грезе (Грезе, 1957, 1959), И.С. Трифонова (1972), А.Е. Кузьмина (1973), Т.С. Чайковская и Г.Д. Левадная с коллегами (Чайковская, 1972, 1973, 1974, 1975 а, 1975 б; Левадная, 1975; Чайковская, 1977; Левадная, 1977; Куксн, Чайковская, 1979; Левадная и др., 1980), О.П. Баженова (1992) и А.Д. Приймаченко (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

В 1966 г. по наблюдениям Т.С. Чайковской (1972) основной фон планктона обуславливали диатомовые водоросли *Nitzschia acicularis* (Kutz.) W. Sm., *Synedra acus* var. *angustissima* Grun., *S. ulna*, *A. formosa*, *Asterionella gracillina* (Hantzsch.) Heib., *Cyclotella meneghiniana* Kutz. С большой примесью бентосных видов, поднимаемых течением воды со дна реки. Тем же автором установлено, что в планктоне в крайне ограниченном количестве вегетировали *M. granulata* и *F. crotonensis*, ранее входившие в число доминантов. Среди синезеленых постоянно попадались единичные клетки *Dactylococcopsis acicularis* Lemm., *Dactylococcopsis raphidioides* Hansg., *Aph. flos-aquae* (L.) Ralfs; среди зеленых – *Ankistrodesmus angustus* Bern.sensu Korsch., *S. quadricauda* (Turp.) Breb., *A. hantzschii* Lagerh.

По наблюдениям 1967 г. Т.С. Чайковской (1973) установлено, что фитопланктонное сообщество в первый год наполнения Красноярского водохранилища было довольно однообразным и сохраняло черты речного планктона. В доминирующем комплексе преобладали представители рода *Synedra*, а также *A. formosa*, *F. crotonensis*, *T. fenestrata*, *M. granulata* var. *granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. granulata* var. *angustissima* (Ehr.) O. Mull., *N. acicularis*.

Сопоставляя результаты исследований 1974 г. (Чайковская, 1977) по фитопланктону верховья р. Енисей (от истока до Красноярского водохранилища) с имеющимися ранними данными по реке до зарегулирования (от Абакана до Красноярска) (Усачев, 1928; Грезе, 1957; Чайковская, 1972), Т.С. Чайковская (1977) установила, что для обоих периодов наблюдений характерен один и тот же ведущий состав водорослей, их невысокая численность, межгодовые колебания в содержании отдельных видов и большая примесь бентосных форм (до 50 % и более). Помимо этого Т.С. Чайковская нашла много общего в развитии фитопланктона, стоке водорослей и характере межгодовых колебаний зоны переменного подпора Красноярского водохранилища и вышележащих горных участков реки.

А.Д. Приймаченко (Продукционно-гидробиологические..., 1993) на основе комплексных исследований реки Енисей, проводившихся с 1984 по 1987 гг., среди руководящих форм из диатомовых водорослей отмечала *N. radiosa*, *F. crotonensis.*, *S. ulna*, *S. acus var. angustissima*, *C. ventricosa*, *Diatoma vulgare* Bory, *D. elongatum*, *Diatoma elongatum var. tenue* (Ag.) V. Н., *Diatoma hiemale var. mesodon* (Ehr.) Grun., *N. acicularis*. Из других пеннатных часто встречающихся в толще были *Rhoicosphenia curvata* (Kutz.) Grun., *C. arcus*, *Meridion circulare* (Greville) Ag., *D. geminate*, *Cocconeis placentula* Ehr. Большое количество бентических водорослей в реке объясняется богатством микрофитобентоса (Левадная, 1977, 1986) и высокими скоростями течения.

Большинство перечисленных исследований фитопланктона р. Енисей, которыми по существу ограничиваются сведения об альгоценозе реки, носили эпизодический характер, проводились главным образом в летний период и тем самым не давали полного представления о количественном и качественном составе фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Последние круглогодичные исследования района выполнены более 20 лет назад, поэтому в настоящее время актуальным остается дополнение уже имеющихся данных новыми многолетними стационарными наблюдениями.

## ГЛАВА 2. МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Материал и методы исследований

В рамках выполнения натуральных наблюдений исследования проводили в 2008–2011 гг. на р. Енисей в районе водозабора «Гремячий Лог», который служит источником питьевого водоснабжения г. Красноярск и расположен в 40 км ниже плотины Красноярской ГЭС в точке с координатами 55°98' с.ш. 92°78' в.д. (станция отбора 2) (рис. 1).

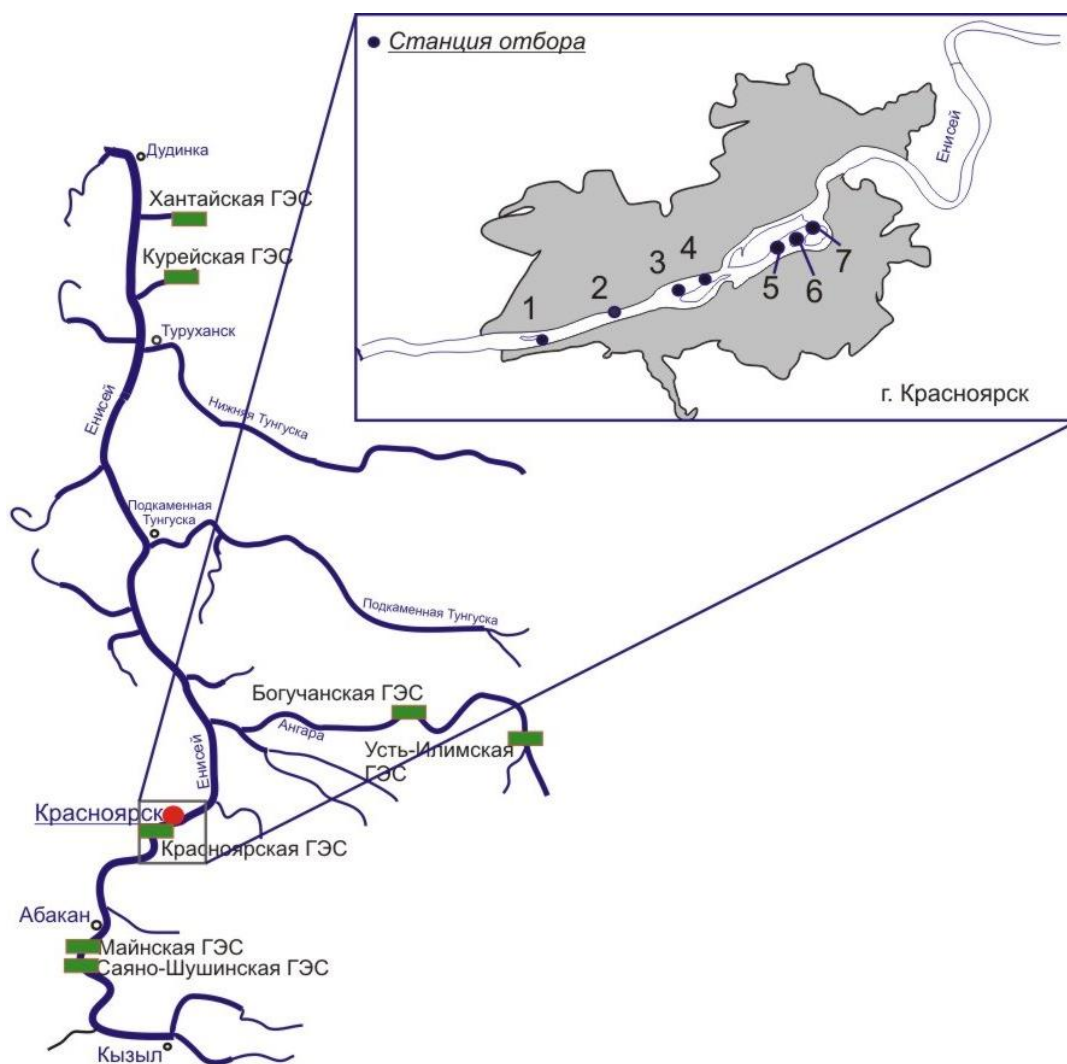


Рисунок 1 – Карта-схема р. Енисей

Для участка реки от г. Дивногорск до р. Ангара характерна высокая скорость течения (до 2 м/с), обуславливающая полный водообмен за 2-3 суток (Пережилин, 2013). Турбулентное движение воды с большими скоростями



является одним из важных факторов, воздействующим на речную экосистему, и может формировать однородность планктонных сообществ в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Объемы суточных сбросов из верхнего бьефа (2100-6970 м<sup>3</sup>/с) в несколько раз превышают сток воды даже такого крупного притока как р. Мана (32-231 м<sup>3</sup>/с) (Вышегородцев и др., 2005). Поэтому можно пренебречь влиянием притоков на потамофитопланктон и считать, что сообщество потамофитопланктона однородно в районе нижнего бьефа (в черте г. Красноярска) и его можно детально изучать на примере одной станции. Для подтверждения этой гипотезы в марте 2011 г. были отобраны дополнительно разовые пробы фитопланктона на 7 станциях (станция 2 – это водозабор «Гремячий Лог») вдоль русла р. Енисей (см. рис. 1).

Пробы на станции водозабор «Гремячий лог» отбирали ежедневно из речной воды (на расстоянии около 80 м от берега), поступающей самотеком на очистные сооружения. Объем пробы, отбираемый для анализа, составлял 1 литр. Консервирования проб фитопланктона добавлением к ним фиксирующего реагента не производили, поскольку анализу подвергались свежесобранные пробы воды. Концентрирование воды осуществляли фильтрационным методом на мембранных фильтрах Владипор типа МФАС-ОС-3 (диаметр пор 0,80 мкм) при вакууме 0,3-0,4 атм. Концентрат водорослей с фильтра смывали в небольшой бюкс 3-5 мл дистиллированной воды. Изучению подвергался живой материал сразу же после его отбора, что позволило избежать изменений формы тела, формы и окраски хлоропластов, потери жгутиков или даже полного разрушения у эвгленовых, криптофитовых, золотистых, многих зеленых, желто-зеленых и других водорослей, связанных с применением фиксаторов (Методы изучения..., 2003).

Для более детального изучения диатомовых водорослей готовили постоянные препараты. Подготовка диатомовых водорослей к микроскопированию сводилось к уничтожению всех органических веществ, затемняющих структуру панциря, что достигалось методом прокаливания материала (Ме-

тоды изучения..., 2003). Данный метод позволил сохранить наиболее мелкие и нежные панцири планктонных видов водорослей.

Подсчет численности водорослей проводили под световым микроскопом «Levenhuk 850 T» в счетной камере Горяева при общем увеличении  $\times 400$ , для мелких форм фитопланктона –  $\times 1000$ , считая количество водорослей до 600 экземпляров (Вельдре, 1963; Киселев, 1969; Кольцова и др., 1971; Федоров, 1979). Подсчеты проводили в нескольких камерах одной и той же пробы. Поскольку просчет одной порции дает приближенные результаты, а для получения вполне точных данных необходимо просчитать вторую, а иногда и третью порции. Отличия между подсчетами должны быть не более 5 %.

Расчет количества клеток в пробе с использованием счетных камер производили по общей формуле:

$$N = \frac{n \cdot b}{K \cdot V}, \quad (1)$$

где  $N$  – число клеток в мл;  $n$  – число клеток, найденных при просчете в камере;  $b$  – объем концентрата пробы в мл;  $K$  – объем камеры, мл;  $V$  – объем профильтрованной воды, мл (Методики изучения..., 1975).

При определении объема клеток тех или иных водорослей пользовались способом, когда форма клетки приравнивалась к наиболее близкому по форме геометрическому телу и в счетной камере с использованием окуляр-микрометра измеряли параметры, необходимые для вычисления объема данной фигуры (Киселев, 1969; Методики изучения..., 1975).

По результатам массовых измерений величин объемов (объем измеряли у 50-100 экз. каждого вида) вычисляли средний объем клетки данного вида. Принимая удельную массу водорослей равной единице, исходя из объема клетки, определяли ее массу. Для вычисления биомассы популяции перемножали численность клеток на их массу. Суммированием полученных биомасс находили биомассу всего фитопланктонного сообщества. Биомассу вы-

ражали в миллиграммах на 1 литр (или г/м<sup>3</sup>) с точностью до 0,1 мг/л или 10<sup>-1</sup> г/м<sup>3</sup>.

В случае переплетенных нитчатых водорослей и колоний пленчатых водорослей их биомассу определяли путем умножения удельного веса, равного единице, на объем отдельной соответствующей клетки и на площадь, занимаемую данной группой организмов.

Наряду с делением водорослей по объему параллельно водоросли дифференцировали по размерам клеток на три фракции: нанопланктон (2-20 мкм), микропланктон (20-64 мкм) и сетной планктон (>64 мкм) (Reynolds, 1984).

При изучении проб фитопланктона отмечали их жизненное состояние. Произвести отдельный учет живых и мертвых клеток фитопланктона позволил метод люминесцентной микроскопии. Просмотр и вычисление их количества проводили, используя счетные камеры под люминесцентным микроскопом «МИКМЕД-2». Чтобы получить возбуждающий свет, использовали фильтр БС8-3 в сочетании с тепловым фильтром СЗС-24. Направляющая с пластиной «зеленая» служила в качестве запирающего фильтра. При сочетании этого набора фильтров живые клетки люминесцировали ярко-красным цветом.

Инвентаризацию водорослей проводили по серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» (1951, 1953, 1954, 1959, 1982, 1986), (Атлас доминирующих форм..., 1985), а также ряду монографий и работ зарубежных авторов. Так, по Bacillariophyta использована система К. Krammer, Н. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, б), по Chlorophyta – Н. Ettl (1983); по Chrysophyta – К. Starmach (1985), по гормогониевым водорослям (отдел Cyanobacteria) – система Н.В. Кондратьевой (1968); по Dinophyta – J. Popovsky, L.A. Pfiester (1990).

Качество воды и категорию трофического состояния данного участка р. Енисей оценивали по качественным и количественным характеристикам фитопланктона, вычисляя индексы сапробности по индикаторным видам:

$$S = \sum_{i=1}^n S_i \cdot N_i / \sum_{i=1}^n n_i, \quad (2)$$

где  $S_i$  – индикаторная значимость вида  $i$ ;  $N_i$  – его численность;  $n_i$  – число видов-индикаторов (Оксиюк и др., 1993; Баринаова, 2006). Для установления индивидуальной сапробности пользовались таблицами Сладечека (Sladecsek, 1973), Вегла (Wegl, 1983), Руководством по гидробиологическому мониторингу... (1992) и Бариновой (2006).

Индекс видового разнообразия рассчитывали через индекс Шеннона  $H_b$  по биомассе:

$$H_b = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i, \quad (3)$$

где  $p_i$  – отношение численности или биомассы  $i$ -го вида к суммарной численности или биомассе (Методики изучения..., 1975; Алимов, 1996). Для этого были обчислены все количественные пробы фитопланктона и определено количество особей каждого вида в пробе.

Видовой состав в различные годы сравнивался с использованием коэффициента флористического сходства Серенсена ( $K\Phi C$ ) с оценкой достоверности различий по критерию Фишера ( $F\phi$ ):

$$K\Phi C = 2c / (a + b), \quad (4)$$

где  $a$  – число видов, обнаруженных в  $A$  год исследования;  $b$  – число видов, обнаруженных в  $B$  год исследования;  $c$  – число видов, общих для сравниваемых годов (Методики изучения..., 1975; Песенко, 1982; Зайцев, 1984).

Значение отдельных таксонов в формировании водорослевого сообщества рассчитывали по частоте встречаемости и индексу доминирования по биомассе. Расчет частоты встречаемости находили через отношение числа проб, в которых вид присутствовал, к общему числу проб, принимаемому за 100%. По частоте встречаемости водоросли исследуемого участка р. Енисей подразделяли на: наиболее часто встречающиеся (более 50%) и часто встречающиеся (20-50 %), редкие (1-20 %) и единичные (менее 1%). Индекс доминирования рассчитывали из того, какую долю (в процентах) составляет биомасса исследуемого вида по отношению к суммарной биомассе сравнивае-

мых между собой видов. К числу доминантов относили виды, дающие в тот или иной период от 50 до 100 %, и субдоминантов, составляющие в отдельные периоды от 20 до 50 % общей биомассы фитопланктона (Кожова, 1970; ГОСТ 17.1.3.07 – 82; Воробьева, 1995).

Степень загрязнения, классы качества воды и уровень трофности реки определяли в соответствии с (Жукинский и др., 1981; Оксийок и др., 1993; РД 52.24.309-2011).

При эколого-географической характеристике придерживались наиболее разработанных систем, принятых в экологии и биогеографии водорослей. Экологию и географическое распространение водорослей давали на уровне разновидностей, так как в пределах одного вида разновидности иногда имеют разную экологию. При сборе данной информации привлекались литературные источники, освещающие эту проблему (Hancock, 1973; Кузьмин, Девяткин, 1975; Foged, 1976; Харитонов, 1981; Баринава, 2006). Для анализа водорослей по их отношению к минерализации воды принята классификация глобности Р. Кольбе, уточненная для диатомовых водорослей (Прошкина-Лавренко, 1953). Для оценки реагирования водорослей на рН воды использовали шкалу, разработанную для диатомовых водорослей Ф. Хустедтом в понимании Н.Н. Давыдовой (1985).

Ежедневные данные скорости сброса воды через плотину Красноярской ГЭС и уровня воды в водохранилище (за период 2008-2011 гг.) любезно предоставлены Енисейским бассейновым водным управлением.

Гидрохимический анализ воды проводился автором и сотрудниками лаборатории Центра контроля качества воды ООО «КрасКом» и включал в себя характеристику органолептических и химических показателей (Приложение А). В качестве критериев при оценке качества воды использовали предельно допустимые концентрации (ПДК), нормируемые для вод как хозяйственно-бытового (Гигиенические нормативы..., 2007), так и рыбохозяйственного значения (Приказ федерального агентства..., 2010).

Компоненты солевого состава определяли: сульфаты, хлориды – методом ионной хроматографии на хроматографе ионном ICS-3000 («DIONEX», США) с кондуктометрическим и флуоресцентным детекторами, жесткость – комплексонометрическим методом с эриохромом черным Т, общая минерализация (сухой остаток) – гравиметрическим методом используя электронные весы GH-200 («A&D Co.LTD», Япония). Мутность и цветность воды определяли методом светопогложительной способности на спектрофотометре «UNICO-1201» (ООО «ЮНИКО-СИС», г. Санкт-Петербург). Азот аммонийный определяли фотометрическим методом с реактивом Несслера на спектрофотометре «UNICO-1201», азот нитритный (нитриты) - фотометрическим методом с реактивом Грисса на спектрофотометре «UNICO-1200» (ООО «ЮНИКО-СИС», г. Санкт-Петербург), азот нитратный (нитраты) – методом ионной хроматографии на хроматографе ионном ICS-3000 («DIONEX», США), фториды, кремний, алюминий - фотометрическим методом на фотометре фотоэлектрическом КФК-3-01 (ОАО «ЗОМЗ»).

Кальций, магний, железо общее, марганец, цинк, медь, никель, свинец определяли атомно-абсорбционным методом в воздушно-ацетиленовом пламени на спектрофотометре AAnalyst 800 (PerkinElmer LAS, U.S.A.).

Показатели токсического загрязнения воды: фенолы, нефтепродукты и СПАВ методом люминесцентного хроматографирования на приборе «Флюорат-02-2М» (ООО НПФ «ЛЮМЭКС», г. Санкт-Петербург).

Другие химические показатели определяли следующими методами: водородный показатель – электрометрическим методом на приборе рН-метр «Sartorius PB-11» (Sartorius AG, Германия), щелочность на приборе «ЭКОТЕСТ-120» (ООО НПП «ЭКОНИКС», г. Москва); окисляемость перманганатная, растворенный кислород и ХПК – титрометрическим методом, БПК<sub>5</sub> и БПК<sub>20</sub> – амперометрически на приборе АКПМ-02 (ООО «Фирма» «Альфа БАССЕНС», г. Москва).

Для обработки результатов первичные данные по фитопланктону с определением до видового и родового уровней заносили в базу данных, в кото-

рой проводили расчеты количественных и качественных показателей, индексов Шеннона и сапробности. Сюда же заносили данные по продукции, деструкции органического вещества и гидрохимического анализа. Таким образом, база данных послужила «хранилищем» общей информации всех исследованных за период наблюдения проб фитопланктона и данных гидрохимического анализа речной воды.

Объем выполненных работ за период круглогодичных наблюдений с 2008 по 2011 гг. в нижнем бьефе Красноярской ГЭС представлен в табл. 1.

Таблица 1 – Объем обработанного материала

Изучаемые характеристики	Количество проб				
	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	Всего
Межгодовая и сезонная динамика численности фитопланктона	303	321	314	311	1265
Межгодовая и сезонная динамика биомассы фитопланктона	60	107	98	102	383
Гидрохимические и органолептические показатели	2569	2730	2713	2677	10689

Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартных компьютерных программ (Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.) и Microsoft Excel), применяли методы корреляционного и однофакторного дисперсионного анализов. Критерии Стьюдента и Фишера использовали для нахождения достоверности различий между средними (Плохинский, 1970; Лакин, 1980). Для анализа влияния комплекса физико-химических факторов на показатели развития фитопланктона проводили корреляционный анализ. Во всех случаях нулевую гипотезу отклоняли при  $p \leq 0,05$ . Связь между результатами считали слабой, если значение коэффициента корреляции было в пределах 0,0-0,3; если 0,3-0,7 – теснота связи средняя, если выше 0,7 – связь сильная. Подготовку таблиц и графических изображений производили с помощью программ Microsoft Word и Microsoft Excel.

## 2.2. Природные условия района исследования

### 2.2.1. Физико-географическая характеристика р. Енисей

Енисей – одна из величайших рек земного шара. Главная река Сибири образуется слиянием двух рек Большого (Бий-Хем) и Малого (Ка-Хем) Енисея в республике Тыва у города Кызыл на высоте 660 м над уровнем моря. Географически река Енисей расположена в Восточной Сибири, а административно в Красноярском крае. Протекает по территории Монголии, республик Тывы, Хакасии, Красноярского края и впадает в Карское море Северного Ледовитого океана. Общее падение уровня реки от истока до устья около 1500 м, а средний уклон составляет 0,37 %. Длина р. Енисей от слияния р. Бий-Хема и р. Ка-Хема до устья у мыса Сопочная Карга составляет 3487 км. Если считать длину р. Енисей от истока р. Большой Енисей, который вытекает из высокогорного озера Кара-Балык в Восточных Саянах – то 4092 км, от истока р. Малый Енисей, образующегося слиянием рек Балактыг-Хема и Шишхид-голи берущего начало в Монголии - 4102 км (Грезе, 1957; Подлесный, 1958; Левадная, 1986; Танасайчук, 1989).

Территория бассейна р. Енисей расположена внутри огромного Евразийского материка между 51-72° с.ш. и 80-108° в.д., в большом удалении от морских и океанических влияний, что обуславливает континентальность климата. Бассейн р. Енисей в меридиональном направлении вытянут более чем на 3 тыс. км, а с запада на восток - более чем на 1 тыс. км. Около 13 % площади бассейна лежит в пределах территории Монгольской Народной Республики, 40 % приходится на бассейн р. Ангара. По площади бассейна (2580 тыс. км<sup>2</sup>) р. Енисей занимает второе место среди рек России (уступает лишь бассейну Оби) и находится на седьмом месте среди рек мира. Бассейн р. Енисей в два раза больше бассейна р. Волги и в пять раз превышает размер бассейна р. Днепра (Путеводитель..., 1952; Левадная, 1986; Корытный, 1991; Кореньков, Ковшова, 1999). По водоносности р. Енисей занимает первое ме-



сто в Российской Федерации и в мире; расход воды, в среднем, составляет 17,4 тыс. м<sup>3</sup>/с, среднемноголетний сток равен 593 км<sup>3</sup>/год (Давыдов, 1947).

Граница бассейна р. Енисей на западе пролегает по водоразделу рек Таз и Обь. На юго-западе линия водораздела между бассейнами рек Енисея и Оби пролегает по Абаканскому и Шапшальскому хребтам, относящиеся к системе Алтайских гор. Дальше эта линия, отделив р. Енисей от р. Чулым, пересекает Курбатово-Сырское Белогорье, которое расположено вблизи г. Красноярск. По хребту Тана-Ола, нагорьям Сангилен, Хангай и хребту Тарбагатай пролегает водораздельная линия, расположенная на юге. Проходит она между бассейнами р. Енисей и бессточными областями внутренней Монголии. Водоразделом между реками Амур, Лена и Енисей выступают: нагорья Хэнтэй, Хангай, хребет Яблоновый, плоскогорье Витимское, нагорье Становое и хребет Байкальский. Водораздел к северу от озера Байкал представлен невысокими холмами. Бассейны рек Хатанга и Пясины от бассейна р. Енисей отделены горами плато Путорана (Средняя Сибирь, 1964; Ресурсы..., 1973; Дрюккер, Петрова, 1988).

Обширная территория бассейна р. Енисей характеризуется значительным разнообразием рельефа. К основным географическим элементам следует отнести Западно-Сибирскую равнину, Алтайско-Саянские горы, Среднесибирское плоскогорье, Таймырскую низменность (Средняя Сибирь..., 1964).

Левобережье р. Енисей от берегов Енисейского залива до предгорий Алтае-Саянских гор охвачено Западно-Сибирской равниной, рельеф которой плоско-холмистый, водоразделы заболочены, ширина составляет 100-250 км, абсолютные отметки высот – 120-150 м над уровнем моря. Среднесибирское плоскогорье, занимающее огромную площадь, пересекают почти все правобережные притоки р. Енисей. Среднесибирское плоскогорье, повышающееся к периферии, постепенно на севере переходит в плато Путоран, на западе - в Енисейский кряж, на юго-востоке – в Алтайский кряж. Около половины площади бассейна р. Енисей приходится на горы и плато, низменности занимают около 6 %, остальная часть занята холмами и межгорными котловинами.

ми. К основным орографическим элементам относятся: Западный, Восточный Саяны, Среднесибирское плоскогорье, Западно-Сибирская низменность, горы Бырранга (Корытный, 1991).

С учетом особенностей атмосферной циркуляции и строением рельефа, бассейн реки подразделяется на три пояса: арктический, субарктический и умеренный. Ввиду значительного разнообразия физико-географических условий в пределах бассейна реки встречаются почти все типы почв – от болотистых и подзолистых на севере до черноземных, каштановых и солончковых в южных степных и лесостепных районах. Растительность в бассейне реки также разнообразна. Среди грунтов преобладают галечно-каменистые, что определяется в значительной степени горным ландшафтом верховья р. Енисей. В средней части реки на дне, чаще всего, встречается гравий. В районе устья р. Подкаменная Тунгуска грунт мельчает и возрастает роль песчаных отложений. Нижнее течение отличается накоплением илистых наносов (Левадная, 1986).

В пределах бассейна р. Енисей выделяются три природные зоны: тундра (арктическая тундра, лесотундра), тайга (северная, средняя, южная) и лесостепь. Северная часть бассейна относится к тундровой зоне. У г. Дудинка проходит её южная граница. Далее к югу узкой полосой (50-150 км) расположена лесотундра. Зона тайги простирается южнее северного полярного круга - от притоков Нижней Тунгуски на севере до г. Красноярск на юге. Лесостепная зона характерна для периферии Минусинской и Тувинской котловин (Дрюккер, Петрова, 1988).

Гидрографическая сеть водосборного бассейна р. Енисей имеет хорошее развитие и разработанную сеть глубоких речных долин с серией речных террас. По длине реки насчитывается до 9 террас, начиная от поймы. Направление речных долин определяется мощным поднятием Западного, Восточного Саян и Кузнецкого Алатау. Неравномерное развитие речной сети объясняется неоднородностью рельефа и геологическим строением бассейна.

Основными крупными притоками р. Енисей, впадающими справа, являются реки Ангара (длиной 1550 км), Подкаменная Тунгуска (1850 км) и Нижняя Тунгуска (2640 км). Меньшее количество притоков и меньшей величины впадает в р. Енисей слева, однако отличаются от правобережных хорошо развитой поймой. К наиболее крупным левобережным притокам относятся: Большая Хета (970 км), Елогуй (560 км), Турухан (540 км), Абакан (437 км), Сым (373 км) (Танасайчук, 1989). Левобережные притоки р. Енисей по площади составляют всего 18 % от площади бассейна правобережных притоков (Лебедев, Есаков, 1971; Дрюккер, Петрова, 1988). Это характеризует бассейн р. Енисей как резко ассиметричный. В целом в бассейне р. Енисей рек и речек с длиной 10 и более километров около 11,86 тыс. Их общая протяженность составляет 316 тыс. км (Гидрологическая изученность..., 1973). Отмечено, что густота речной сети уменьшается от 0,6-1,1 км/км<sup>2</sup> на севере до 0,28 км/км<sup>2</sup> на юге (Доманицкий и др., 1971).

Являясь интразональной рекой, р. Енисей имеет смешанное питание – снеговое, дождевое и подземное. В верховье преобладает дождевое, в среднем и нижнем течениях – снеговое. Подземное питание на всем протяжении играет сравнительно небольшую роль. В районе исследования основное питание р. Енисей получает за счет талых снеговых вод (40 % от годового стока) и дождевых осадков (37 %). По судовому ходу здесь преобладают глубины от 4 до 6 м, при проектном уровне средняя скорость течения составляют 1,5 до 2,0 м/с, грунты в основном песчано-галечные, местами каменистые. В русле реки отмечается значительное количество осередков и островов (Лощманская карта..., 1988).

На режим уровней вод р. Енисей большое влияние оказывают основные его притоки. Этим объясняется различие в характере хода уровней во время весеннего половодья на участках рек Верхнего и Нижнего Енисея. Уровни воды в реке колеблются значительно: подъемы во время больших половодий достигают на участках Верхнего Енисея 5-11 м, Среднего – 10-15 м, Нижнего – 15-23 м (Ресурсы..., 1973).

В нижнем бьефе Красноярской ГЭС уровень воды в р. Енисей обусловлен преимущественно двумя аспектами: режимом работы ГЭС и водностью года. Внутригодовые колебания уровня воды в нижнем бьефе Красноярской ГЭС достигают 6 м, суточные колебания – 25-40 см. В районе г. Красноярск объем годового стока составляет 86,2 км<sup>3</sup>. За весь период эксплуатации ГЭС среднемесячный расход воды изменялся от 1210 м<sup>3</sup>/с (март 1968 г.) до 7800 (июль 2006 г.) м<sup>3</sup>/с, среднегодовой расход воды равнялся 2736 м<sup>3</sup>/с. Минимальный суточный сброс воды отмечен 22 января 1968 г. – 1030 м<sup>3</sup>/с; максимальный 1 августа 1988 г. – 12400 м<sup>3</sup>/с (Кореньков, Москалец, 1983; Государственный водный кадастр ..., 1986-1990). В летний период при переполнении Красноярского водохранилища производятся дополнительные сбросы воды в нижний бьеф.

По физико-географическим условиям, характеру строения русла и долины, водному режиму р. Енисей по (Грезе, 1957) условно делится на три участка: 1. Верхний Енисей – от истока р. Большой Енисей до устья р. Ангары; 2. Средний Енисей – от устья р. Ангары до устья р. Нижней Тунгуски; Нижний Енисей – от устья р. Нижней Тунгуски до впадения в Енисейский залив.

В настоящее время, в силу возникших в результате зарегулирования реки плотинами ГЭС Саяно-Шушенского, Майнского и Красноярского водохранилищ, верхний участок р. Енисей (от г. Шагонар до г. Саяногорск, а также от г. Абакан до г. Дивногорск) утратил свой прежний облик горной реки с высокой скоростью течения и затяжным весенним половодьем, обусловленным неодновременным таянием снега на разных высотах.

Река Енисей на участке от Красноярской ГЭС до г. Красноярск, протяженностью 41 км, протекает между кряжами, сложенными, преимущественно, гранитами. Берега покрыты хвойным лесом. Здесь р. Енисей принимает 29 рек, речек и ручьев. Наиболее крупным притоком из них является р. Мана длиной 530 км, которая впадает в р. Енисей по правому берегу в 15 км ниже от плотины Красноярской ГЭС. Уклон русла в этом месте равен 30 см/км. На

уровенный режим данного участка, в силу непосредственно примыкания его к створу Красноярской ГЭС, влияет суточное и недельное регулирование мощности гидросооружения. При проектном уровне скорость течения в реке колеблется от 1,9 м/с (7 км/ч) на плесах до 2,8 м/с (10 км/ч) на перекатах и прилегающем к ГЭС участке. При минимальных пропусках Красноярской ГЭС скорость течения не превышает 0,6 м/с (2,1 км/ч).

Ниже г. Красноярска долина реки расширяется, в реке встречаются подводные гряды, являющиеся продолжением отрогов Енисейского кряжа. Из одной такой гряды образовался труднопроходимый Казачинский порог длиной примерно в 4 км. Общее падение здесь составляет 3,8 м, ширина русла – 550-600 м вместо характерной для этого участка 800-1300 м.

После впадения р. Ангара характер долины и русла р. Енисей резко меняется. Правый берег остается гористым, левый становится низким, пойменным. Река Енисей здесь приобретает черты равнинной реки: снижаются скорости течения (до 0,8-1,1 м/с), увеличиваются ширина русла (не менее 2000 м) и глубина (до 10-17 м), присутствуют многочисленные придаточные водоемы, водный режим характеризуется высоким весенним половодьем почти снегового происхождения. Отроги Енисейского кряжа р. Енисей пересекает в месте, расположенном выше устья р. Подкаменная Тунгуска, где образуется Осинковский порог. Ниже порога р. Енисей проходит через скалистое ущелье, где ширина русла составляет 740 м, а глубины увеличиваются до 60 м.

Ширина долины р. Енисей около устья р. Нижняя Тунгуска составляет примерно 40 км, у г. Дудинка и п. Усть-Порт – 150 км, русла – 2,5-5,0 км. Ниже впадения р. Нижняя Тунгуска преобладают глубины 14-20 м, ниже г. Дудинка – 20-25 м. В целом, минимальные глубины, характерные для всего Нижнего Енисея, колеблются в пределах от 5,0 до 8,5 м. Устьевой участок реки Енисей берет начало от устья р. Курейка. За устьевой створ принят створ мыса Сопочная Карга. Дельта р. Енисей берет начало ниже поселка Усть-Порт. Бреховские острова делят русло р. Енисей на множество протоков. Из них к основным рукавам относятся: Охотский Енисей, Каменный

Енисей, Большой Енисей и Малый Енисей. Общая ширина русла здесь – 50 км.

К основному фактору, определяющему распределение биоты, стоит отнести высокие скорости течения реки. Средняя скорость потока в пределах Верхнего и Среднего Енисея составляет 0,8-1,8 м/с. Самая высокая скорость речного потока весной, а наиболее низкая – осенью. Значения придонных скоростей течения ниже, чем у поверхности (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

Обширную территорию бассейна р. Енисей от берегов Атлантического океана отделяют тысячи километров, а проникновению с юга теплых и влажных воздушных масс с морей мешают высокие горные массивы на южных и восточных границах (Продукционно-гидробиологические..., 1993). Область переноса атлантических масс, господствующую в Восточной Европе и Западной Сибири, от области вторжения арктических масс на территории Восточной Сибири отделяет граница, проходящая по р. Енисей. Это отражается на климате западной и восточной частей бассейна. В отличие от восточной и северо-восточной частей бассейна, примерно до широты полярного круга, юго-западная часть бассейна более теплая и влажная, и только севернее, в зоне тундры, можно наблюдать сглаживание этой разницы.

Количество осадков максимально в летние месяцы (особенно в июле и августе), когда выпадает до 55 % их общего количества. Менее обильным осадками весенний период. Количество осадков в этот период колеблется от 8 до 22 %. Преобладающие ветра р. Енисей западного направления практически одинаковы в течение всего года (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

Расположение исследуемого района в центре Азиатского материка определило здесь резко континентальный климат, с длительной зимой и непродолжительными летними сезонами. До зарегулирования многолетняя средняя температура воздуха в районе г. Красноярска была положительная (0,1-0,5 °С). Средняя температура воздуха в январе составляла минус 18,3 °С (при

минимальном значении – минус 55,0 °С), в июле – плюс 19,4°С (при максимальном значении – плюс 40,0 °С) (Ресурсы..., 1973; Климат Красноярска, 1982). В результате создания Красноярской ГЭС климат в черте города изменился. Теперь в холодное время года отмечается повышение температуры воздуха на 2-4 °С, а в летом – понижение на 1-2 °С. Период, когда температура воздуха держится выше отметки 15 °С составляет 70-80 дней.

Число часов солнечного сияния в районе г. Красноярска в среднем за год составляет 1833. Отклонения в отдельные годы могут достигать 200-250 часов. Среднее годовое значение одного из основных климатических факторов – радиационного баланса – составляет от 900 до 1500 МДж/м<sup>2</sup> (Оценка воздействия..., 2006). Отрицательные значения радиационного баланса фиксируются с ноября по март. В марте и октябре происходит переход радиационного баланса через ноль (Космаков, 2001).

Температурный режим р. Енисей определяется его географическим положением, влиянием притоков и Красноярским водохранилищем. Морфометрические особенности Красноярского водохранилища (большая глубина, большая протяженность при небольшой ширине, максимальная боковая приточность в верховье и т.д.) и глубина заложенных водозаборных отверстий обуславливают в нижнем бьефе ГЭС понижение температуры воды летом и повышение осенью и зимой (Космаков, 2001).

Поступление из водохранилища воды с более высокой температурой уменьшает продолжительность ледостава в реке. Средняя зимняя температура сбрасываемой воды в нижний бьеф составляет 1,5-2,0 °С, что приводит к образованию незамерзающей полыньи длиной 50, а иногда и 200 км (Ресурсы... , 1973).

Суточный ход температуры воды до зарегулирования на середине р. Енисей имел слабовыраженный характер и определялся колебаниями теплоприхода на водную поверхность. В настоящее время суточные колебания также имеют место, однако в нижнем бьефе их определяют процессы, кото-

рые происходят в водохранилище. Что касается годового хода температуры воды, то вне зоны влияния ГЭС он определяется, как и суточный ход температуры воды, соотношением приходных и расходных компонентов теплового баланса поверхности воды реки (Космаков, 2001).

Река Енисей является важным энергоресурсом Сибири. В настоящее время именно на территории Сибири создана и функционирует самая мощная на планете Байкало-Ангара-Енисейская гидроэкосистема. К основным водотокам и водоемам, которые составляют эту гидроэкосистему, относятся озеро Байкал и его притоки; реки Ангара и Енисей с их водохранилищами. На сегодняшний день на реке создан как ряд мощных, так и менее крупных водохранилищ. Это Саяно-Шушенское, Майнское, Красноярское, Богучанское и Усть-Хантайское, Курейское водохранилища. Последние расположены на правых притоках р. Енисей (рр. Хантайка и Курейка) в Заполярье.

Для Красноярска, города с миллионным населением и с развитой промышленностью, река Енисей используется как источник воды для питья, промышленного, коммунального, сельскохозяйственного водоснабжения и орошения, для рыболовства и рыбоводства. Река Енисей поставляет высококачественную рыбу – осетровых, сиговых и лососевых. Годовой улов одних только сиговых составляет до 70 % от общего вылова в р. Енисей (Андрienко, 1990; Материалы..., 2008).

### 2.2.2. Гидрохимические показатели

На химический состав поверхностных вод влияют климатические и геоморфологические факторы, почвенно-геологические условия, а также гидромелиоративные мероприятия. В природных водах постоянно находятся соли, представленные главным образом в виде ионов, молекул и комплексов; органические вещества – в молекулярных соединениях и в коллоидном состоянии; газы – в виде молекул и гидратированных соединений; диспергированные примеси; гидробионты (планктон, бентос, нейстон); бактерии и вирусы



сы. В то же время гидробионты, в том числе и фитопланктон, благодаря своей жизнедеятельности, приводят к изменению гидрохимических свойств воды и влияют на качество поверхностных вод.

Современный химический состав р. Енисей в нижнем бьефе определяется химическим составом воды вышерасположенного Красноярского водохранилища и главных притоков. В свою очередь на химический состав водохранилища помимо притоков оказывают влияние, как процессы водообмена, так и процессы перемешивания в водоеме (Сороковикова, 1993, 2000; Красноярское водохранилище, 2008). Гидрохимический анализ воды дан на основе собственных многолетних наблюдений в 40 км от плотины Красноярской ГЭС.

Минерализация воды. Основная масса солевого состава пресных вод приходится на семь ионов:  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ . В пресных водах бикарбонаты кальция преобладают над другими солями. Сумма данных ионов определяет степень насыщения воды неорганическими (минеральными) веществами, величину приоритетного химического показателя – минерализацию воды (Гусева и др., 2000).

Слабая минерализация воды, отличающая р. Енисей и большую часть его притоков, обусловлена почвенно-геологическими условиями в пределах бассейна реки: слабым развитием четвертичных отложений, значительным распространением коренных пород, преобладанием почв подзолистого типа бедных минеральными солями и органогенными веществами (Волга и её жизнь, 1978; Сороковикова и др., 2000; Минеева и др., 2008). До зарегулирования стока минерализация воды Верхнего Енисея в течение года изменялась от 65 до 270 мг/л (Ресурсы..., 1973). В первые годы функционирования Красноярского водохранилища диапазон колебания минерализации воды в верхнем и нижнем бьефах составлял 81-140 мг/л и 101–137 мг/л соответственно (Сороковикова, 1993).

За период с 2008 по 2011 гг. многолетняя максимальная величина минерализации достигала  $89,03 \pm 3,42$  мг/л. Минимальное значение отмечено в

декабре 2008 г. (59,40 мг/л), максимальное – в феврале 2009 г. (117,00 мг/л). Среднее значение величины минерализации за четыре года составило  $84,69 \pm 1,36$  мг/л. Межгодовая динамика величин минерализации воды стабильна (табл. 2).

Таблица 2 – Ионно-солевой состав и жесткость воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Концентрация	Минерализация	Общая жесткость	Сульфаты	Хлориды	Кальций	Магний
	мг/л					
Предельная	59,40-117,00	0,94-1,75	4,79-16,10	0,52-2,74	15,70-24,6	2,20-3,70
2008 г.	$82,58 \pm 2,51$	$1,23 \pm 0,02$	$7,73 \pm 0,91$	-	$18,45 \pm 0,68$	-
2009 г.	$89,03 \pm 3,42$	$1,22 \pm 0,02$	$7,47 \pm 0,93$	2,07	$18,18 \pm 0,38$	$2,70 \pm 0,10$
2010 г.	$82,37 \pm 2,43$	$1,29 \pm 0,07$	$13,51 \pm 2,20$	$1,66 \pm 0,67$	$19,72 \pm 0,75$	$2,58 \pm 0,09$
2011 г.	$84,77 \pm 2,22$	$1,17 \pm 0,03$	$5,08 \pm 0,13$	$0,86 \pm 0,20$	$18,96 \pm 0,36$	$2,75 \pm 0,33$
Средняя	$84,69 \pm 1,36$	$1,23 \pm 0,02$	$8,45 \pm 0,98$	$1,06 \pm 0,20$	$18,90 \pm 0,29$	$2,68 \pm 0,11$

Примечание: «-» – данные отсутствуют

Минерализация воды реки Енисей в нижнем бьефе не имеет четко выраженного сезонного характера. С 2008 по 2010 гг. отмечено увеличение минерализации от зимнего периода к весеннему, в 2011 г. – от весеннего к летнему (рис. 2). В 2008 и 2009 гг. в среднем наибольшей величины минерализация достигала весной:  $86,00 \pm 2,81$  мг/л и  $95,80 \pm 5,74$  мг/л; в 2010 и 2011 гг. – летом:  $85,67 \pm 5,45$  мг/л и  $91,33 \pm 4,16$  мг/л.

Наблюдаемые максимальные значения в начале весеннего периода можно объяснить тем, что при низких уровнях воды приток небольшой и формируется, в основном, за счет стока из водохранилища и грунтовых вод. От лета к осени в течение трех лет (2008, 2010, 2011 гг.) наблюдается снижение уровня минерализации, в 2009 г., наоборот, увеличение.

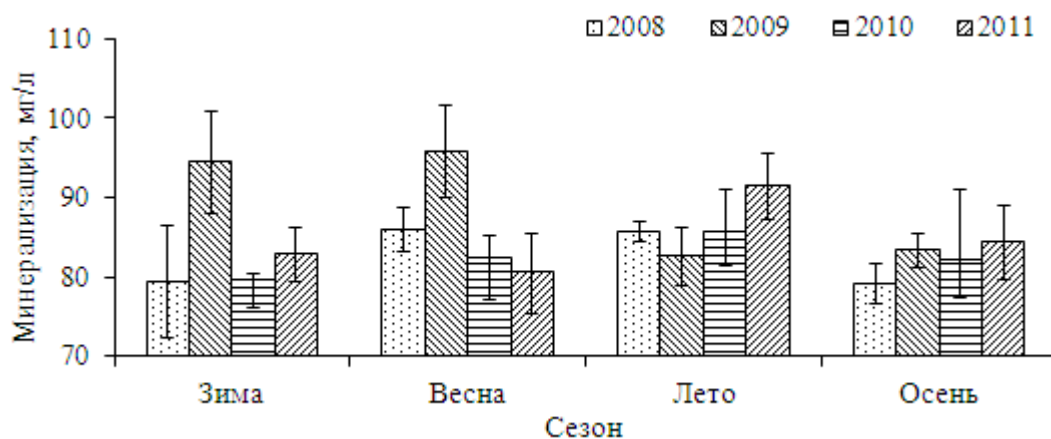


Рисунок 2 – Сезонные изменения величины минерализации воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (2008-2011 гг.)

По соотношению ионов вода р. Енисей относится к гидрокарбонатному классу. За период исследования концентрации главных ионов имели слабую межгодовую вариацию. Содержание ионов кальция изменялось от 15,70 мг/л (ноябрь 2009 г.) до 24,60 мг/л (сентябрь 2010 г.), составив в среднем  $18,90 \pm 0,29$  мг/л. Минимальное значение содержания ионов магния зафиксировано в июне 2011 г. (2,20 мг/л), максимальное – в сентябре того же года (3,70 мг/л). В среднем за четыре года концентрация магния в воде составила  $2,68 \pm 0,11$  мг/л. Содержание ионов сульфатов и хлоридов имеет более выраженную межгодовую вариабельность концентраций. С 2008 к 2010 гг. наблюдалось увеличение содержания сульфатов в 1,8 раз, к 2011 г. – снижение в 2,7 раза. По сравнению с 2008 г. содержание сульфатов в 2011 г. сократилось в полтора раза. Содержание хлоридов, напротив, к 2011 г. увеличилось в 1,3 раза (см. табл. 2).

Сезонная динамика концентрации главных ионов выражена слабо. Незначительная межсезонная изменчивость отмечена для ионов магния и хлоридов. Сезонные изменения концентраций ионов кальция и сульфатов более значительны. В весенне-летний период содержание кальция возрастало  $20,90 \pm 1,16$  мг/л, с последующим уменьшением к осеннему периоду – 16,80 мг/л. Исключение составил 2010 г., когда максимальная концентрация зафиксирована осенью – 22,03 мг/л.

Жесткость. Жесткость воды определяется наличием в ней растворенных солей, главным образом, она обусловлена наличием в ней ионов кальция и магния и является специфическим свойством природных вод. Общая жесткость – это сумма карбонатной и некарбонатной жесткости и определяется суммарной концентрацией ионов магния и кальция. В свою очередь карбонатную жесткость обуславливает содержание в воде карбонатных и бикарбонатных солей кальция и магния, некарбонатную – кальциевые и магниевые соли азотной, соляной, серной и кремниевой кислот. В горных районах в естественных условиях поступление в воду ионов кальция, магния и других щелочноземельных металлов определяется растворением и химическим выветриванием горных пород. Помимо этого источником этих ионов являются микробиологические процессы, которые протекают в почвах на площади водосбора и в донных отложениях. Помимо естественных поступлений ионов кальция и магния, данные ионы поступают в воду вместе со сточными водами предприятий, расположенных вдоль реки (Гусева и др., 2000).

Как в межгодовом, так и в сезонном аспектах, достоверных изменений жесткости воды р. Енисей не зарегистрировано (см. табл. 2). После зарегулирования реки предел колебания общей жесткости составлял 0,90-1,44 мг/л (Ресурсы..., 1973). По классификации Гусевой и др. (2000) жесткость воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярского водохранилища соответствует категории «мягкая».

Водородный показатель. Величина рН воды относится к числу важнейших показателей качества воды, от которой зависит не только развитие и жизнедеятельность водных растений, но и устойчивость различных форм миграции элементов, а также происходит изменение токсичности загрязняющих веществ. Водородный показатель, характеризующий концентрацию свободных ионов водорода в воде, очень важен для химических и биологических процессов, протекающих в природных водах (Гусева и др., 2000).

Вода р. Енисей в 40 км от плотины Красноярской ГЭС по средней многолетней концентрации ионов водорода характеризуется нейтральной и сла-

бощелочной реакцией среды ( $pH=7,59-7,70$ ), что подтверждается невысоким содержанием гидрокарбонатов, о чем было сказано выше. Слабая щелочность енисейской воды подтверждается и другими авторами (Ануфриева, 2003; Гаевский, 2006). За период наблюдений минимальная величина отмечена в апреле 2010 г. (6,98), максимальная – в мае 2008 г. (8,40). В среднем  $pH$  составляла  $7,62 \pm 0,02$ . Наиболее часто регистрируемой величиной являлась  $pH$  равной 7,51.

В течение 2008 и 2009 гг. максимальные величины водородного показателя характерны для мая ( $7,87 \pm 0,04$  и  $7,96 \pm 0,04$  соответственно), в течение 2010 и 2011 гг. – для января ( $7,84 \pm 0,01$  и  $7,71 \pm 0,04$  соответственно). В течение трех лет (2008-2010 гг.) осенний период характеризуется минимальными значениями этого показателя, прослеживается постепенное снижение величины  $pH$  от весны к осени. В 2011 г. от весны к осени, наоборот, отмечено увеличение  $pH$  до  $7,67 \pm 0,02$  (рис. 3).

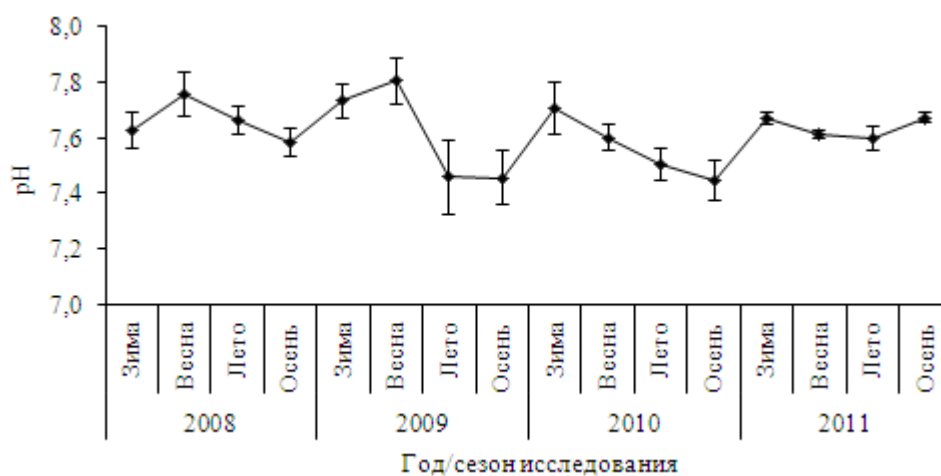


Рисунок 3 – Сезонная динамика величин  $pH$  в р. Енисей

Корреляционный анализ показал, что реакция среды обусловлена содержанием главных ионов в воде. При увеличении содержания магния и кальция в воде понижается  $pH$  ( $r = -0,59$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,01$  и  $r = -0,74$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,01$  соответственно). Отрицательная взаимосвязь также отмечена и в отношении влияния жесткости воды на  $pH$  ( $r = -0,56$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,01$ ) (рис. 4).

Мутность. Мутность является важным параметром, характеризующим качество воды. Мутность природных вод вызвана присутствием тонкодисперсных примесей, обусловленных нерастворимыми или коллоидными неорганическими и органическими веществами различного происхождения. Известно, что степень мутности определяет концентрацию нерастворимых веществ (Гусева и др., 2000).

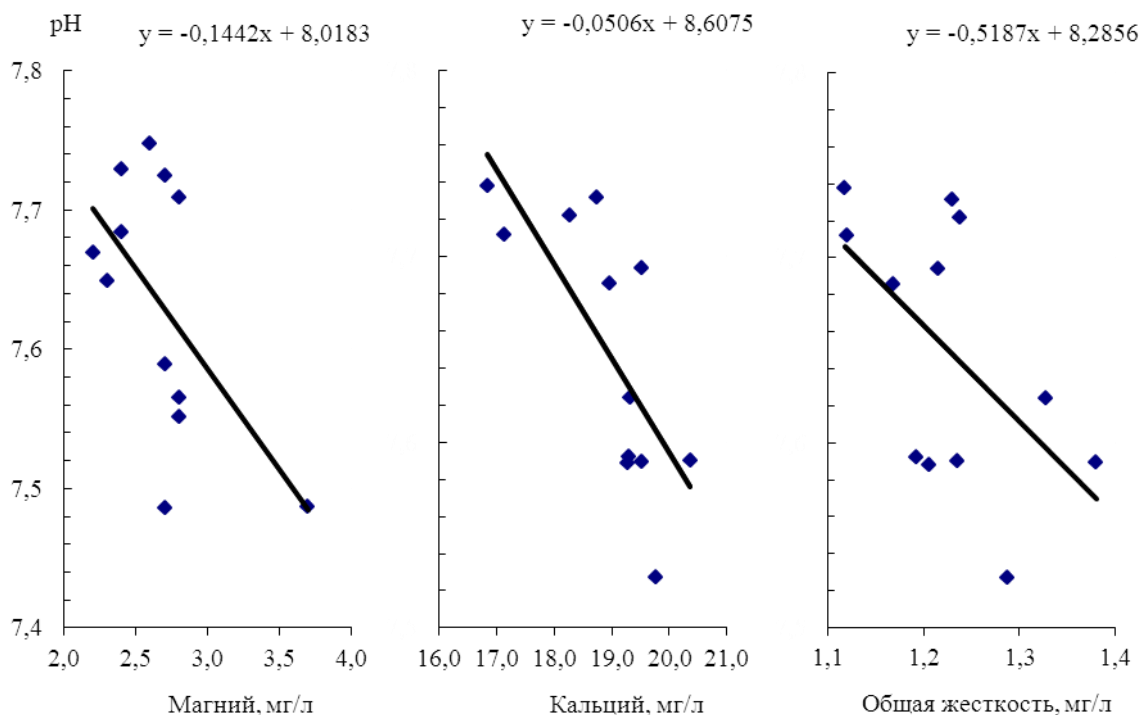


Рисунок – 4 Зависимость среднемесячных величин водородного показателя от среднемесячных концентраций магния, кальция и общей жесткости воды

За период исследования минимальное значение мутности отмечено в феврале 2009 г. (0,48 мг/л), максимальное – в апреле 2010 г. (9,4 мг/л). Наиболее часто регистрируемой величиной мутности являлась 0,99 мг/л, среднеарифметическая величина составила  $1,05 \pm 0,02$  мг/л (рис. 5).

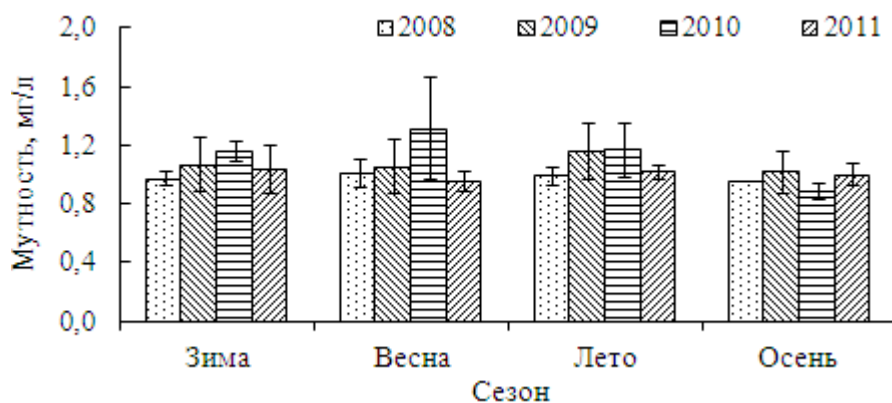


Рисунок 5 – Динамика величины мутности р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (2008-2011 гг.)

Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверные отличия средних значений мутности по фактору «месяц» ( $F = 3,08$ ;  $p < 0,05$ ), по фактору «год» и «сезон» достоверных отличий не выявлено ( $F = 1,20$ ;  $p > 0,05$ ;  $F = 1,02$ ;  $p > 0,05$  соответственно).

Цветность. Цветность является показателем качества воды, характеризующим интенсивность окраски воды. Присутствие гумусовых веществ и соединений трехвалентного железа в природной воде обуславливают её цветность. Количество гумусовых веществ и соединений трехвалентного железа зависит от многих факторов. Из основных стоит отметить геологические условия, водоносные горизонты, характер почв, наличие болот и торфяников в бассейне реки и многое другое. Высокая цветность воды ухудшает ее органолептические свойства и оказывает отрицательное влияние на развитие растительных и животных организмов, поскольку при окислении соединений железа и гумусовых веществ расходуется большое количество растворенного кислорода, вследствие чего наблюдается его резкое снижение (Гусева и др., 2000).

Цветность реки Енисей в районе водозабора подвержена сезонным колебаниям. По результатам четырехлетних наблюдений наибольшего значения она достигала в весенне-летний период, наименьшего – в осенне-зимний. Наблюдаемые весной и летом высокие значения цветности можно объяснить

паводковыми водами крупного притока р. Маны и подледным и весенним развитием диатомовых водорослей в Красноярском водохранилище (Кузьмин, Девяткин, 1975; Красноярское водохранилище, 2008).

За период наблюдений показатель цветности воды в течение года был нестабилен (рис. 6). Цветность в 2009 г. относительно 2008 г. снизилась, затем в 2010 г. она возросла в 1,2 раза, а в 2011 г. вновь снизилась и вышла на уровень 2009 года. В этот период цветность воды колебалась от 6,80 градусов (октябрь 2008 г.) до 13,33 градусов (май 2011 г.). За период наблюдений в среднем она составила  $9,27 \pm 0,20$  градусов, что меньше, чем в предыдущие годы наблюдений (Минеева и др., 2012). Величины такого порядка отмечены в оз. Байкал (около 10 градусов) (Байкал, 1993). В р. Волга цветность напротив гораздо выше – 30-60градусов (Волга и её жизнь, 1978).

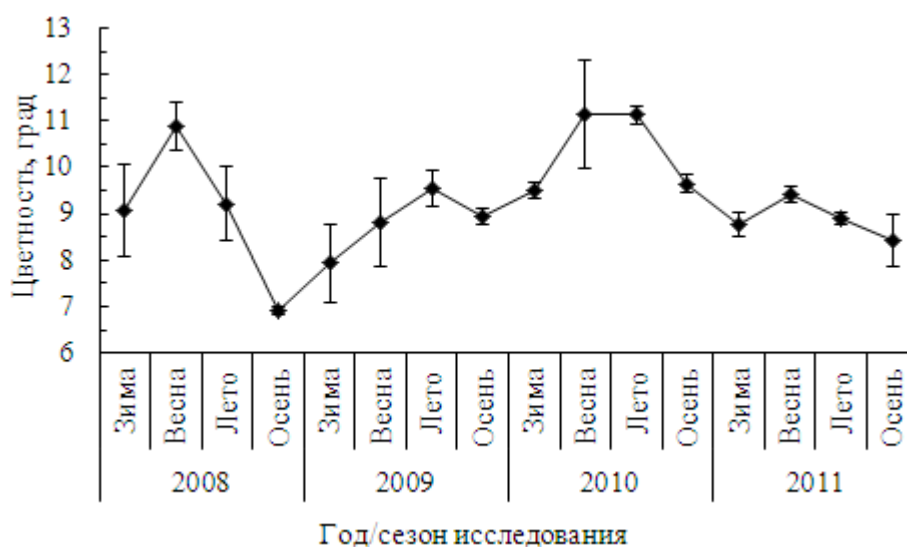


Рисунок 6 – Динамика цветности воды р. Енисей (2008-2011 гг.)

Растворенный кислород. Содержание кислорода и углекислого газа являются наиболее важными составляющими газового режима водоема. Растворенный кислород в природных водах находится в виде молекул  $O_2$ . Для нормального функционирования биоты в экосистеме и самоочищения вод он наиболее значимый элемент, который определяет величину окислительно-восстановительного потенциала, скорость процессов химического и биологического окислений органических и неорганических соединений (Гусева и др.,



2000). От плотины Красноярской ГЭС до Красноярска (40 км) кислородный режим в реке определяется влиянием водохранилища (сброс через плотину приводит к сильному перемешиванию водных слоев) и сильным течением реки (Красноярское водохранилище, 2008; Сорокикова, 1993).

За весь период наблюдений количество кислорода в реке Енисей было на уровне благоприятном для существования и развития водных организмов. Кислородный режим реки характеризовался как благополучный. Содержание растворенного кислорода в течение четырех лет изменялось от 9,30 (сентябрь 2010 г.) до 14,00 (апрель 2009 г.) мгО<sub>2</sub>/л, при среднем его значении  $11,72 \pm 0,18$  мгО<sub>2</sub>/л. Межгодовое распределение растворенного кислорода в воде стабильное (рис. 7). Дисперсионный анализ показал, что достоверных изменений в среднегодовых значениях растворенного кислорода не существует ( $F = 1,13$ ;  $p > 0,05$ ).



Рисунок 7 – Межгодовая динамика содержания растворенного кислорода (PK) в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

В то же время содержание растворенного кислорода имеет четко выраженный сезонный характер. Наименьшие концентрации кислорода зафиксированы в осенний период, что связано с прогревом воды в реке. Наибольшие концентрации характерны для весеннего периода (рис. 8). Коэффициент корреляции между температурой воды и растворенным в ней кислородом составил  $r = -0,87$  ( $n = 12$ ,  $p < 0,05$ ), что подтверждает факт достоверного снижения уровня кислорода в воде с возрастанием температуры воды. Еще одним фак-

тором, регулирующим содержание растворенного кислорода в реке, выступала численность фитопланктона. Между данными показателями наблюдалась обратная корреляционная зависимость ( $r = -0,66$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,05$ ). Данные свидетельствуют о естественном распределении кислорода в водотоке, что напрямую связано с температурами воды: чем выше температура воды, тем больше численность водорослей и ниже концентрация кислорода. Кроме того основную долю кислорода выделяет фитоперифитон, развивающийся с апреля по июнь в данном районе р. Енисей (Kolmakov et al., 2007).

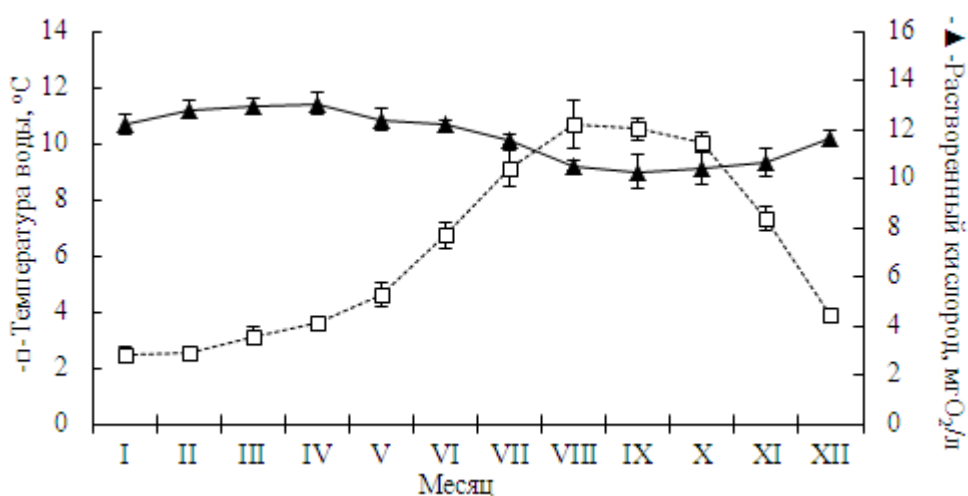


Рисунок 8 – Сезонная динамика температуры воды и растворенного кислорода в р. Енисей в период с 2008 по 2011 гг.

По результатам однофакторного анализа помимо температуры воды значимым фактором для изменения содержания кислорода оказался фактор «месяц» ( $F = 5,65$ ;  $p < 0,05$ ) (см. рис. 8). Из графика, построенного на основании среднемесячных значений, видно, что, начиная с начала года, содержание кислорода постепенно возрастает и в апреле достигает своего максимального значения. После чего наблюдается плавное снижение содержания кислорода вплоть до сентября месяца, а в дальнейшем со снижением температуры воды вновь содержание растворенного кислорода увеличивается.

Биогенные элементы. До зарегулирования водного стока плотинами Красноярской и Саяно-Шушенской ГЭС верхний участок Енисея представлял собой олиготрофный водоток с низким содержанием биогенных элемен-

тов, ионы которых являются важными показателями качества воды, они относятся к субстратным факторам, которые влияют на развитие фитопланктона. Основные субстратные факторы, ограничивающие развитие фитопланктона в природе – это азот, фосфор, а для диатомовых водорослей, которые преобладают в реке Енисей, еще и кремний, причем каждый из этих элементов может действовать по отдельности.

Как и прежде концентрации биогенных элементов исследуемого участка реки низкие (Сороковинова, 2000). Средняя концентрация N-NO<sub>3</sub> составила 0,79 ± 0,03 мг/л; N-NO<sub>2</sub> за период исследования аналитически практически не обнаруживался. Максимальная концентрация ионов аммония (N-NH<sub>4</sub>) достигала значения 0,163 мг/л (июнь 2008г.), минимальная – 0,016 мг/л (ноябрь 2009 г.), при средней концентрации 0,071 ± 0,01 мг/л (табл. 3).

Таблица 3 – Концентрация биогенных элементов в воде реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Азот, мг/л	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	1975-1978, 1984 гг. <sup>1</sup>
N-NO <sub>3</sub>	<u>0,75-0,98</u> 0,86 ± 0,05	<u>0,78-0,89</u> 0,84 ± 0,03	<u>0,74-0,87</u> 0,82 ± 0,03	<u>0,55-0,72</u> 0,66 ± 0,04	<u>0,01-0,16</u> 0,05 ± 0,04
N-NO <sub>2</sub>	= 0,0510	<u>&lt; 0,003</u> -	<u>&lt; 0,003</u> -	<u>0,0040-0,0044</u> 0,0042	<u>0,000-0,006</u> -
N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	<u>0,092-0,163</u> 0,131 ± 0,007	<u>0,016-0,136</u> 0,080 ± 0,013	<u>0,022-0,047</u> 0,035 ± 0,002	<u>0,026-0,063</u> 0,038 ± 0,003	<u>0,010-0,250</u> 0,060 ± 0,050

Примечание: «-» – данные отсутствуют; над чертой – предельные, под чертой – средние значения концентраций; <sup>1</sup> – Сороковинова, 2000

Наименьшие концентрации нитратного азота на протяжении всего периода наблюдений характерны для осени, наибольшие в 2008 г. зафиксированы зимой, в 2009-2010 гг. – весной, в 2011 г. – летом. Достоверных изменений содержания нитратного азота по сезонам не отмечено. Однако по фактору «год» дисперсионный анализ указывает на достоверное изменение кон-

центраций N-NO<sub>3</sub>, которые к 2011 г в среднем снизились в 1,3 раза ( $F = 6,17$ ;  $p < 0,05$ ).

Как отмечалось ранее, концентрация азота нитритного на протяжении всех лет наблюдений была ниже предела обнаружения ( $< 0,003$ ), и только лишь в трех пробах из 16 удалось зафиксировать его наличие. В 2008 г. присутствие N-NO<sub>2</sub> отмечено в августе (0,051 мг/л), в 2011 г. – в июне и сентябре (0,0044 мг/л и 0,0040 мг/л соответственно).

В межгодовом аспекте наблюдается достоверное изменение концентраций азота аммонийного ( $F = 33,99$ ;  $p < 0,05$ ). Зафиксировано значительное уменьшение количества N-NO<sub>4</sub> более чем в три раза, с уровня 1,131 мг/л в 2008 г. до 0,038 мг/л в 2011 г.

В нижнем бьефе Красноярской ГЭС концентрации фосфатов (PO<sub>4</sub>) изменялись от аналитического нуля до 20 мкг/л, фосфора общего (P<sub>общ</sub>) – от аналитического нуля до 32 мкг/л. В период с 2008 по 2011 г. пробы для определения в них содержания фосфора отбирались с периодичностью 1 раз в квартал. В результате фосфаты (PO<sub>4</sub>), предел обнаружения которых был более 0,01 мг/л, обнаружены в трех пробах из 16, также как и фосфаты (P), с пределом обнаружения более 0,003 мг/л. Фосфор общий, с пределом обнаружения более 0,01 мг/л, регистрировался по одному разу в год в 2008, 2009 и 2010 гг. В 2011 г. концентрации P<sub>общ</sub> были ниже предела обнаружения. Низкое содержание в воде р. Енисей азота и фосфора подтверждается и другими авторами (Сороковикова, 2000; Ануфриева, 2003).

Содержание кремния в период наблюдений в среднем достигало  $2,36 \pm 0,11$  мг/л. Минимальная концентрация зарегистрирована в ноябре 2008 г., максимальная – в апреле 2009 г. Наибольшие значения концентраций кремния определены в 2010 г. (его количество по сравнению с 2008 г. увеличилось в 1,3 раза). В межгодовом и сезонном аспектах достоверных изменений концентраций кремния не зафиксировано.

Металлы. Из общей выборки результатов исследований по металлам следует отметить железо, медь, цинк и марганец, поскольку данные показа-

тели имели значения близкие, либо выше ПДК рыбохозяйственных водоемов. Межгодовая динамика содержания общего железа, меди, цинка и марганца в воде р. Енисей в районе исследования представлена на рис. 9.

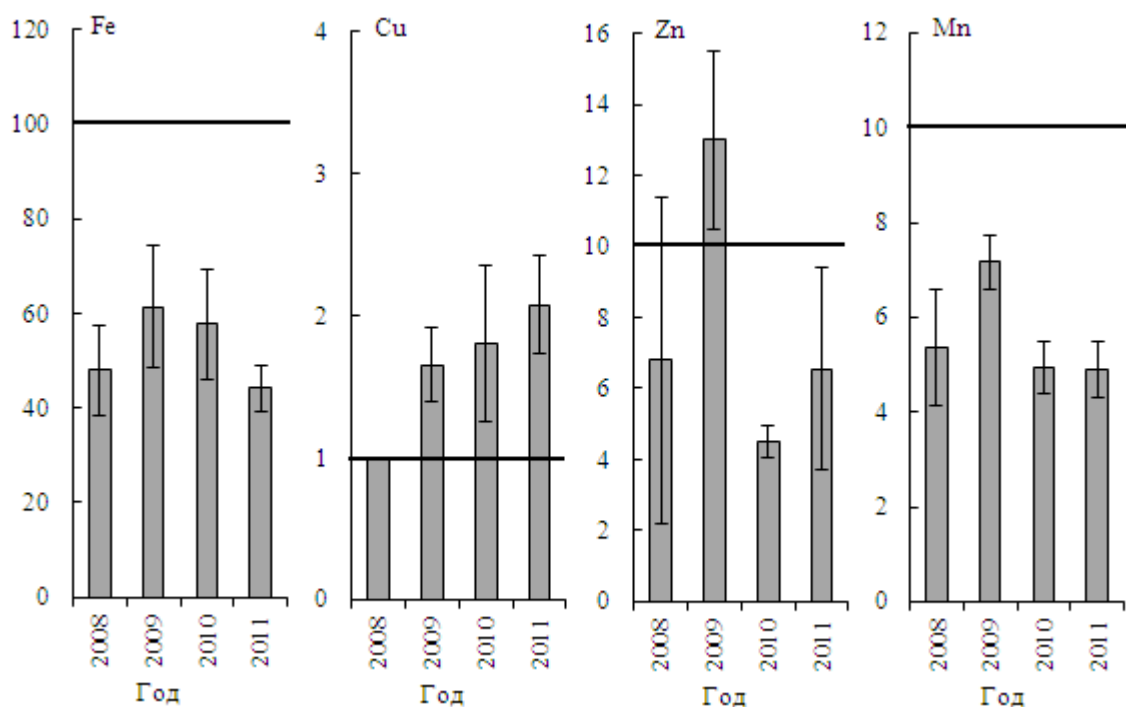


Рисунок 9 – Содержание металлов (мкг/л) в р. Енисей (нижний бьеф Красноярской ГЭС) с указанием границы ПДК рыбохозяйственных водоемов

Железо (Fe) относится к числу важных биогенных элементов. Соединения железа в поверхностные воды поступают в результате процессов выветривания, разрушения и растворения горных пород, а также с притоками подземных, промышленных и сельскохозяйственных стоков (Гусева и др., 2000). Среднее содержание железа за период наблюдений составило  $53,1 \pm 5,22$  мкг/л. В межгодовой динамике достоверных изменений содержания железа не установлено. С 2008 по 2009 гг. концентрация железа в реке возросла в 1,3 раза, в этот год зафиксированы наибольшие значения. С 2009 по 2011 гг. концентрация понизилась до уровня 2008 г. (табл. 4).

Медь (Cu) относится к числу важных микроэлементов, играет большую биологическую роль в синтезе гормонов, ферментов, витаминов, интенсивности окислительно-восстановительных процессов. Концентрация меди

варьировала от 1,0 (май 2008 г.) до 3,1 (июнь 2011 г.) мкг/л, в среднем содержание меди составляло  $1,8 \pm 0,2$  мкг/л. Наибольшие концентрации меди за период наблюдений зарегистрированы в летний период. Концентрация меди в течение четырех лет наблюдения превышала ПДК для воды рыбохозяйственного значения и при этом не достигает ПДК для воды хозяйственно-бытового значения (см. рис. 9, см. табл. 4).

Таблица 4 – Межгодовая динамика концентраций металлов в воде р. Енисей, мкг/л

Элемент	Год				ПДК	
	2008	2009	2010	2011	ХБ	РХ
Железо	$\frac{20,0-61,0}{48,0 \pm 9,5}$	$\frac{25,0-87,0}{61,4 \pm 12,9}$	$\frac{21,0-84,0}{57,6 \pm 11,7}$	$\frac{30,0-92,0}{44,1 \pm 4,9}$	300	100
Медь	$\frac{=}{1,0}$	$\frac{1,2-2,4}{1,7 \pm 0,3}$	$\frac{1,1-2,9}{1,8 \pm 0,6}$	$\frac{1,6-3,1}{2,1 \pm 0,4}$	1000	1
Цинк	$\frac{1,8-16,0}{6,8 \pm 4,6}$	$\frac{10,0-18,0}{13,0 \pm 2,5}$	$\frac{3,6-5,1}{4,5 \pm 0,5}$	$\frac{2,7-15,0}{6,6 \pm 2,9}$	5000	10
Марганец	$\frac{2,2-7,4}{5,4 \pm 1,2}$	$\frac{5,7-7,9}{7,2 \pm 0,6}$	$\frac{4,2-6,0}{4,9 \pm 0,6}$	$\frac{4,2-6,1}{4,9 \pm 0,6}$	100	10

Примечание: «-» – данные отсутствуют; над чертой – предельные, под чертой – средние значения концентраций элементов; ХБ – хозяйственно-бытовое; РХ – рыбохозяйственное значения

Цинк (Zn) в воде существует главным образом в ионной форме минеральных и органических комплексов. Цинк относится к числу активных микроэлементов, влияющих на рост и нормальное развитие живых организмов. Многие соединения цинка (прежде всего его сульфаты и хлорид) токсичны.

Содержание цинка в среднем для исследуемого участка реки равнялось  $7,6 \pm 1,58$  мкг/л. Наибольшая концентрация зарегистрирована в октябре 2009 г. (18,0 мкг/л), наименьшая – в мае 2008 г. (1,8 мкг/л). На протяжении четырех лет наблюдений отмечены значительные вариации концентраций цинка для 2008, 2009 и 2011 гг. В 2010 г. концентрация цинка в течение года варьировала слабо (см. табл. 4).

В 2009 г. концентрации цинка превышали ПДК для воды рыбохозяйственного значения (см. рис. 10), в этом году концентрация цинка в среднем увеличилась в 1,9 раза. К 2010 г. относительно 2008 г. она снизилась в 1,5 раз. В 2011 г. концентрация цинка составила  $6,6 \pm 2,87$  мкг/л, что практически сопоставимо со средней концентрацией 2008 г. ( $6,8 \pm 4,61$  мкг/л).

Марганец (Mn). В ряду активности металлов марганец находится между алюминием и цинком. Марганец – это мощный окислитель. В поверхностные воды марганец поступает в результате выщелачивания железа, главным образом, марганцевых руд, в процессе разложения водных животных и растительных организмов (Гусева и др., 2000).

Концентрации марганца варьировали в пределах от 2,2 (август 2008 г.) до 7,9 мкг/л (апрель, октябрь 2009 г.), среднее значение –  $5,7 \pm 0,46$  мкг/л. В течение 2008 г. величины концентраций марганца колебались в широком диапазоне (2,2-7,4 мкг/л), в последующие годы вариации концентраций были менее значительны (см. табл.4). Концентрация марганца в течение всех четырех лет наблюдений находится ниже ПДК как для воды хозяйственно-бытового, так и для воды рыбохозяйственного значения (см. рис. 9, см. табл. 4).

Содержание таких элементов, как кадмий (Cd), никель (Ni), молибден (Mo), свинец (Pb), алюминий (Al), ртуть (Hg), мышьяк (As) и хром (Cr) по материалам за 2008-2011 гг. в 40 км от Красноярской ГЭС аналитически не обнаруживалось. Концентрация данных элементов была ниже предела обнаружения (мг/л): кадмий  $< 0,0002$ ; никель  $< 0,0025$ ; молибден  $< 0,0025$ ; свинец  $< 0,0002$ ; алюминий  $< 0,04$ ; ртуть  $< 0,0001$ ; мышьяк  $< 0,001$ ; хром  $< 0,001$ . В то же время по данным (Ежегодники качества..., 2001-2006) в 35 км ниже г. Красноярск в 2000-2005 г. средние концентрации металлов были выше. Так концентрация алюминия в воде составляла до 0,25 мг/л; меди – до 0,021 мг/л; никеля – до 0,041 мг/л; марганца – до 0,067 мг/л; цинка – до 0,085 мг/л.

Органические вещества. В нижнем бьефе Красноярской ГЭС химический состав воды отражает особенности водоема и развивающихся в нем

процессов. Проходя через Красноярское водохранилище, в составе органических веществ енисейской воды увеличивается доля легкогидролизуемой фракции (Сороковикова, 2000).

Для характеристики органических веществ (ОВ) р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС использовались следующие величины: перманганатная окисляемость (ПО), химическое потребление кислорода (ХПК), биологическое потребление кислорода (БПК<sub>5</sub>), взвешенные вещества, нефтепродукты, СПАВ, фенолы.

Окисляемость – это величина, характеризующая содержание в воде органических и минеральных веществ, окисляемых одним из сильных химических окислителей. В случае перманганатной окисляемости в качестве окислителя выступает марганцево кислый калий, а бихроматной окисляемости – бихромат калия. Окисляемость относится к очень удобному комплексному параметру, позволяющему оценить общее загрязнение воды ОВ. Природа и химические свойства ОВ, находящихся в природной воде, весьма разнообразна. На их состав влияет широкий круг факторов: внутри водоемные биохимические процессы, поступление поверхностных и подземных вод, атмосферные осадки, промышленные и хозяйственно-бытовые сточные воды.

В водоемах и водотоках, подверженных существенному антропогенному воздействию, в качестве критерия содержания органических веществ в природной воде выступает бихроматная окисляемость (ХПК). В соответствии с требованиями к составу и свойствам воды водоемов у пунктов питьевого водопользования величина ХПК не должна превышать 15 мгО<sub>2</sub>/л.

Содержание органических веществ по бихроматной окисляемости в нижнем бьефе Красноярской ГЭС за период наблюдений изменялось от 5,20 до 10,60 мг О<sub>2</sub>/л, при среднем значении  $7,09 \pm 0,40$  мг О<sub>2</sub>/л (табл. 5). Достоверных различий по сезонам не зарегистрировано. С 2008 по 2011 гг. ХПК варьировало слабо, к 2011 г. концентрация бихроматной окисляемости возросла в 1,3 раза (см. табл. 5). Отношение перманганатной окисляемости к бихроматной окисляемости составляет 29-74 % (в среднем 42 %), что свиде-



тельствует об аллохтонном происхождении органического вещества (см. табл. 5). Данное отношение по сравнению с 1983-1984 гг. имеет более широкую амплитуду варьирования. Тридцать лет назад в районе г. Дивногорска отношение перманганатной окисляемости к бихроматной окисляемости составляло 37-68 % (при среднем значении 48 %) (Сороковикова, 2000).

Таблица 5 – Органические вещества в р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Период исследования		ПО	ХПК	БПК <sub>5</sub>	ПО/ХПК	БПК <sub>5</sub> /ПО	БПК <sub>5</sub> /ХПК
		мг О <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup>			%		
2008 г.	зима	2,61±0,28	6,10	3,00	43	115	49
	весна	2,82±0,04	7,90	1,30	36	46	16
	лето	2,44±0,25	5,90	0,90	41	37	15
	осень	2,21±0,12	6,00	0,90	37	41	15
2009 г.	зима	2,38±0,08	5,60	0,70	43	29	13
	весна	2,84±0,38	5,90	0,90	48	32	15
	лето	2,80±0,12	7,90	0,80	35	29	10
	осень	2,63±0,04	5,20	0,70	51	27	13
2010 г.	зима	2,92±0,32	7,50	0,90	39	31	12
	весна	3,78±0,76	8,50	1,30	44	34	15
	лето	3,47±0,22	8,30	1,40	42	40	17
	осень	3,92±0,36	5,30	1,20	74	31	23
2011 г.	зима	2,82±0,15	7,40	0,90	38	32	12
	весна	2,76±0,19	9,50	1,10	29	40	12
	лето	3,69±0,19	10,60	1,20	35	32	11
	осень	2,52±0,07	5,80	1,00	44	40	17
Среднее		2,91±0,09	7,09±0,40	1,14±0,14	41	39	16

Биохимическое потребление кислорода (БПК<sub>5</sub>) – это количество кислорода, требуемое для окисления органических веществ в аэробных условиях в процессе жизнедеятельности микроорганизмов. При минерализации, осуществляемой микроорганизмами, на первом этапе разрушается белок с выделением аммиака; продолжается этот процесс в течение пяти суток, что соответствует пятисуточному БПК<sub>5</sub>. Второй этап включает минерализацию биохимически окисляющихся веществ до процесса нитрификации, это проявляется на двадцатые-двадцать пятые сутки, что соответствует полному БПК<sub>полн.</sub>

Величина БПК<sub>5</sub> в отличие от ХПК указывает на присутствие в воде легкоокисляемого органического вещества. И хотя применительно к природ-

ным водоемам БПК<sub>5</sub> нельзя полностью отнести к показателю антропогенного воздействия, оно наиболее точно отражает наличие органического загрязнения водоема.

На исследуемом участке реки Енисей динамика величин БПК<sub>5</sub> в межгодовом аспекте довольно-таки значительна: от 0,70 мг О<sub>2</sub>/л (январь 2009 г.) до 3,00 мг О<sub>2</sub>/л (февраль 2008 г.). Наибольшие величины БПК<sub>5</sub> регистрировались в 2008 г. ( $1,53 \pm 0,40$  мг О<sub>2</sub>/л), наименьшие в 2009 г. ( $0,78 \pm 0,05$  мг О<sub>2</sub>/л). К 2011 г. величина БПК<sub>5</sub> снизилась в 1,5 раза ( $1,05 \pm 0,06$  мг О<sub>2</sub>/л). Межгодовые различия величин БПК<sub>5</sub> за период наблюдений недостоверны ( $F = 1,45$ ;  $p > 0,05$ ).

Отношения БПК<sub>5</sub> к перманганатной окисляемости и бихроматной окисляемости в районе водозабора составляют соответственно 27-115 и 10-49 %, что указывает на значительное содержание в воде нестойких органических веществ антропогенного происхождения. В 1983-1984 гг. в составе органических веществ преобладали биохимически устойчивые гумусовые вещества, доля в воде нестойких органических веществ антропогенного происхождения была мала (Сороковикова, 2000).

Взвешенное органическое вещество (ВОВ) – это содержащееся во взвеси количество органического вещества, изымаемого методом мембранной фильтрации (с диаметром пор – 0,85-1,00 мкм) и окисляемого бихроматом калия. При анализе ВОВ учитываются, в том числе, и живые организмы. ВОВ является наиболее ценной частью общего ОВ водоема для удовлетворения потребностей гидробионтов, оценки биологического самоочищения и т.д.

За период с 2008 по 2011 гг. количество взвешенных веществ составляло  $7,44 \pm 1,88$  мг/л. В 2009 и 2010 гг. содержание ВОВ не регистрировалось, поскольку содержание ВОВ было ниже предела обнаружения ( $< 5,00$  мг/л). Максимальное количество ВОВ отмечено в мае 2011 г. (13,00 мг/л), минимальное – в ноябре 2011 г. (5,00 мг/л).

Понятие «нефтепродукты» в гидрохимии условно ограничивается только углеводородной фракцией (алифатические, ароматические, алицикли-

ческие углеводороды). Нефтепродукты относятся к числу наиболее распространенных и опасных веществ, загрязняющих поверхностные воды (Гусева и др., 2000).

Среднее содержание нефтепродуктов составило  $0,0100 \pm 0,0008$  мг/л ( $0,006-0,020$  мг/л). Наибольшие величины концентраций нефтепродуктов характерны для 2009 г., когда среднегодовая концентрация по сравнению со среднегодовой концентрацией 2008 г. увеличилась в 1,45 раза. После 2009 г. наблюдалось снижение концентраций, к 2011 г. среднегодовая концентрация нефтепродуктов составила  $0,0072 \pm 0,0004$  мг/л.

Максимальные значения содержания нефтепродуктов в воде реки Енисей зафиксированы в зимнее время, когда температура воды минимальна, что снижает микробиологическую активность.

Синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ) представляют собой обширную группу соединений, различных по своей структуре. Они способны адсорбироваться на поверхности раздела фаз «вода-воздух» и понижать вследствие этого поверхностное натяжение. Кроме этого СПАВ оказывают значительное влияние на физико-биологическое состояние водных объектов, ухудшают кислородный режим и органолептические свойства, долгое время сохраняются в воде по причине медленного разложения (Гусева и др., 2000).

Средние величины СПАВ в реке за четырехлетний период наблюдений аналитически не обнаружены. Их ежеквартальные значения были ниже предела обнаружения ( $< 0,015$  мг/л).

Фенолы в естественных условиях образуются в процессах метаболизма водных организмов, при биохимическом распаде и трансформации органических веществ, протекающих как в водной толще, так и в донных отложениях. Фенолы – соединения нестойкие и подвергаются биохимическому и химическому окислению (Гусева и др., 2000).

С 2009 по 2010 гг. среднее содержание фенолов в нижнем бьефе Красноярской ГЭС составило  $0,0007 \pm 0,0001$  мг/л ( $0,0006-0,0010$  мг/л). В 2008 и в

2011 гг. количество фенолов в енисейской воде аналитически не определялось ( $< 0,0005$  мг/л).

Таким образом, установлено, что вода р. Енисей по соотношению ионов относится к гидрокарбонатному классу, к группе кальция, мягкая и характеризуется невысокой минерализацией, низким содержанием биогенных элементов, благополучным кислородным режимом. Полученные результаты свидетельствуют, что изменения режима минерализации воды и главных ионов, произошедшие в результате перекрытия р. Енисей плотиной Красноярской ГЭС, не сказались на значительном ухудшении качества воды на исследуемом участке. В соответствии с классификацией (Жукинский и др., 1981) качество воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС по гидрохимическим показателям, несмотря на широкий диапазон градаций (состояние водоема от предельно чистого до загрязненного), преимущественно относится ко II классу, разряду «очень чистая». Качество воды р. Енисей по всем химическим показателям удовлетворяет требованиям для воды водных объектов хозяйственно-питьевого водопользования, но при этом по ряду показателей (цинку и меди) не соответствует требованиям для воды водных объектов рыбохозяйственного значения.

### ГЛАВА 3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ, МЕЖГОДОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОТАМОФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ЕНИСЕЙ В НИЖНЕМ БЬЕФЕ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС

#### 3.1. Эколого-флористическая характеристика потамофитопланктона и биология доминирующих видов

Прежде чем приступить к характеристике видовой структуры потамофитопланктона необходимо доказать однородность его ценозов в нижнем бьефе Красноярского водохранилища. Для подтверждения однородности видового состава и количественных характеристик потамофитопланктона в нижнем бьефе, в районе, характеризующемся высокими скоростями течения и значительными суточными сбросами воды из верхнего бьефа, мы провели сравнение фитопланктона семи станций, расположенных вдоль русла р. Енисей в районе г. Красноярска (см. рис. 1). Пространственная динамика видового состава и численности основных систематических групп потамофитопланктона характеризуется относительным постоянством. Различия в структуре альгоценоза вдоль русла реки определяли виды, встречающиеся эпизодически и в небольшом количестве.

Динамика видовой структуры по станциям отражает характер аллогенной сукцессии потамофитопланктона реки. К преобладающим видам относили водоросли с численностью равной или больше 10 тыс. кл. /л на трех и более станциях (табл. 6). По данным наблюдений за период с 6 по 15 марта 2011 г. такими видами потамофитопланктона были *C. radiosa*, *D. vulgare* и *Nitzschia recta*. Достаточно регулярно среди них оказывались *Achnanthes lanceolata*, *Cocconeis pediculus*, *C. ventricosa*, *D. hiemale* и *Ulothrix subtilissima*; редко – *Chlorella vulgaris*, *Fragilaria* sp., *Gomphonema intricatum*, *Oscillatoria limosa*; ещё реже – *A. formosa*, *C. placentula*, *F. crotonensis*, *Gomphosphaeria lacustris*, *H. arcus*, *Melosira undulate*, *Nitzschia dissipata*, *R. curvata* и *Stephanodiscus hantzschii*.

Таблица 6 – Численность видов (тыс. кл./л) потамофитопланктона р. Енисей в черте г. Красноярска (6-15 марта 2011 г.)

Вид	Номер станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Achnanthes lanceolata</i>	<10,0	20,0	16,7	0,0	20,0	13,3	<10,0
<i>Chlorella vulgaris</i>	10,0	0,0	0,0	0,0	23,3	13,3	<10,0
<i>Cocconeis pediculus</i>	13,3	26,7	<10,0	0,0	0,0	16,7	13,3
<i>Cyclotella radiosa</i>	43,3	73,3	50,0	<10,0	66,7	86,7	76,7
<i>Cymbella ventricosa</i>	10,0	26,7	11,1	0,0	13,3	20,0	<10,0
<i>Diatoma hiemale</i>	10,0	33,3	16,7	20,0	0,0	20,0	<10,0
<i>Diatoma vulgare</i>	26,7	13,3	66,7	243,3	13,3	20,0	16,7
<i>Fragilaria sp.</i>	0,0	<10,0	116,7	26,7	36,7	0,0	0,0
<i>Gomphonema intricatum</i>	<10,0	13,3	16,7	16,7	0,0	0,0	0,0
<i>Navicula pupula</i>	0,0	0,0	16,7	10,0	0,0	20,0	<10,0
<i>Nitzschia recta</i>	20,0	33,3	11,1	26,7	20,0	33,3	<10,0
<i>Oscillatoria limosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	23,3	36,7	46,7
<i>Ulothrix subtilissima</i>	30,0	0,0	0,0	10,0	36,7	40,0	46,7

На отдельных станциях данный список видов дополняли: на станции 1 – *N. acicularis*; на станции 2 – *Chamaesiphon curvatus* и *Navicula tuscula*; на станции 3 – *Aulacoseira granulata*, *Cyclotella kuetzingiana*, *Navicula cryptocephala*, *M. varians*, *T. fenestrata*; на станции 4 – *Gomphonema constrictum*; на станции 7 – *Gomphonema acuminatum*.

Несмотря на то, что на потамофитопланктон исследуемого участка р. Енисей (в черте г. Красноярска) могут оказывать влияние крупные правобережные притоки (рр. Мана, Базаиха), для всех исследованных станций по фарватеру со сравниваемой станцией 2 (водозабор «Гремячий Лог») установлены достаточно высокие коэффициенты флористического сходства по Соренсену (КФС) от 0,50 до 0,69. Наиболее близки по видовому составу были ценозы станция 2 с вышерасположенной станцией 1 (при КФС 0,69), со станцией 3 (при КФС 0,58) и станцией 5 (при КФС 0,59). КФС между ценозами станции 2 и нижерасположенных станций на р. Енисее имели низкие значения и изменялись от 0,52 (станция 7) до 0,55 (станция 6), вероятно влияние города и островов на реке. Из общей динамики изменения видового состава потамофитопланктона выделялась станция 4 с низким значением КФС между

сравниваемыми участками – 0,50. В целом для всего района исследования выявлена высокая степень сходства видового состава.

Фитоценозы исследуемого участка реки отличались большой степенью сложности и значительными величинами индекса Шеннона (2,91-3,42). Высокие значения индекса видового разнообразия показывали, что формирование биомассы фитопланктона осуществлялось несколькими видами в одинаковой степени, что свидетельствовало об устойчивости системы.

За период исследования низкой численностью потамофитопланктона отличалась станция 1, высокой – станция 3 (рис. 10). Общая численность на станции 1 составляла 0,25 млн. кл./л, общая биомасса – 0,31 мг/л; на станции 3 – 0,52 млн. кл./л и 1,08 мг/л соответственно. Изменения структурных показателей фитопланктона вдоль русла по течению реки четко не выражены и изменялись в небольшом диапазоне.

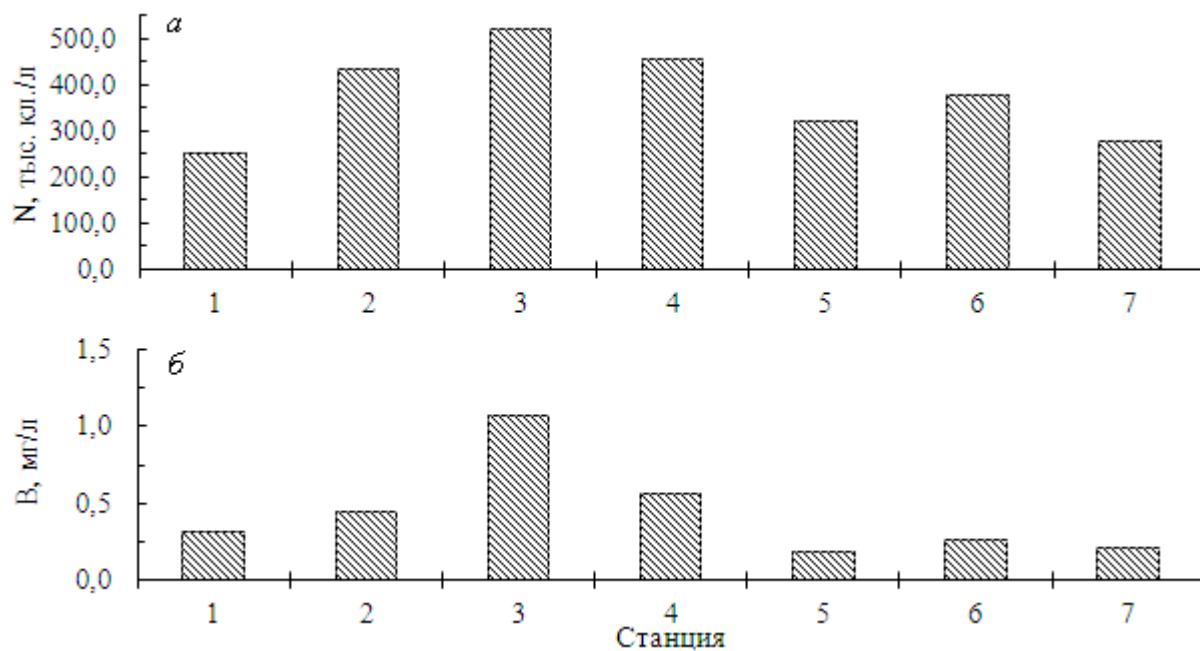


Рисунок 10 – Динамика общей численности (а) и биомассы (б) потамофитопланктона вдоль русла р. Енисей в черте г. Красноярска (6-15 марта 2011 г.)

Таким образом, на формирование потамофитопланктона нижнего бьефа, прежде всего, оказывали влияние скорость течения и сброс воды из верхнего

бьефа водохранилища, а не географическое положение станций, сток притоков. Протяженность участка вдоль русла в условиях нижнего бьефа не оказывала значительного влияния, поэтому пространственную динамику структурных показателей пеламофитопланктона в районе всего нижнего бьефа можно считать однородной. Следовательно, для дальнейших детальных исследований можно использовать одну станцию. Данная станция будет выступать в качестве реперной, или модельного объекта, где при частом отборе проб с высокой степенью достоверности удастся оценить закономерности долговременных изменений, изучить организацию планктонного альгоценоза, сезонную сукцессию и межгодовые вариации.

При изучении пеламофитопланктона (далее как синоним, фитопланктон или реопланктон) учитывались все виды водорослей, встречающиеся в толще воды, с последующим подразделением их на планктонные водоросли пелагиали и литорали, бентосные формы и эпибионты. Всего с 2008 по 2011 гг. в пеламофитопланктоне р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС обнаружено 99 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к 6 отделам, 8 классам, 15 порядкам, 28 семействам и 47 родам (табл. 7).

Особую роль в формировании фитоценоза исследуемого участка реки на протяжении четырех лет наблюдений играли диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода) и зеленые (22) водоросли, объединяющие 57,1 % порядков, 66,7 % семейств и 80,4 % родов (табл. 8). Они включали 87,9 % общего флористического разнообразия. Отделы цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1) немногочисленны и характеризовались небольшим видовым разнообразием. В сумме они составляли 12 % видового состава (12 видов). Преобладание в структуре фитопланктона диатомовых водорослей характерно для другой крупной реки Сибири – Оби (Науменко, 1996), но не для р. Иртыш, где особую роль в структуре играют синезеленые водоросли (Баженова, 2005).



Таблица 7 – Флористический состав и эколого-географическая характеристика потамофитопланктона р. Енисей

Таксон	Год исследования				Частота встречаемости	Сапробность	Экология, география	Галобность	Отношение к рН
	2008	2009	2010	2011					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Отдел Cyanobacteria									
Класс Chroococophyceae									
Порядок Chroococales									
Семейство Synechococcaceae									
<i>Dactylococcopsis sp.</i>	+	+	+	+	р	-	-	-	-
Семейство Merismopediaceae									
<i>Merismopedia elegans</i> A. Br.	+	+	+	+	р	β-о	П-Б (к)	И	Ин
Семейство Gloeocapsaceae									
<i>Gloeocapsa sp.</i>	+	+	+		р	-	-	-	-
Семейство Gomphosphaeriaceae									
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod.	+	+	+	+	ч	β	П (к)	И	-
Порядок Dermocarpales									
Семейство Chamaesiphonaceae									
<i>Chamaesiphon curvatus</i> Nordst.	+	+	+	+	р	χ-β	Б (-)	-	-
<i>Chamaesiphon sp.</i>		+	+	+	р	-	-	-	-
Класс Hormogoniophyceae									
Порядок Oscillatoriales									
Семейство Oscillatoriaceae									
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.	+	+	+	+	р	β	П-Б (к)	Гл	-
<i>Oscillatoria tenuis</i> Ag.	+	+	+	+	р	β-α	П-Б (к)	Гл	-
Отдел Bacillariophyta									
Класс Centrophyceae									
Порядок Aulacosirales									
Семейство Aulacosiraceae									
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.	+	+	+	+	ч	β-α	П-Б (к)	И	Ин
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>curvata</i> (Grun.) Hust.	+		+	+	р	-	-	-	-
<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Mull.) Sim.	+	+	+	+	ч	о-χ	П (б)	И	Ац
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrb.) Sim.			+		р	β-о	П-Б (к)	И	Ин
Порядок Melosirales									
Семейство Melosiraceae									
<i>Melosira undulata</i> (Ehr.) Kutz.	+	+	+	+	р	-	П (к)	И	Ин
<i>Melosira varians</i> Ag.	+	+	+	+	р	α-β	П-Б (к)	Гл	Ал

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Порядок Thalassiosirales Семейство Stephanodiscaceae									
<i>Cyclotella kuetzingiana</i> Thw.	+	+	+	+	ч	β	П-Б (к)	Гл	Ин
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kutz.			+	+	р	о-α	П-Б (к)	Гл	Ал
<i>Cyclotella ocellata</i> Pant.		+		+	р	о	П-Б (к)	И	Ин
<i>Cyclotella radiosa</i> (Grun.) Lemm.	+	+	+	+	н	о-β	П (к)	И	Ал
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	+	+	+	+	ч	α-β	П (к)	И	Ал
Семейство Biddulphiaceae									
<i>Acanthoceras zachariasii</i> (Brun.) Sim.	+	+	+	+	р	β-α	П (к)	-	-
Класс Pennatophyceae Порядок Fragilariales Семейство Tabellariaceae									
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kutz.	+	+	+	+	р	χ	П-Б (к)	Гб	Ац
Семейство Fragilariaceae									
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.				+	р	о-β	Б (к)	Гб	Ал
<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.	+	+	+	+	ч	β-о	П-Б (к)	Гб	Ин
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	+	+	+	+	н	β-α	П-Б (к)	И	Ин
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	+	+	+	+	н	α-β	П (к)	Гл	Ал
<i>Fragilaria</i> sp.	+	+	+	+	р	-	-		-
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrb.) Patr.	+	+	+	+	ч	β	Б (а-а)	И	Ал
<i>Synedra acus</i> Kutz.		+	+	+	р	о-α	П (к)	И	Ал
<i>Synedra acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.			+		о	о	П (к)	И	Ал
<i>Synedra acus</i> var. <i>radians</i> Kutz.				+	р	о-α	Б (к)	И	Ал
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	+	+	+	р	о	П-Б (к)	И	Ал
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	+	+	+	+	н	-	П (к)	И	Ал
Порядок Raphinales Семейство Achnanthaceae									
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	+	+	+	+	ч	о-α	Б (к)	И	Ал
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	+	+	+	ч	о-β	П-Б (к)	И	Ал
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.		+	+	+	р	χ-о	П-Б (к)	И	Ал
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	+	+	+	+	ч	о-χ	П-Б (к)	И	Ал
<i>Achnanthes linearis</i> (W. Sm.) Grun.	+	+	+	+	р	χ-о	Б (к)	И	Ин
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kutz.) Grun.	+	+	+	+	ч	χ-о	П-Б (к)	И	Ал
Семейство Naviculaceae									
<i>Navicula atomus</i> (Nag.) Grun.				+	о	о	Б (к)	И	-
<i>Navicula cari</i> Ehr.			+	+	о	β-α	П-Б (к)	И	Ин
<i>Navicula cincta</i> (Ehr.) Kutz.				+	о	χ-о	Б (к)	Гл	Ал
<i>Navicula cryptocephala</i> Kutz.	+	+	+	+	ч	χ	П-Б (к)	И	Ал
<i>Navicula cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grun.				+	р	α-β	П-Б (к)	Гл	Ал
<i>Navicula dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.				+	о	α-β	Б (к)	И	Ин
<i>Navicula exigua</i> (Greg.) O. Mull.		+			р	о-α	Б (к)	И	Ал
<i>Navicula gracilis</i> Ehr.			+	+	р	β	Б (к)	И	Ал
<i>Navicula minuscula</i> Grun.				+	р	β-α	Б (к)	Гл	Ал

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Navicula placentula</i> (Ehr.) Grun.				+	р	χ-β	Б (κ)	И	Ал
<i>Navicula pupula</i> Kutz.	+	+	+	+	р	χ-ο	Б (κ)	Гл	Ин
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.	+	+	+	+	ч	ο	Б (б)	И	Ин
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kutz.	+			+	р	β	Б (κ)	Гл	Ал
<i>Navicula tuscula</i> (Ehr.) Grun.		+		+	р	ο-χ	П-Б (κ)	И	Ал
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kutz.) Rabenh.	+	+	+	+	р	ο-χ	Б (κ)	И	Ал
<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kutz.) Rabenh.				+	ο	χ	П-Б (κ)	И	Ал
<i>Cymbella prostrata</i> (Berk.) Cl.		+	+	+	р	ο-α	Б (κ)	И	Ин
<i>Cymbella skvortzowii</i> Skabitsch.	+			+	р		Б (б)	И	Ин
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.		+		+	р		Б (а-а)	И	-
<i>Cymbella tumida</i> (Breb.) V. H.			+		р	χ	Б (κ)	И	Ал
<i>Cymbella turgida</i> (Greg.) Cl.	+	+	+	+	ч		Б (κ)	И	Ал
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.	+	+	+	+	ч	ο-β	Б (κ)	И	Ин
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M.Schmidt	+	+	+	+	р	χ	Б (а-а)	И	Ин
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	+	+	+	+	р	β	П-Б (κ)	И	Ал
<i>Gomphonema acuminatum</i> var. <i>coronatum</i> (Ehr.) W. Sm.			+		ο	β	П-Б (κ)	И	Ин
<i>Gomphonema constrictum</i> Ehr.		+		+	ч	ο	Б (κ)	И	Ал
<i>Gomphonema intricatum</i> Kutz.	+	+	+	+	ч	χ-ο	П-Б (κ)	И	Ин
<i>Gomphonema lanceolatum</i> Ehr.	+	+	+	+	р	χ-ο	П-Б (κ)	И	Ал
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kutz.	+			+	р	β-α	Б (κ)	И	Ал
<i>Gomphonema ventricosum</i> Greg.	+			+	р	ο-χ	П (κ)	И	Ин
Семейство Nitzschiaceae									
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	+	+	+	+	р	ο-β	П-Б (κ)	И	Ал
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kutz.) Grun.	+	+	+	+	ч	χ	Б (κ)	И	Ал
<i>Nitzschia palea</i> (Kutz.) W. Sm.	+	+	+	+	ч	ο-χ	П-Б (κ)	И	Ин
<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch.	+	+	+	+	ч	χ	Б (κ)	И	Ал
<i>Surirella</i> sp.	+	+	+	+	р	-	-	-	-
Отдел Chlorophyta									
Класс Chlorophyceae									
Порядок Chlorococcales									
Семейство Chlorococcaceae									
<i>Characium sieboldii</i> A. Br.	+			+	ο	-	-	-	-
<i>Schroederia setigera</i> (Schrod.) Lemm.	+			+	р	β-ο	П (κ)	И	-
<i>Schroederia spiralis</i> (Printz.) Korsch.	+	+		+	р	β-ο	-	-	-
Семейство Palmellaceae									
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourr.	+			+	р	-	П (κ)	И	-
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Br.) Hansg.	+	+	+	+	р	β	П-Б (κ)	И	-
Семейство Oocystaceae									

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer.	+	+	+	+	ч	α	П-Б (κ)	Гл	-
Семейство Hydrodictyaceae									
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	+			+	р	о-α	П (κ)	И	Ин
Семейство Selenastraceae									
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (Turp.) Lemm.	+	+	+	+	р	β	П (-)	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind.	+	+	+	+	р	β	П-Б (κ)	-	-
<i>Monoraphidium irregulare</i> (G.M. Smith) Kom.-Legn.		+	+	+	р	-	П-Б (κ)	-	-
<i>Selenastrum gracile</i> Reinsch	+	+	+	+	р	о-α	П-Б (κ)	-	-
Семейство Scenedesmaceae									
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G.S. West	+	+	+	+	р	о-α	П-Б (κ)	И	Ин
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb.	+	+	+	+	р	β	П (κ)	И	Ин
<i>Tetrastrum elegans</i> Playf.	+	+	+	+	р	о-β	П (κ)	И	-
Порядок Ulothrichales Семейство Ulothrichaceae									
<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh.				+	о	β	Б (-)	-	-
<i>Ulothrix zonata</i> (Web. et Mohr) Kutz.	+	+	+	+	р	о-α	П-Б (κ)	И	Ин
<i>Ulothrix</i> sp.		+			о	-	-	-	-
Порядок Cladophorales Семейство Cladophoraceae									
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kutz.	+	+	+	+	р	β-о	П-Б (κ)	-	Ал
<i>Cladophora</i> sp.		+		+	о		-		-
Порядок Zygnematales Семейство Spirogyraceae									
<i>Spirogyra</i> sp.	+	+	+	+	р	-	-	-	-
Порядок Desmidiales Семейство Desmidiaceae									
<i>Staurastrum gracile</i> Ralfs	+	+	+	+	р	о-β	П (κ)	И	-
<i>Staurastrum</i> sp.		+	+	+	р	-	-	-	-
Отдел Dinophyta Класс Dinophytceae Порядок Peridinales Семейство Peridiniaceae									
<i>Ceratium cornutum</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	+	+	+	+	р	о	П (-)	-	-
<i>Ceratium hirendinella</i> (O. F. Mull.) Bergh	+	+	+	+	р	о	П (κ)	И	-
Отдел Chrysophyta Класс Chrysophyceae Порядок Chromulinales Семейство Lepochromonadaceae									
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof	+	+	+	+	р	о-α	П (κ)	И	Ин

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Отдел Cryptophyta									
Класс Cryptomonadineae									
Порядок Cryptomonadales									
Семейство Cryptomonadaceae									
<i>Chilomonas sp.</i>				+	p	-	-	-	-

Примечание: Условные обозначения эколого-географической характеристики и местообитания водорослей: П – планктонный, Б – бентосный, П-Б – планктонно-бентосный; к – космополитный, а-а – аркто-альпийский, б – бореальный, (-) – данные отсутствуют. Галобность: Гб – галофоб, И – индифферент, Гл – галофил. Отношение к рН: Ал – алкалофил + алкалобионт, Ин – индифферент, Ац – ацидофил + ацидобионт. Частота встречаемости: о – очень редко (менее 1%), р – редко (1-20 %), ч – часто (20-50 %), н – наиболее часто (более 50 %). Сапробность:  $\chi$  – ксеносапробионт,  $\chi$ -о – ксено-олигосапробионт, о- $\chi$  – олиго-ксеносапробионт,  $\chi$ - $\beta$  – ксено-бетамезосапробионт, о – олигосапробионт, о- $\beta$  – олиго-бетамезосапробионт,  $\beta$ -о – бета-олигосапробионт, о- $\alpha$  – олиго-альфамезосапробионт,  $\beta$  – бетамезосапробионт,  $\beta$ - $\alpha$  – бета-альфамезосапробионт,  $\alpha$  – альфамезосапробионт,  $\alpha$ - $\beta$  – альфabetамезосапробионт.

Несмотря на то, что в межгодовой динамике существенных изменений в соотношении обилия водорослей основных систематических групп не нашлось, трансформация видового состава альгоценоза все же наблюдалась (см. табл. 8). Незначительные межгодовые изменения таксономического состава фитопланктона подтверждаются высокими коэффициентами флористического сходства (КФС), которые изменялись от 60 % (для 2008-2009 гг.) до 87 % (для 2009-2010 гг.). КФС между 2008 и 2010 гг. составлял 70 %, между 2008 и 2011 гг. – 67 %, между 2009 и 2011 гг. – 85 %, между 2010 и 2011 г. – 86 %.

Таксономическое разнообразие диатомовых формируют преимущественно водоросли порядка *Raphinales* (3 семейства, 10 родов и 41 вид). В сумме к ним относится 33,3 % всех семейств, 47,8 % родов и 55,6 % видов водорослей.

Лидирующие позиции в спектре семейств по числу родов принадлежали *Fragilariaceae* (6) и *Naviculaceae* (5). Большая часть семейств представлена одним-двумя родами. Условия обитания водорослей, обусловленные географическим положением исследуемого участка реки Енисей, определили порядок расположения ключевого спектра семейств по

Таблица 8 – Таксономическая структура потамофитопланктона  
р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Отдел	Количество таксонов					% от общего числа видов
	Классов	Порядков	Семейств	Родов	Видов	
2008 г.						
Cyanobacteria	2	3	6	6	7	10,6
Bacillariophyta	2	4	8	20	39	59,1
Chlorophyta	1	4	10	16	17	25,8
Dinophyta	1	1	1	1	2	3,0
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1,5
Chrysophyta	-	-	-	-	-	0,0
<i>Всего:</i>	7	13	26	44	66	100,0
2009 г.						
Cyanobacteria	2	3	6	6	8	11,3
Bacillariophyta	2	4	8	20	43	60,6
Chlorophyta	1	4	9	12	17	23,9
Dinophyta	1	1	1	1	2	2,8
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1,4
Chrysophyta	-	-	-	-	-	0,0
<i>Всего:</i>	7	13	25	40	71	100,0
2010 г.						
Cyanobacteria	2	3	6	6	8	11,4
Bacillariophyta	2	4	8	20	45	64,3
Chlorophyta	1	4	8	12	14	20,0
Dinophyta	1	1	1	1	2	2,9
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1,4
Chrysophyta	-	-	-	-	-	0,0
<i>Всего:</i>	7	13	24	40	70	100,0
2011 г.						
Cyanobacteria	2	3	5	5	7	7,5
Bacillariophyta	2	4	8	21	61	65,6
Chlorophyta	1	4	10	16	21	22,6
Dinophyta	1	1	1	1	2	2,2
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1,1
Chrysophyta	1	1	1	1	1	1,1
<i>Всего:</i>	8	14	26	45	93	100,0

числу зарегистрированных таксонов. Среди «ведущих» по разнообразию таксонов водорослей рангом ниже рода выделяются семейства *Naviculaceae* (30 видов), *Fragilariaceae* (11), *Achnanthesaceae* (6), *Stephnodiscaceae* и *Nitzschiaceae* (по 5) (табл. 9). К ним относится 57,6 % видов, разновидностей

и форм водорослей планктона исследуемого участка реки. В первом семействе большинство представителей – бентосные формы (57,1 % от числа видов с известной экологией). Второе семейство представлено планктонными организмами (50 %).

Таблица 9 – Состав семейств в альгофлоре планктона р. Енисей по числу родов (1) и таксонов рангом ниже рода (2)

Семейство	1		2	
	Число	Процент	Число	Процент
Naviculaceae	5	18,5	30	30,3
Fragilariaceae	6	22,2	11	11,1
Achnanthaceae	3	11,1	6	6,1
Stephnodiscaceae	2	7,4	5	5,1
Nitzschiaceae	2	7,4	5	5,1
Aulacosiraceae	1	3,7	4	4,0
Selenastraceae	3	11,1	4	4,0
Chlorococcaleae	2	7,4	3	3,0
Scenedesmaceae	3	11,1	3	3,0
Ulotrichaceae	1	3,7	3	3,0
Chamaesiphonaceae	1	3,7	2	2,0
Oscillatoriaceae	1	3,7	2	2,0
Palmellaceae	2	7,4	2	2,0
Cladophoraceae	1	3,7	2	2,0
Desmidiaceae	1	3,7	2	2,0
Peridiniaceae	1	3,7	2	2,0
Melosiraceae	1	3,7	2	2,0
Synechococcaceae	1	3,7	1	1,0
Merismopediaceae	1	3,7	1	1,0
Gloeocapsaceae	1	3,7	1	1,0
Gomphosphaeriaceae	1	3,7	1	1,0
Biddulphiaceae	1	3,7	1	1,0
Tabellariaceae	1	3,7	1	1,0
Oocystaceae	1	3,7	1	1,0
Hydrodictyaceae	1	3,7	1	1,0
Zygnemataceae	1	3,7	1	1,0
Lepochromonadaceae	1	3,7	1	1,0
Cryptomonadaceae	1	3,7	1	1,0

Третье семейство состоит главным образом из обитателей обрастаний (83,3 %), четвертое – планктеров (100 %), пятое – обитателей литорали (75 %). Основная часть водорослей вышеназванных семейств имеет широкое

географическое распространение, относится к космополитам – 87,7 %. Основная часть семейств представлены одним-двумя видами – 18 (64,3 % от общего числа семейств), что характерно для северных флор (см. табл. 9).

Основу разнообразия зеленых составляли водоросли порядка *Chlorococcales* (6 семейств, 12 родов и 14 вид), включающий более 63 % видов отдела. Среди них по два вида содержат роды *Schroederia* и *Monoraphidium*. Остальные роды относятся к одновидовым. Наибольшее разнообразие хлорококковых отмечалось в 2008 и 2011 гг. (по 13 и 14 видов соответственно). В 2009 г. хлорококковые менее разнообразны, в этот период они представлены 9 видами.

Десмидиевые водоросли на исследуемом участке реки менее разнообразная группа из зеленых водорослей. По-видимому, это объясняется высокой скоростью течения реки и алкалитрофными условиями. Отмечается, что количество десмидиевых увеличивается с уменьшением скорости проточности. Альгофлора, богатая десмидиевыми, приурочена к слабо минерализованным водам и к местам выхода кристаллических пород (Косинская, 1960).

Цианобактерии, или синезеленые водоросли с двумя классами по числу видов заметно уступают первым двум отделам. На протяжении четырех лет видовое разнообразие синезеленых оставалось практически одинаковым. Динофитовые водоросли в нижнем бьефе Красноярской ГЭС представлены только перидиниями, это *Ceratium cornutum* и *Ceratium hirendinella*, являющиеся типично-планктонными видами. Из золотистых водорослей обнаружен лишь представитель рода *Dinobryon*, из криптофитовых – *Chilomonas*.

Встречаемость видов, обнаруженных в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, различна (см. табл. 7). К часто встречающимся (интервал 20-100 %), за период наблюдений, относится 25 таксонов водорослей рангом ниже рода, из них лишь 4 с частотой встречаемости более 50 %. В их число входят широко распространенные планктонные виды: *C. radiosa*, *F. crotonensis*, *A. formosa* и *D. vulgare*. Стоит так же отметить, что за время исследования 6 видов давали вспышку по частоте встречаемости в отдельные годы (табл. 10). *A. lanceolata*,



*A. granulata*, *M. undulata* и *N. recta* чаще всего регистрировались в 2011 г., *G. lacustris* – в 2008 г. Остальные виды имели относительно постоянную частоту встречаемости.

Таблица 10 – Виды с различной частотой встречаемости в отдельные годы

Вид	2008 г.		2009 г.		2010 г.		2011 г.	
	<i>lim</i>	ср.	<i>lim</i>	ср.	<i>lim</i>	ср.	<i>lim</i>	ср.
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	17-48	33	29-52	41	13-35	24	29-71	59
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.	0-8	3	4-62	32	0-8	3	6-92	57
<i>Chamaesiphon sp.</i>	0-8	5	4-12	8	0-38	17	0-12	3
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod.	24-86	45	0-42	23	0-75	28	0-6	1
<i>Melosira undulata</i> (Ehr.) Kutz.	0-29	10	0-10	5	0-8	2	10-41	28
<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch.	0-18	6	0-40	22	0-46	25	14-52	36

Примечание: *lim* – предельные значения частоты встречаемости; ср. – средние значения частоты встречаемости

При проведении эколого-географического анализа учитывались не только виды, но и разновидности и формы, так как некоторые обладают характерной экологией и распространением. Из общего количества таксонов рангом ниже рода (99), обнаруженных на исследуемом участке реки Енисей, 87 видов (88 %) являются индикаторами определенных экологических условий: мест обитания, географической приуроченности, степени проточности, минерализации воды, температуры, рН, зон сапробности.

По характеру местообитания одни водоросли относятся к бентосным формам, другие к формам планктона или иным экологическим группам. В природе не существует резких границ, искусственно создаваемых человеком в своих системах и классификациях. Кроме типичных планктонных и бентосных форм, водоемы заселены очень многими видами, занимающими промежуточное положение. Нами установлено, что в составе водорослей нижнего бьефа Красноярской ГЭС преобладают водоросли смешанного планктонно-бентосного типа местообитаний (36 видов), группа бентосных составляет

29 и планктонных – 21 таксон водорослей ниже рода. У 13 видов водорослей отношение к месту обитания не установлено (табл. 11).

Таблица 11 – Распределение числа видов, разновидностей и форм водорослей по эколого-географическим группам в альгофлоре планктона реки Енисей

Категория водорослей	Отделы водорослей						Всего
	Cyanobacteria	Bacillariophyta	Chlorophyta	Dinophyta	Chrysophyta	Cryptophyta	
Местообитание							
Планктонные	1	10	7	2	1	-	21
Бентосные	1	27	1	-	-	-	29
Планктонно-бентосные	3	25	8	-	-	-	36
Неизвестной экологии	3	3	6	-	-	1	13
Распространение							
Космополиты	4	56	14	1	1	-	76
Арктоальпийские	-	3	-	-	-	-	3
Бореальные	-	3	-	-	-	-	3
Малоизученные виды	4	3	8	1	-	1	17
Отношение к рН							
Ацидофилы+ацидобионты	-	2	-	-	-	-	2
Алкалифилы+алкалибионты	-	37	1	-	-	-	38
Индифференты	1	20	4	-	1	-	26
Галобность							
Галофобы	-	3	-	-	-	-	3
Индифференты	2	49	9	1	1	-	62
Галофилы	2	9	1	-	-	-	12
Реофильность							
Стоячие	-	11	1	-	-	-	12
Стояче-текучие, индифференты	1	16	10	1	1	-	29
Текучие	-	2	-	-	-	-	2

Примечание: «-» – вид не обнаружен

При фитогеографической характеристике приняты термины – арктоальпийские, бореальные виды водорослей, а так же космополиты. Вместо общепринятого термина «космополиты» в литературе встречается выражение «широко распространен», что, по мнению автора, более точно отражает сте-

пень изученности водорослей в географическом аспекте (Левадная, 1986). Подавляющее большинство зарегистрированных водорослей (76 видов) имеют широкое географическое распространение (относятся к видам-космополитам) (см. табл. 11).

При экологической характеристике планктона немаловажное значение имеет анализ их распределения в зависимости от активной реакции среды (рН). В целом активная реакция воды р. Енисей слабощелочная, несущественно изменяющаяся в течение года. Поэтому по отношению к активной реакции среды основная часть водорослей, для которых известна эта характеристика, представлена обитателями щелочных вод (алкалифилами и алкалибионтами) (58 % от числа видов, разновидностей и форм водорослей с известным значением рН). К ним относятся такие часто встречающиеся в планктоне виды, как *H. arcus*, *N. cryptocephala*, *C. radiosa*, *N. dissipata*. Виды-индифференты составляют 32 % (см. табл. 11). Среди них можно отметить *D. vulgare*, *A. italica*, *C. ventricosa*, *D. geminata*, *U. zonata*. Ацидофилы в районе исследования представлены двумя видами: *A. islandica* и *T. fenestrata*. Для третьей группы видов значение рН неизвестно (см. табл. 11).

Согласно системе галобности, все виды, обнаруженные в районе водозабора «Гремячий Лог», по их отношению к степени солености воды, в которой они обитают, в основном относятся к пресноводным видам – 84 % (из них галофобы – 4 % и индифференты – 80 %) и пресноводно-солонатоводным видам – 16 % (галофилы) (см. табл. 11). Солонатоводных видов в водоеме не обнаружено. Данное распределение водорослей по группам галобности является отражением невысокой степени минерализации воды р. Енисей. Индифференты – самая большая группа водорослей фитопланктона. Галофобы представлены в планктоне тремя видами: *T. fenestrata*, *M. circulare* и *D. hiemale*. Среди галофилов в толще воды реки отмечались *O. limosa*, *F. crotonensis*, *N. pupula*, *C. kuetzingiana* и др. (см. табл. 7, 11).

Несмотря на то, что в районе исследования реки отмечена высокая скорость течения (до 2 м/с), реофилов в фитопланктоне немного (5 %). По отно-

шению к проточности альгофлору р. Енисей в основном формировали водоросли-индифференты (67 %), на долю лимнофильных приходилось 28 % (см. табл. 11).

Поскольку, основные исследования данного участка реки Енисей датируются 1970-1980-ми годами, то параллельно с современной классификацией в данном разделе при сборе информации об экологии водорослей привлекались литературные источники, освещающие эту проблему ранее (Кузьмин, Девяткин, 1975; Hancock, 1973). Это позволило проследить временные изменения экологической структуры водорослей. Так, в настоящее время в видовом составе доля собственно планктонных форм (43 %) снизилась по сравнению с исследованиями 1984-1987 гг. (54 %) и практически осталась прежней по сравнению с исследованиями 1967-1973 гг. (44 %) (Чайковская, 1972, 1975 б; Продукционно-гидробиологические..., 1993). В составе водорослей р. Енисей в настоящее время преобладают бентосные и перифитонные (обрастатели, литоральные, эпибионтные) формы, составляющие 43 вида (57 % от числа видов с известной экологией), у 24 видов водорослей отношение к месту обитания не установлено.

Во временном аспекте различался и вклад в биомассу потамофитопланктона той или иной экологической группы (рис. 11). Так, в 1967-1970 гг. подавляющую часть среднегодовой биомассы всех водорослей составляли истинно планктонные виды (от 70 до 100 %). После установления в водохранилище постоянного режима в толще воды реки возросла значимость бентосных водорослей, формирующих до 68 % общей биомассы (Чайковская, 1977; Дрюккер и др., 1982). В период 1984-1987 гг. их участие в формировании биомассы фитопланктона снижается до 40 % (Продукционно-гидробиологические..., 1993). В современных условиях на исследуемом створе доля в общей биомассе фитопланктона истинно планктонных водорослей составляет до 49 %.

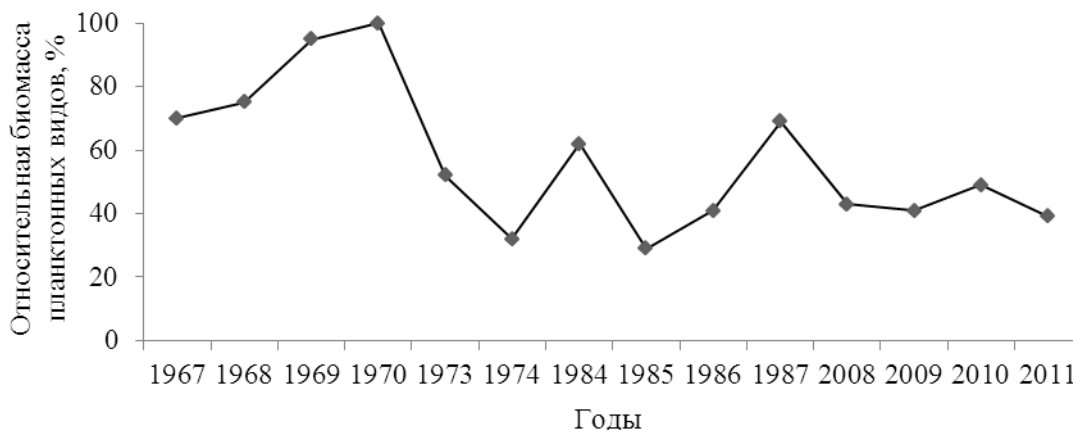


Рисунок 11 – Временная динамика вклада истинно планктонных видов в общую биомассу потамофитопланктона на участке ниже Красноярской ГЭС

Фитопланктон исследуемого участка и его сезонные изменения характеризуются высоким видовым разнообразием летом и осенью, низким – зимой и весной. Четырехлетние наблюдения показали, что сезонные изменения видового разнообразия фитопланктона в реке, формирующегося за счет диатомовых водорослей, относительно постоянны. Кроме того, следует отметить, что в пределах каждого календарного сезона обнаруживается значительная неоднородность сообществ с доминированием одного или нескольких представителей диатомей, определяющие специфику структуры фитопланктона реки. Четкое представление о сезонной периодичности и распределении популяций массовых видов водорослей (доминантов и субдоминантов) определило понимание динамики общей биомассы фитопланктона. В целом число видов, разновидностей и форм водорослей в пробах в течение года изменялось от 5 до 35.

Зимний период. Зимой при низкой температуре воды (в среднем  $3,0 \pm 0,2$  °C) видовое разнообразие водорослей крайне низкое и представлено лишь отдельными экземплярами диатомовых водорослей. За период наблюдений чаще других в пробах оказывались: *C. radiosa*, *C. pediculus*, *C. ventricosa*, *Navicula placentula*, *Navicula cryptocephala*, *D. vulgare*, *A. formosa*,

*A. lanceolata*. Достаточно регулярно встречались *S. hantzschii*, *F. crotonensis*, *Nitzschia palea*, *Gomphonema lanceolatum*. Крайне редко список зимних видов дополняли представители других групп водорослей. Из цианобактерий – *G. lacustris*, из зеленых – *Schroederia setigera*, *Tetraedron minimum*, *Monoraphidium irregulare*, *S. quadricauda*, из золотистых – *Dinobryon divergens*.

Весенний период. Четырехлетние круглогодичные наблюдения показали, что с марта до середины апреля фитопланктон качественно развит слабо. В среднем в каждой пробе регистрировалось от 12 до 14 видов. Видовое разнообразие потоамофитопланктона увеличивалось до 27 видов лишь ко второй декаде мая. В весеннем планктоне качественно преобладали диатомовые водоросли. Водоросли из других отделов значительного вклада в видовое разнообразие не вносили, но, несмотря на это дополняли общий список фитопланктона реки.

Вместе с зимними диатомовыми водорослями постоянно, но в ограниченном количестве встречались: *A. granulata*, *A. granulata* var. *curvata*, *D. hiemale*, *Cymbella prostrata*, *G. intricatum*, *N. dissipata*, *Rh. curvata*, *T. fenestrata*. Из цианобактерий вместе с *G. lacustris* в пробах часто встречались представители р. *Chamaesiphon*, из зеленых водорослей – *C. vulgaris* и *Cladophora glomerata*. Наряду с указанными видами к середине апреля время от времени в пробах стали появляться единичные экземпляры *Cymbella skvortzowii*, *Cymbella turgida*, *D. geminata*, *N. radiosa*, *Navicula pupula*, *S. ulna*.

С конца апреля до конца мая в большом количестве регистрировались *D. vulgare* и *H. arcus*, которые в этот период относились к числу массовых видов. В появлении этих видов прослеживается определенная последовательность, повторяющаяся в общих чертах из года в год (рис. 12).

Вид *Diatoma vulgare* – по степени устойчивости к кислотности и солености – индифферент, в планктонных пробах встречался круглогодично. В апреле-мае данный вид развивался параллельно с *H. arcus*, когда и достигал наибольшей численности и биомассы (см. рис. 12). В 2008, 2010, 2011 гг. пик

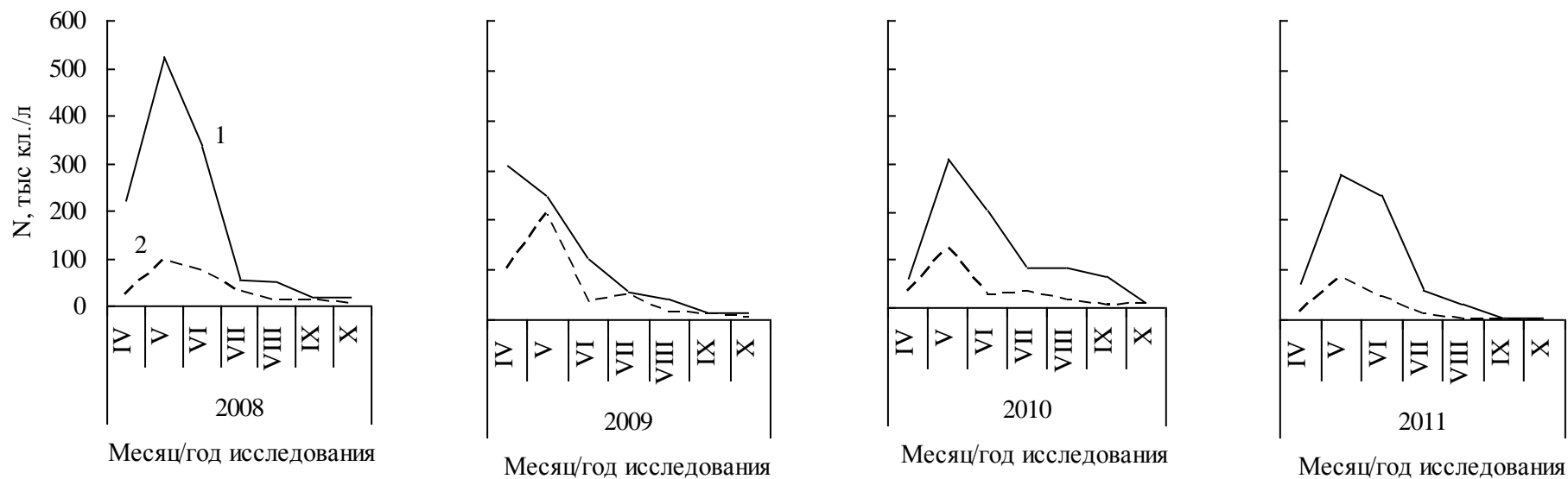


Рисунок 12 – Сезонная и межгодовая динамика численности (N, тыс. кл./л) *Diatoma vulgare* (1) и *Hannaea arcus* (2)

развития *D. vulgare* приходился на вторую декаду мая. Максимальная численность в этот период колебалась от 330 до 589 тыс. кл./л. В 2009 г., где отмечены наиболее высокие температуры воды за период исследования, в развитии диатомы зафиксировано два пика. Первый отмечен в третьей декаде апреля (357 тыс. кл./л), второй – третьей декаде мая (354 тыс. кл./л) (рис. 13). В первой декаде мая 2008 г. и третьей декаде апреля 2009 г., при температуре воды около 5 °С, вид являлся доминантом, создающим до 58 % общей биомассы.

Вид *Hannaea arcus* – олигогалоб, индифферент, реофильный, холодолюбивый, ксеносапроб, чувствителен к следовым органическим загрязнениям (Медведева, 1994; Медведева, Баринова, 2004; Ким, 2007). Характерны межгодовые и сезонные изменения его численности и биомассы, а также колебания в размерах клеток и степени изгиба створки. Максимум численности совпадает с пиком *D. vulgare* в мае, однако, отмечается несколько позже – в третьей декаде месяца. Массового развития популяция вида достигала в 2009 г., когда вид был субдоминантом весеннего планктона с численностью до 304 тыс. кл./л (см. рис.12, 13).

Характерными представителями из других отделов для данного периода были: из синезеленых – *O. limosa* и *Oscillatoria tenuis*, из зеленых – *Ankistrodesmus spiralis*, *Monoraphidium arcuatum* и *U. zonata*, из динофитовых – *C. cornutum* и *C. hirendinella*.

Летний период. Большим видовым разнообразием отличался летний фитопланктон, в котором, как и в предшествующие периоды, качественно преобладали диатомовые водоросли. К числу массовых видов в этот период относились *A. formosa*, *A. islandica*, *C. radiosa*, *F. crotonensis* (рис. 14). В июне-июле при температуре воды  $7,9 \pm 0,4$  °С число видов, разновидностей и форм водорослей в пробах максимально достигало 35. В среднем в пробе встречалось 25-27 видов. В августе, несмотря на повышение температуры воды (в среднем до  $10,7 \pm 0,3$  °С) видовое разнообразие снижалось до 20 видов на одну пробу.



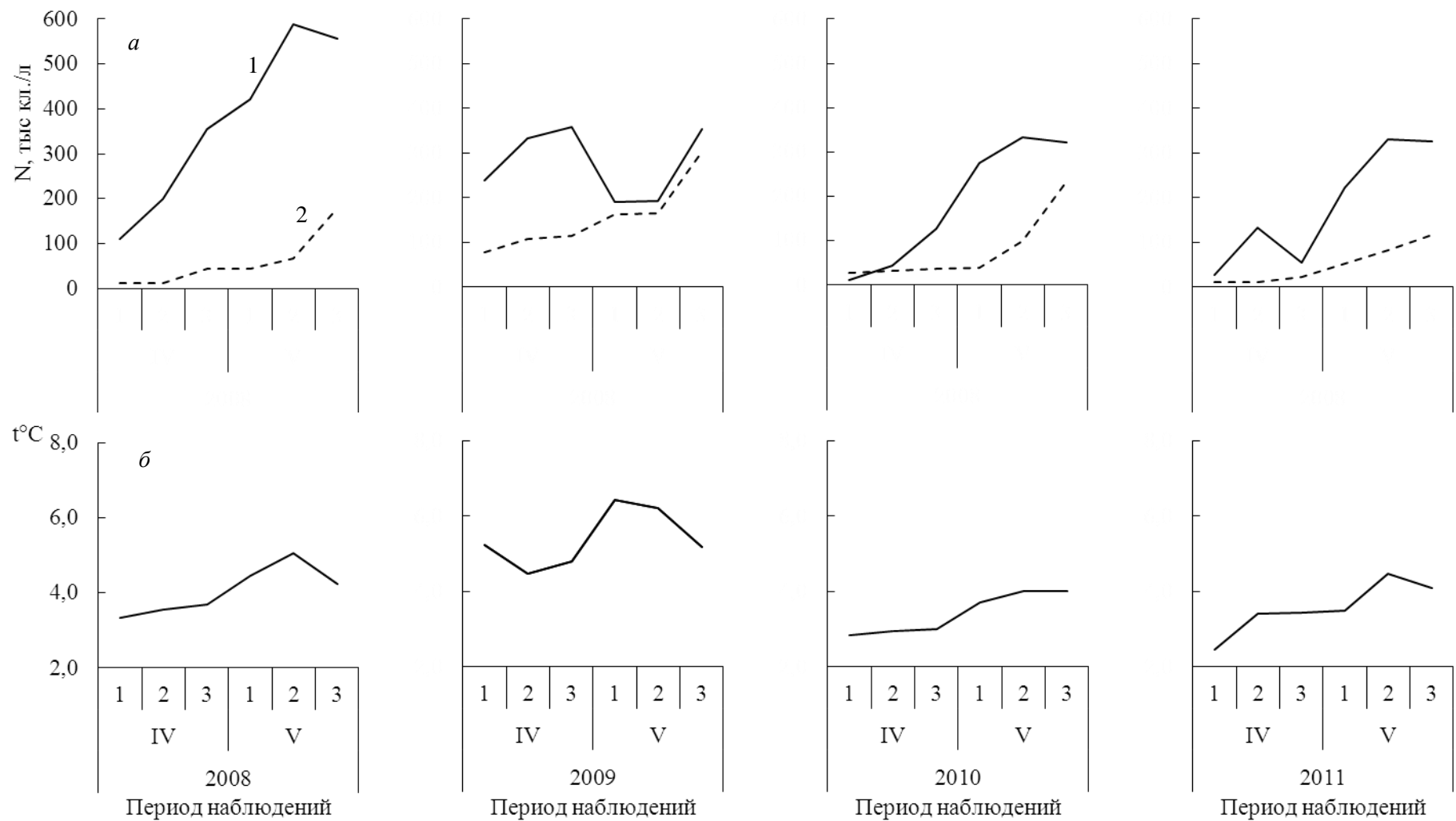


Рисунок 13 – Декадная динамика: а – численности (N, тыс. кл. /л) *Diatoma vulgare* (1) и *Hannaea arcus* (2); б – температуры воды

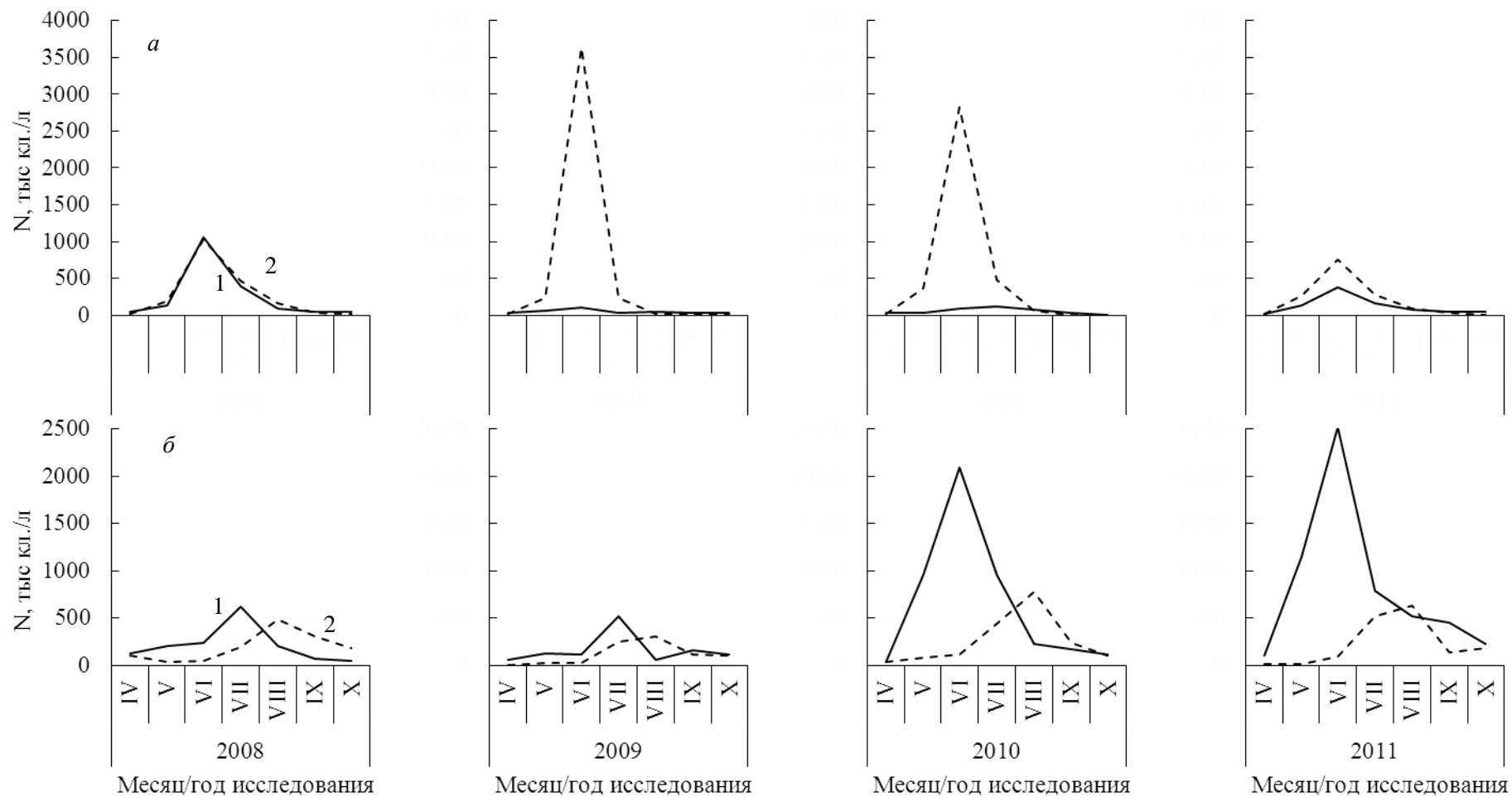


Рисунок 14 – Сезонная и межгодовая динамика численности (N, тыс. кл. /л) массовых видов водорослей: а – *Asterionella formosa* (1), *Aulacoseira islandica* (2); б – *Cyclotella radiosa* (1), *Fragilaria crotonensis* (2)

Вид *Asterionella formosa* – индифферент, алкалифил, встречался в пробах круглогодично, но массового развития (численность до 1244 тыс. кл./л, биомасса – 0,52 мг/л) получил только в 2008 г. В остальные годы водоросли данного вида не достигали заметного развития, максимальная численность их изменялась в пределах 11-489 тыс. кл./л (рис. 15). Стоит отметить, что в 2008 г. в развитии ее популяции отмечено два пика обилия, приуроченные к первой и третьей декаде июня, в 2011 г. пик обилия был один, и приходился он на середину месяца (вторую декаду июня) (см. рис. 15).

Вид *Aulacoseira islandica* – по отношению к активной реакции среды и солености – индифферент, холодноводный и теневыносливый вид. Оптимум его развития лежит в узких температурных (5-10 °С) и световых границах, кроме того, в экологии этого вида значительная роль отводится и вертикальной турбулентности водных масс. Водная турбулентность способствует поднятию покоящихся нитей в фотическую зону, поддерживает их во взвешенном состоянии и параллельно с этим обогащает верхние слои водной толщи биогенными элементами (Lund, 1965; Петрова, 1971).

*A. islandica* успешно вегетирует как подо льдом, так и внутри него, образуя в межкристаллических прослойках жидкой фазы (рассола) скопления в виде шнуров, лент и пластин. Эти скопления развиваются на нижней поверхности льда, свисая в подледную воду (Бондаренко, 2002).

В подледный период к основному абиотическому фактору, определяющему количество водорослей, относится свет. Стоит отметить, что в условиях обогащения биогенами световые и температурные потребности водорослей имеют тенденцию к изменению (Ward, Wetzel, 1980).

*A. islandica* – абсолютный доминант летнего фитопланктона трех лет (2008-2010 гг.). Максимальная численность и биомасса с двумя пиками обилия зарегистрированы в июне 2009 г. при температуре воды около 7 °С (до 4,91 млн. кл./л и 12,85 мг/л соответственно). В 2010 г. (при температуре воды около 5 °С) присутствовали те же два пика обилия, приуроченные к июню, но развитие водорослей было немного слабее (см. рис. 15).

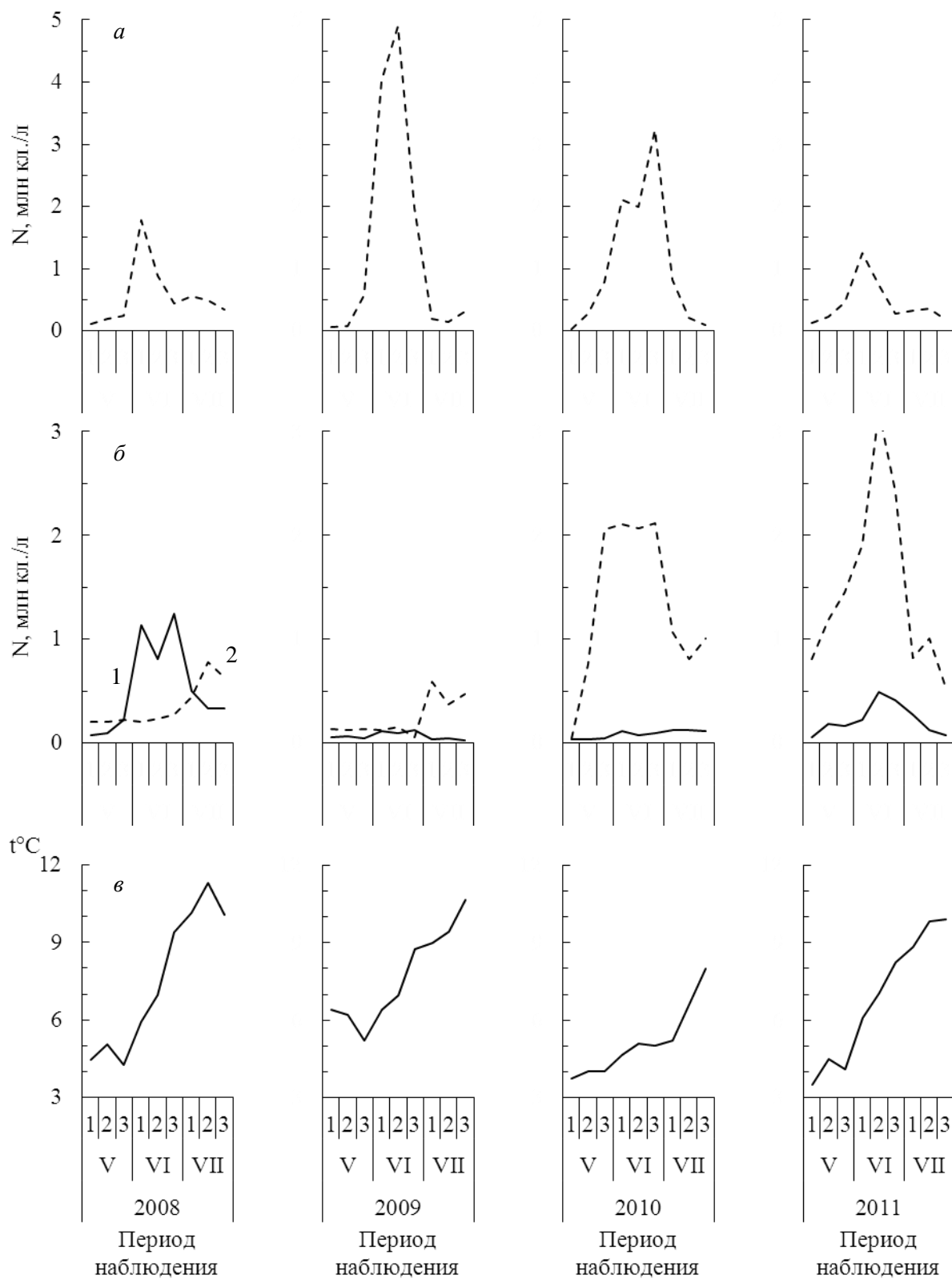


Рисунок 15 – Декадная динамика: *a* – численности (N, млн.кл./л) *Aulacoseira islandica*; *б* – *Asterionella formosa* (1), *Cyclotella radiososa* (2); *в* – температуры воды

Максимальной численности и биомассы в 2010 г. *A. islandica* достигала в третье декаде июня (3,24 млн. кл./л, 3,92 мг/л). В 2011 г. этот вид встречался в течение короткого периода и разделял лидирующие позиции по биомассе с *C. radiosa*.

По данным Н.А. Кожевниковой (Кожевникова, 2000; Красноярское водохранилище, 2008) на основе круглогодичных наблюдений проведенных в 1994-1995 гг. в верхнем бьефе Красноярского водохранилища (Приплотинный плес, у плотины) было установлено, что доминирующая роль принадлежала двум видам диатомовым водорослям – *A. islandica* и *A. formosa*, но характер их распределения в толще воды – различен. В эпилимнионе (до 6 м) эти два вида были распространены равномерно, далее до глубины 15 м доминирующее положение занимала *A. formosa*, а ниже в нефотическом холодном слое (гиполимнион) – *A. islandica*. Поскольку, для глубоководного Красноярского водохранилища характерен глубинный сброс воды через плотину (18-40 м), то очевидно, повышение численности *A. islandica* в нижнем бьефе обусловлено сбросом из верхнего бьефа.

Далее состояние *A. islandica* в экосистеме реки неоднозначно. Как показали наши исследования, попав из нефотической зоны в фотическую при оптимальной температуре воды и турбулентности воды, *A. islandica* успевает размножиться в летний период до состояния доминирующего вида. Установлено, что в июне, в период интенсивного развития вида в толще воды изучаемого участка р. Енисей, все клетки *A. islandica* были жизнеспособные. Это интересный факт, так как при высоких скоростях течения обычно фитопланктон представляет смесь аллохтонных водорослей верхнего бьефа и перифитонных водорослей.

Вид *Cyclotella radiosa* – индифферент, алкалибионт, широко распространён, в толще воды встречался в течение всех лет наблюдения. Доминант осеннего и один из субдоминантов летнего планктона 2011 г. с численностью до 3,21 млн. кл./л. В этот год *C. radiosa* составляла до 65 % от численности потамофитопланктона (третья декада июня) и до 69 % – от биомассы (вторая

декада октября). В 2008 и 2009 гг. водоросли данного вида развивались слабо. Максимальная численность – 0,63 млн. кл./л – отмечалась в третьей декаде июля 2008 г.

Середина мая 2010 г. характеризуется резким скачком увеличения численности *C. radiosa*. Так, если еще в первой декаде мая численность составляла 0,04 млн. кл./л, то во второй декаде уже была на уровне 0,76 млн. кл./л. К концу месяца численность увеличилась практически втрое, достигнув значения 2,02 млн. кл./л. На этом уровне численность продержалась в течение всего июня, без явного месячного пика обилия (см. рис. 14, 15).

Вид *Fragilaria crotonensis* – галофил, алкалофил, лимнофильный вид. По мнению И.С. Трифионовой (1990), вид при массовом развитии служит показателем эвтрофирования вод. Ежегодно в фитопланктоне в значительном количестве появляется к августу и достигает в разные годы от 375 до 1000 тыс. кл./л (см. рис. 14). Высокая численность этого вида отмечалась в августе 2010 и 2011 гг. с пиком обилия во второй декаде месяца. В эти годы температурами воды была немного ниже. В 2010 г. при среднемесячной температуре воды 9,7 °С численность достигала 1000 тыс. кл./л, в 2011 г. при 10,3 °С – 855 тыс. кл./л. Температура воды в августе 2008 г. была самой высокой (11,6°С), максимальная численность *F. crotonensis* достигала 522 тыс. кл./л. В 2009 г. при температуре воды 11,2 °С развитие этой водоросли было самым слабым, и численность не превышала 375 тыс. кл./л (рис. 16). Вероятно, появление данного вида в планктоне реки связано со сбросом его из верхнего бьефа водохранилища, где он в этот период являлся доминантом (Красноярское водохранилище..., 2008).

В целом, летний комплекс фитопланктона представлен диатомовыми водорослями *S. hantzschii*, *A. lanceolata*, *Achnanthes. linearis*, *C. placentula*, *C. kuetzingiana*, *C. turgida*, *C. ventricosa*, *D. hiemale*, *D. vulgare*, *T. fenestrata*, *G. intricatum*, *M. circulare*. Разнообразно представлены роды *Aulacoseira*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*. Достаточно регулярно из диатомей в пробах ока-

зЫВАЛИСЬ *Acanthoceras zachariasii* (особенно в августе), *Gyrosigma acuminatum*,

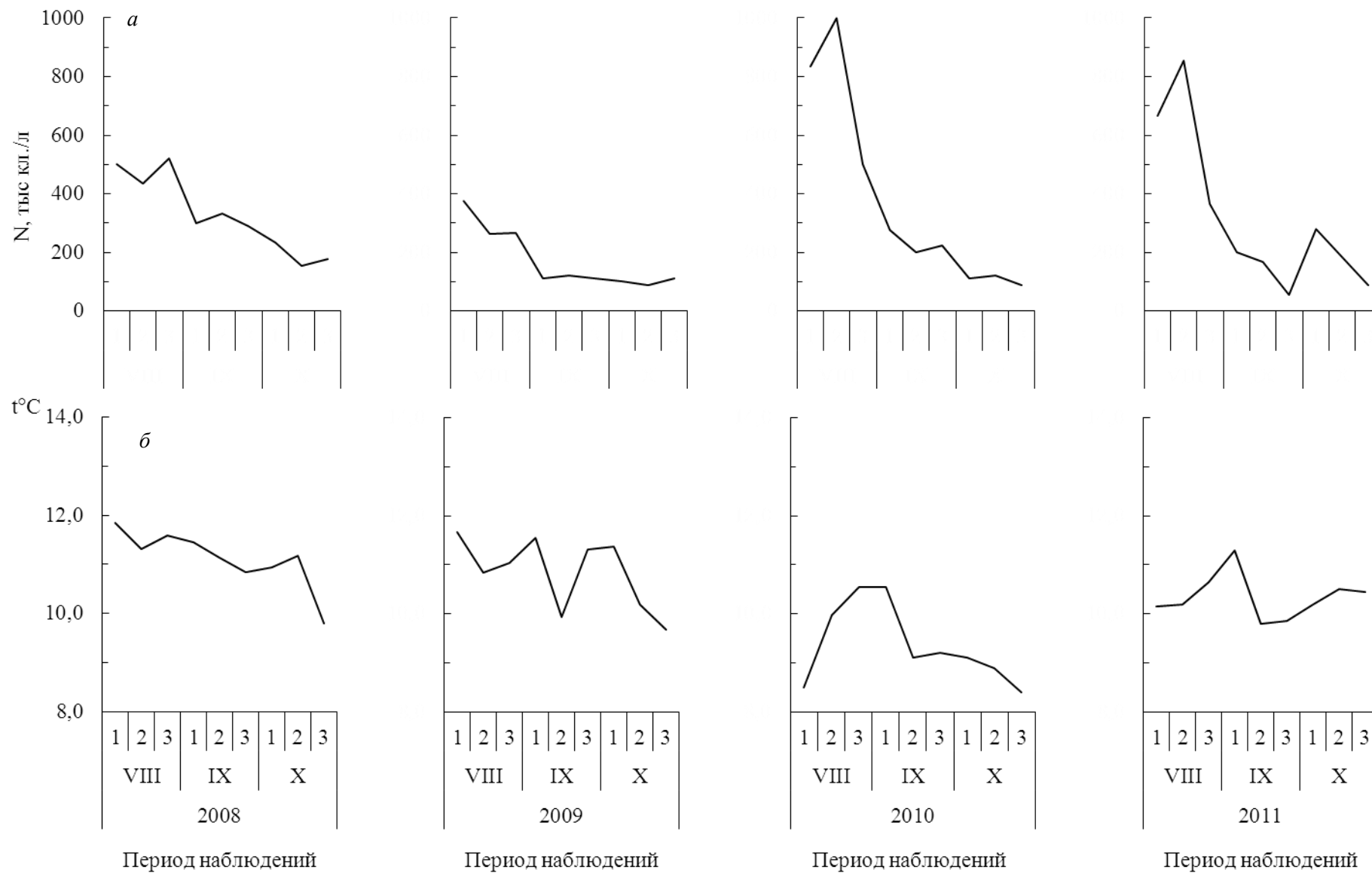


Рисунок 16 – Декадная динамика: *a* – численности (N, тыс. кл./л) *Fragilaria crotonensis*; *б* – температуры воды



*D. geminata*. Единично в пробах встречались *Synedra acus* var. *radians*, *Surirella* sp.

В летнем планктоне увеличилась частота встречаемости представителей других отделов. Из цианобактерий в каждой второй пробе отмечены *Ch. curvatus* и *O. limosa*, из зеленых – *A. spiralis* и *M. irregulare*, из динофитовых – *C. hirendinella*. Реже можно было встретить синезеленые водоросли *O. tenuis*, *Dactyloccopsis* sp. и *Merismopedia elegans*; из зеленых – *M. arcuatum*, *C. vulgaris* и *S. quadricauda*; из динофитовых – *C. cornutum*; из криптофитовых – *Chilomonas* sp.

Осенний период. Осенью фитопланктон качественно мало изменился, но частота встречаемости тех или иных видов снизилась. В среднем в пробе регистрировалось 10-14 видов водорослей. Основная роль в образовании осеннего планктона по-прежнему принадлежала диатомовым водорослям. Наиболее типичными для осеннего комплекса были *C. radiosa*, *S. hantzschii*, *A. formosa*, *F. crotonensis*, *C. pediculus*, *C. placentula*, *Cocconeis placentula* var. *lineata*, *A. lanceolata*, *N. tuscula*, *C. turgida*, *C. ventricosa*, *G. constrictum*, а также зеленые водоросли *C. vulgaris*, *M. arcuatum* и *Ch. curvatus* из отдела цианобактерии.

Видовая структура альгоценозов характеризуется количеством видов, составляющих данное сообщество, их численностью и биомассой. Видовое богатство и видовое разнообразие, являющиеся элементами видовой структуры сообществ, тонко реагируют на изменение условий окружающей среды и закономерно меняются в ходе сукцессии. При биоценологическом анализе одним из распространенных показателей простоты или сложности организации сообществ является индекс видового разнообразия Шеннона ( $H_b$ ).

Значение индекса  $H_b$  в течение 2008-2011 гг. варьировало от 0,99 до 2,93 (в среднем  $1,90 \pm 0,03$ ) (табл. 12).

Таблица 12 – Предельные значения индекса Шеннона

Год	Зима	Весна	Лето	Осень
2008	1,54-1,92	2,18-2,73	1,49-1,99	0,99-2,93
2009	1,60-1,78	1,42-2,34	1,58-2,11	1,60-2,45
2010	1,75-1,91	1,33-2,80	1,44-2,25	1,52-2,45
2011	1,23-1,93	1,29-1,91	1,45-1,85	1,44-2,33

На исследуемом участке реки низкие значения индекса характерны для зимнего и летнего периодов (рис. 17). Зимой невысокие значения индекса  $H_b$  свидетельствуют об упрощенной структуре фитопланктонного сообщества в этот период. Что касается летнего периода, когда фитопланктон максимально богат качественно, низкие значения  $H_b$  (регистрируемые в июне) объясняются доминированием одного вида водорослей. В нашем случае это *A. islandica*, составляющая в июне 2008-2011 гг. от 32 % до 90 % от общей биомассы фитопланктона.

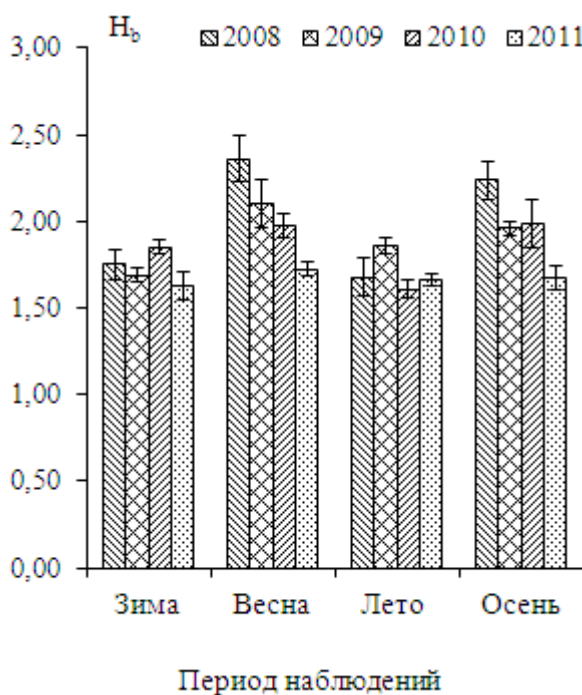


Рисунок 17 – Сезонная динамика индекса Шеннона

В закономерности связи между биомассой и индексом Шеннона есть биологический смысл, который сводится к тому, что в водоеме в течение некоторого времени наблюдается рост всех популяций, но доминирующими

становятся виды с высокими скоростями роста, что и находит свое отражение в снижении значений  $H_b$  (Гиляров, 1969; Алимов, 2001). Весной и осенью получены наибольшие значения  $H_b$ . Так, весной индекс Шеннона варьировал в пределах 1,29-2,80 (при среднем значении  $1,95 \pm 0,34$ ), осенью – 0,99-2,93 ( $2,01 \pm 0,41$ ). Это объясняется тем, что в эти периоды в структуре фитопланктона реки в нижнем бьефе водохранилища четко выраженных доминирующих по биомассе видов (свыше 50 %) не выделялось, а сложность альгоценоза оставалась на высоком уровне.

Анализируя большой массив данных, касающийся альгофлоры Верхнего Енисея как до момента зарегулирования в 1967 г. русла в верхнем течении реки, так и после, стоит отметить изменения, коснувшиеся структуры современного потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Основу доминирующего комплекса водорослей поздней весной в 2008-2011 гг. составляли *D. vulgare* и *H. arcus*, в 1984 г. – систематически в нем присутствовали *C. ventricosa* и *Cryptomonas* sp. (Продукционно-гидробиологические..., 1993). В настоящее время летний пик увеличения биомассы фитопланктона связан с массовым развитием *A. islandica* и *C. radiosa*, а не с *Melosira granulata* var. *angustissima*, как в июле 1974 г. (Чайковская, 1977). А.Д. Приймаченко (Продукционно-гидробиологические..., 1993) по результатам исследований 1984-1987 гг. среди летних доминирующих по биомассе водорослей отмечает совершенно иные виды – *C. ventricosa*, *D. elongatum*, *N. radiosa*, *A. granulata*, *S. ulna*.

Зеленая водоросль *U. zonata*, встречающаяся раньше в толще воды р. Енисей у г. Дивногорск практически в течение всего года, теперь в планктоне регистрируется единично во второй половине мая. Однако этот вид в значительном количестве развивается с апреля по июль в литоральной зоне реки, обрастая камни (Sushchik et al., 2010). В настоящее время из альгоценоза выпали многие виды диатомовых, зеленых, золотистых и цианобактерий. Например, эпифитный вид *Lyngbya kuetzingii* f. *ucrainica* (Schirsch.) Elenk., присутствие которого в толще воды нижнего бьефа Красноярской ГЭС

раньше являлось отличительной чертой данного участка, сейчас не выявлен. В настоящее время совсем не регистрировались в фитопланктоне представители отделов Xanthophyta и Euglenophyta (Чайковская, 1972, 1977 а; Продукционно-гидробиологические..., 1993). Стоит отметить, что, как и прежде *S. radiosa*, *A. formosa*, *F. crotonensis* относятся к наиболее постоянным и ведущим видам для всех лет исследования.

Таким образом, проведенный анализ современной таксономической структуры потамофитопланктона исследуемого участка р. Енисей показал, что флористический состав претерпел качественные изменения, связанные с выпадением из сообщества не только многих видов диатомовых, зеленых, золотистых водорослей и цианобактерий, но и целых отделов. В то же время в реофильном сообществе в значительном количестве появились новые виды и формы, не встреченные ранее или ранее регистрируемые единично. Эколого-географический анализ состава потамофитопланктона выявил, что в р. Енисей преобладали виды-космополиты, виды индифферентные по отношению к галобности, алкалифилы и алкалибионты. В настоящее время в нижнем бьефе Красноярской ГЭС истинно планктонные водоросли создают только до 49 % общей биомассы.

### 3.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы потамофитопланктона

Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС характеризуется слабым развитием зимой и осенью, интенсивным – весной и летом.

В течение всего зимнего периода в нижнем бьефе содержание водорослей было крайне низким. За период наблюдений общая численность фитопланктона изменялась от 0,07 до 0,78 млн. кл./л; биомасса, соответственно в пределах 0,07-0,92 мг/л (рис. 18). На протяжении четырех лет наблюдений

минимальные значения структурных показателей регистрировались в январе, когда средняя температура воды редко превышала отметку в 3,0 °С.

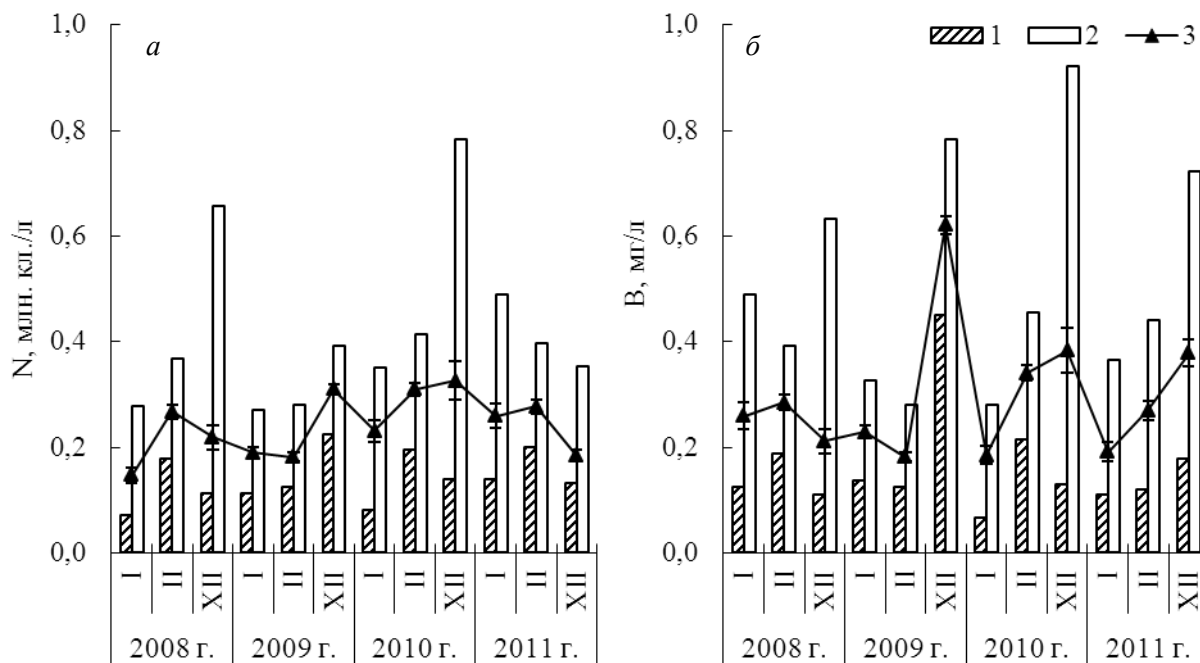


Рисунок 18 – Динамика общей численности (N, млн. кл./л) (а) и общей биомассы (B, мг/л) (б) потамофитопланктона зимой (1 – минимальное, 2 – максимальное, 3 – среднее значения)

С декабря по февраль основу количественных показателей определяли диатомовые водоросли, которые формировали до 89 % от общей численности и до 92 % от общей биомассы фитопланктона. Представители других групп водорослей существенной роли в численности и биомассе не играли (рис. 19).

На протяжении весеннего периода общая численность фитопланктона изменялась от 0,16 до 6,01 млн. кл./л, биомасса – 0,14-9,90 мг/л (рис. 20). С марта по апрель структурные показатели фитопланктона характеризовались низкими значениями. Однако с конца апреля до конца мая распределение фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС имело тенденцию увеличения численности и биомассы, связанную с интенсивным развитием диатомовых водорослей: *D. vulgare* (максимальная численность достигала 0,59 млн. кл./л, биомасса 1,49 мг/л) и *H. arcus* (0,30 млн. кл./л и 0,60 мг/л соответственно).

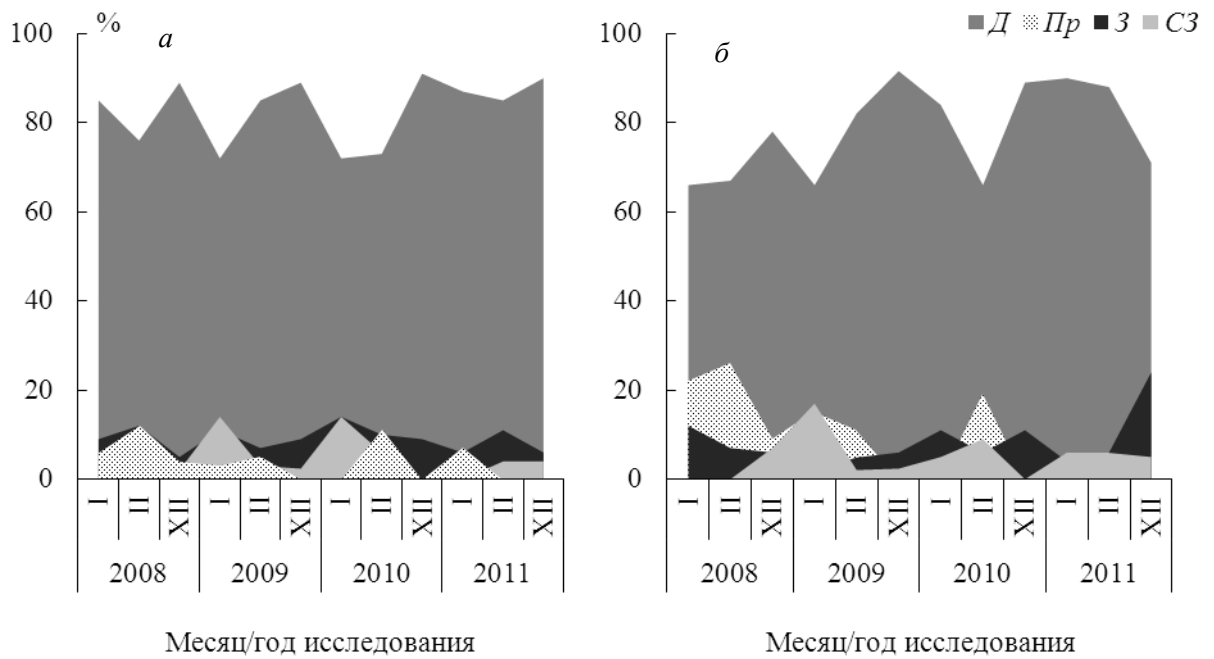


Рисунок 19 – Динамика соотношения численности (а) и биомассы (б) водорослей основных систематических групп в зимний период.  
 Группы водорослей: Д – диатомовые, З – зеленые, СЗ – синезеленые, Пр – прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые)

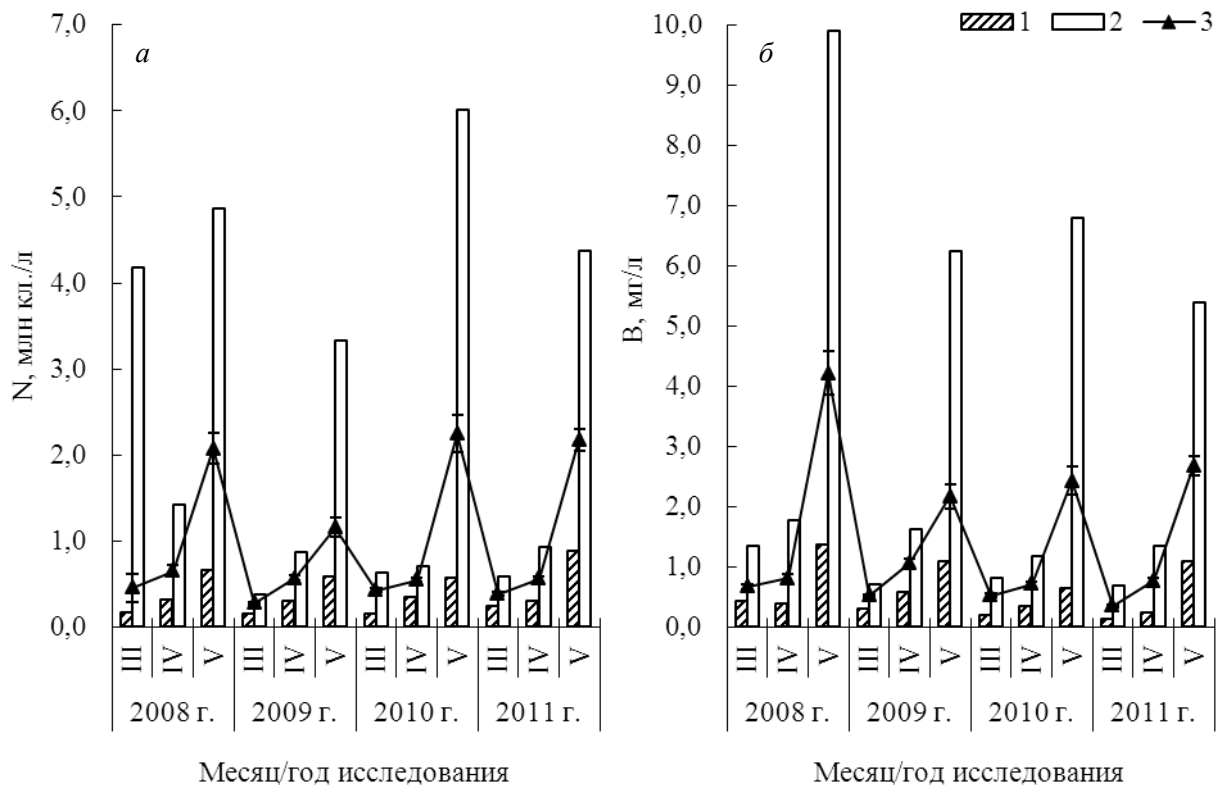


Рисунок 20 – Динамика общей численности (N, млн. кл./л) (а) и общей биомассы (B, мг/л) (б) потамофитопланктона весной (1 – минимальное, 2 – максимальное, 3 – средние значения)

Весной во все годы наблюдений основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли (рис. 21). В 2008 г. на долю диатомовых в среднем приходилось 67 % общей численности и 74 % общей биомассы; в 2009 г. – 82 % и 64 %; в 2010 г. – 74 % и 61 %; в 2011 г. – 91 % и 77 % соответственно. Водоросли из других отделов значительного вклада в численность не вносили. Стоит отметить, что в апреле-мае 2009-2011 гг. диатомеи интенсивно развивались в сопровождении зеленых водорослей, которые формировали до 24 % общей биомассы.

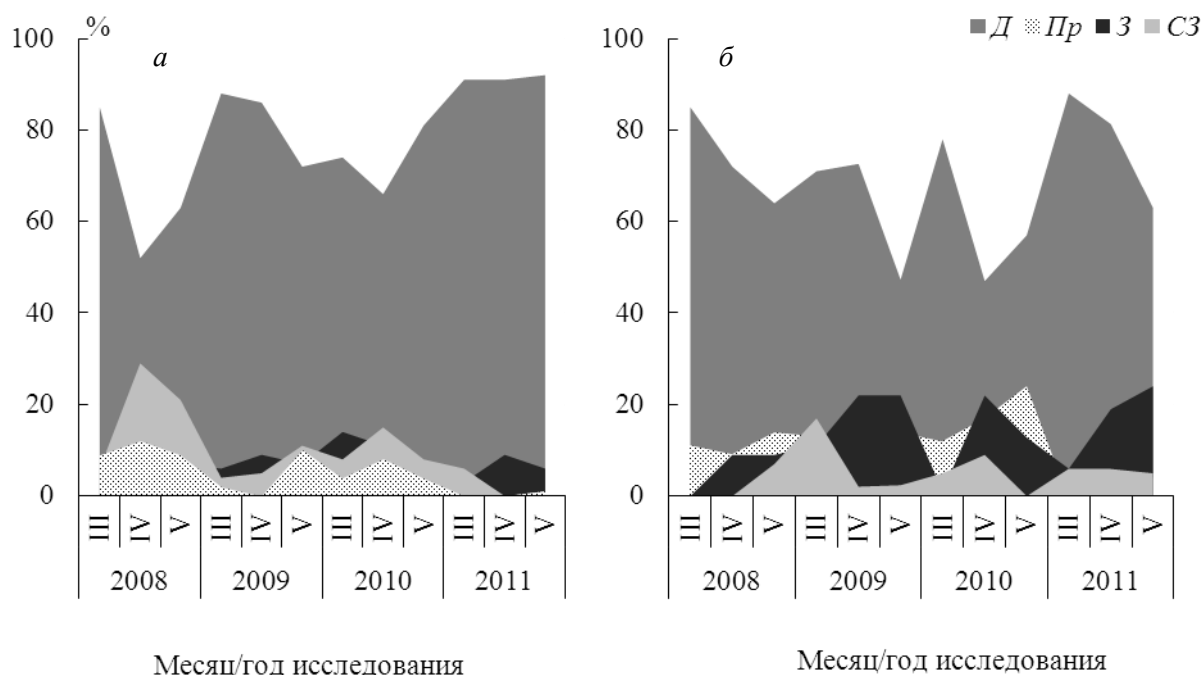


Рисунок 21 – Динамика соотношения численности (а) и биомассы (б) водорослей основных систематических групп в весенний период.  
Группы водорослей: Д – диатомовые, З – зеленые, СЗ – синезеленые, Пр – прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые)

В летний период количественные показатели фитопланктона в реке варьировали в большом диапазоне. Так, общая численность в июне-августе изменялась в пределах от 0,28 до 12,25 млн. кл./л, общая биомасса – 0,34-23,00 мг/л (рис. 22).

Как уже отмечалось выше, в течение всего июня интенсивно развивалась *A. islandica*, достигая максимального развития в середине месяца, что совпадало с максимальной численностью фитопланктона в целом. Макси-

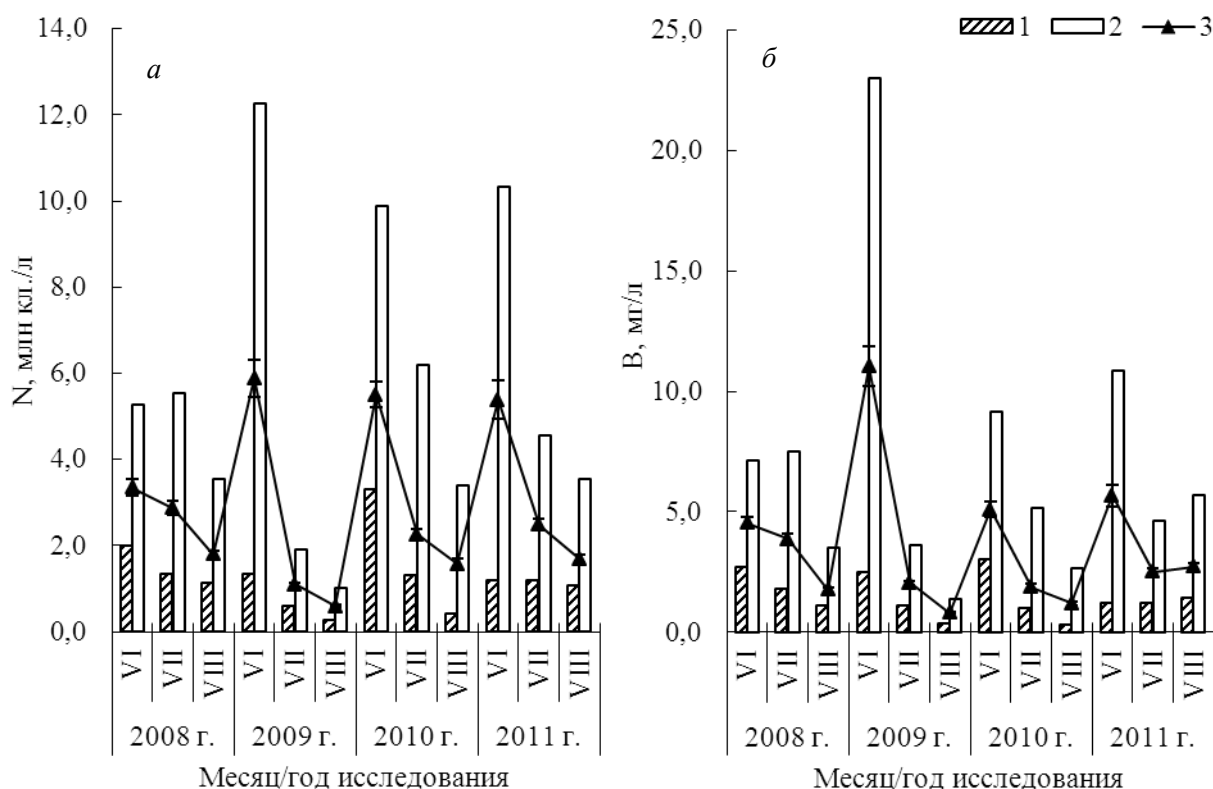


Рисунок 22 – Динамика общей численности (N, млн. кл./л) (а) и общей биомассы (B, мг/л) (б) потамофитопланктона летом (1 – минимальное, 2 – максимальное, 3 – среднее значения)

минимальные значения численности *A. islandica* за период наблюдений изменялись от 1,25 (2011 г.) до 4,91 млн. кл./л (2009 г.), а биомассы от 3,27 (2011 г.) до 12,85 мг/л (2009 г.). В июле на фоне интенсивного развития *C. radiosa* (0,37-1,07 млн. кл./л и 0,13-0,75 мг/л) начинается постепенное уменьшение общего обилия водорослей. В августе главная роль в планктоне принадлежала *F. crotonensis*, численность которой изменялась от 0,26 до 1,00 млн. кл./л, биомасса – от 0,14 до 1,44 мг/л. Основная роль в образовании летнего планктона по-прежнему принадлежала диатомовым водорослям, которые составляли 66-97 % численности и 46-89 % биомассы фитопланктона (рис. 23).

Осенью интенсивность развития фитопланктона снизилось, его обилие в нижнем бьефе изменялось в пределах 0,17-1,51 млн. кл./л и 0,19-1,82 мг/л., составляя в среднем за сезон  $0,53 \pm 0,02$  млн. кл./л и  $0,58 \pm 0,02$  мг/л (рис. 24).





Рисунок 23 – Динамика соотношения численности (а) и биомассы (б) водорослей основных систематических групп в летний период. Группы водорослей: Д – диатомовые, З – зеленые, СЗ – синезеленые, Пр – прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые)

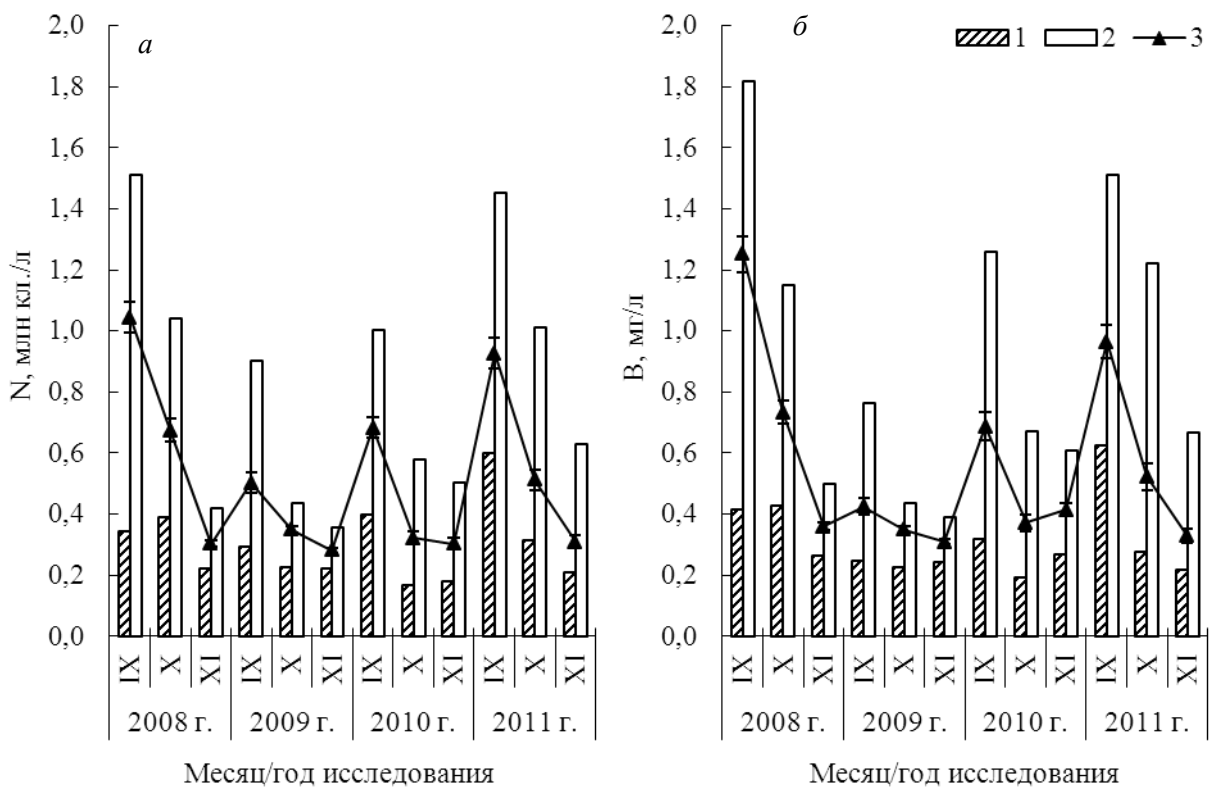


Рисунок 24 – Динамика общей численности (N, млн. кл./л) (а) и общей биомассы (B, мг/л) (б) потамофитопланктона осенью (1 – минимальное, 2 – максимальное, 3 – среднее значения)

Осенний потамофитопланктон, как и в предшествующие периоды, формировался за счет диатомовых водорослей, которые составляли 62-89 % численности и 72-95 % биомассы планктона (рис. 25).

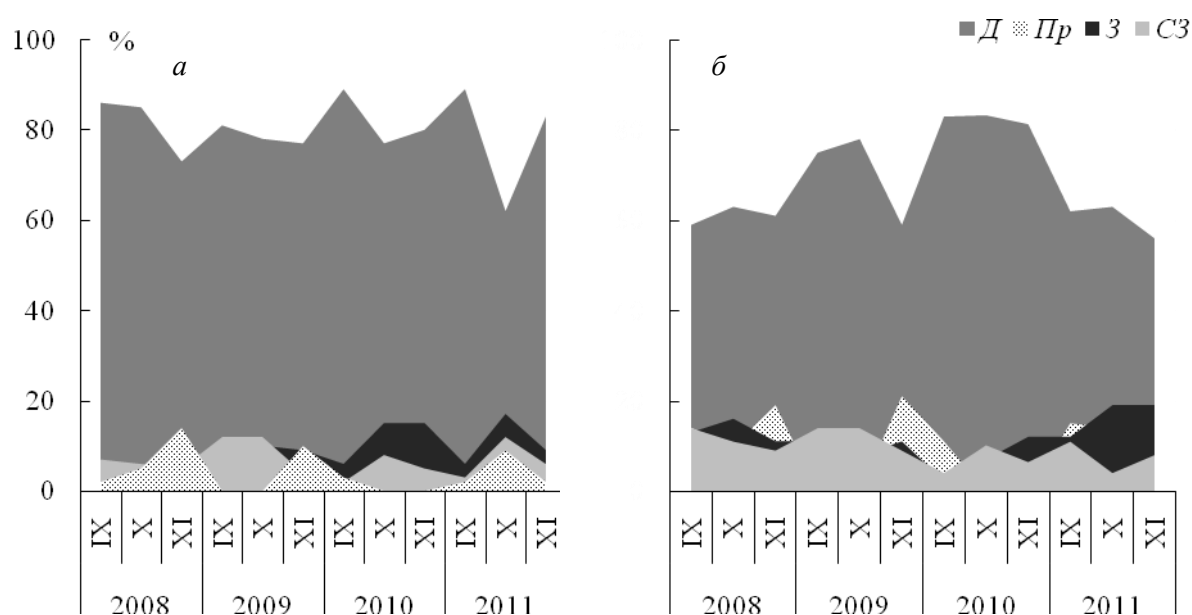


Рисунок 25 – Динамика соотношения численности (а) и биомассы (б) водорослей основных систематических групп в осенний период. Группы водорослей: Д – диатомовые, З – зеленые, СЗ – синезеленые, Пр – прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые)

Сравнительный анализ имеющихся в литературе данных (Чайковская, 1977; Кузьмина, 1979; Продукционно-гидробиологические..., 1993) с результатами настоящих исследований показал, что пик развития водорослей приходится также на летний период (рис. 26), когда фитопланктон богат количественно и флористически. Исключение составляет лишь 1984 г., когда биомасса весеннего планктона превосходила биомассу летнего в 3 раза, осеннего – в 5 раз. В целом сезонные и годовые изменения количества водорослей определяются, прежде всего, интенсивным развитием диатомовых (см. рис. 27).

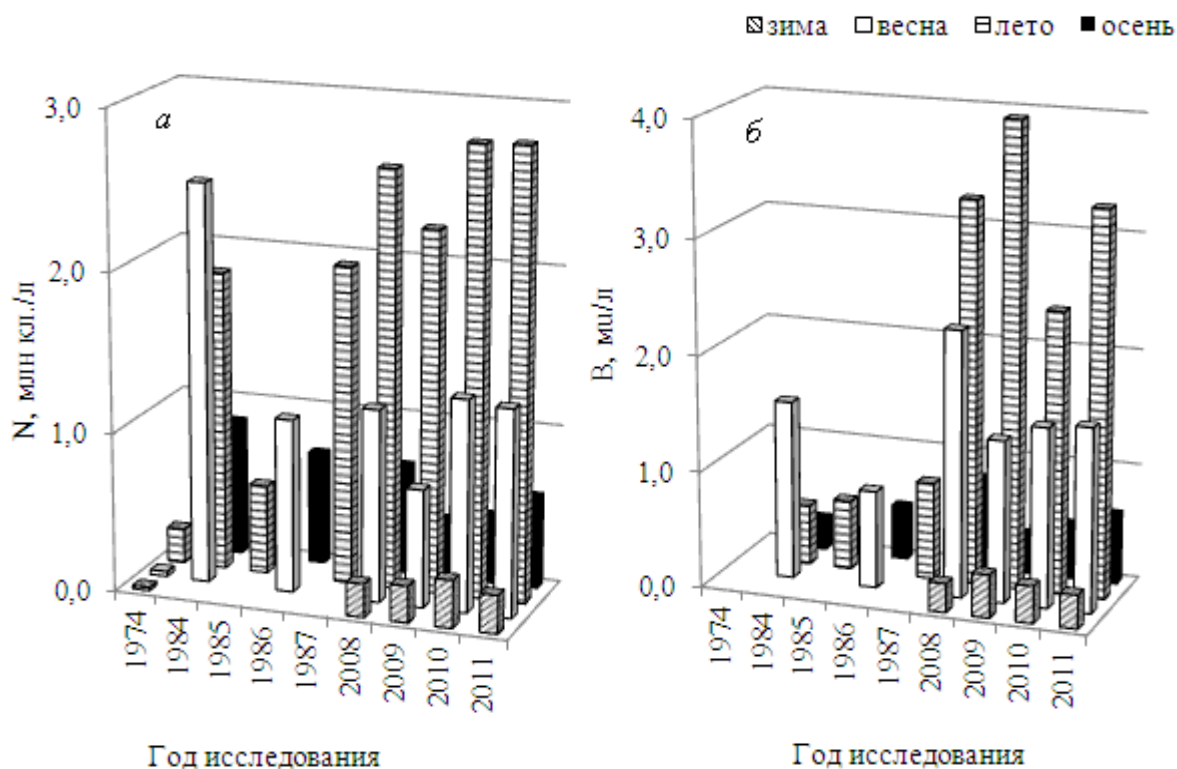


Рисунок 26 – Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) потамофитопланктона

Как видно из графиков, структурные показатели цианобактерий, зеленых, динофитовых, золотистых и криптофитовых водорослей от месяца к месяцу варьируют, но около одних и тех же средних значений или вблизи средних значений, заметно уступающих тем же показателям диатомовых водорослей. Тенденция увеличения общей биомассы фитопланктона и биомассы водорослей основных систематических групп в нижнем бьефе Красноярской ГЭС прослеживается от весны к лету, с последующим снижением к осенне-зимнему периоду.

В настоящее время наибольший пик развития водорослей отмечался в июне, но приходится он на разные декады месяца. Так, максимальные значения численности и биомассы в 2008 и 2011 гг. фиксировались в первой декаде июня, в 2009 г. – во второй, в 2010 г. – в третьей. В начале 70-х годов летом в содержании фитопланктона фиксировалось от двух до трех пиков (Кузьмина, 1973, 1979; Чайковская, 1977). Первый, наибольший, отмечен во

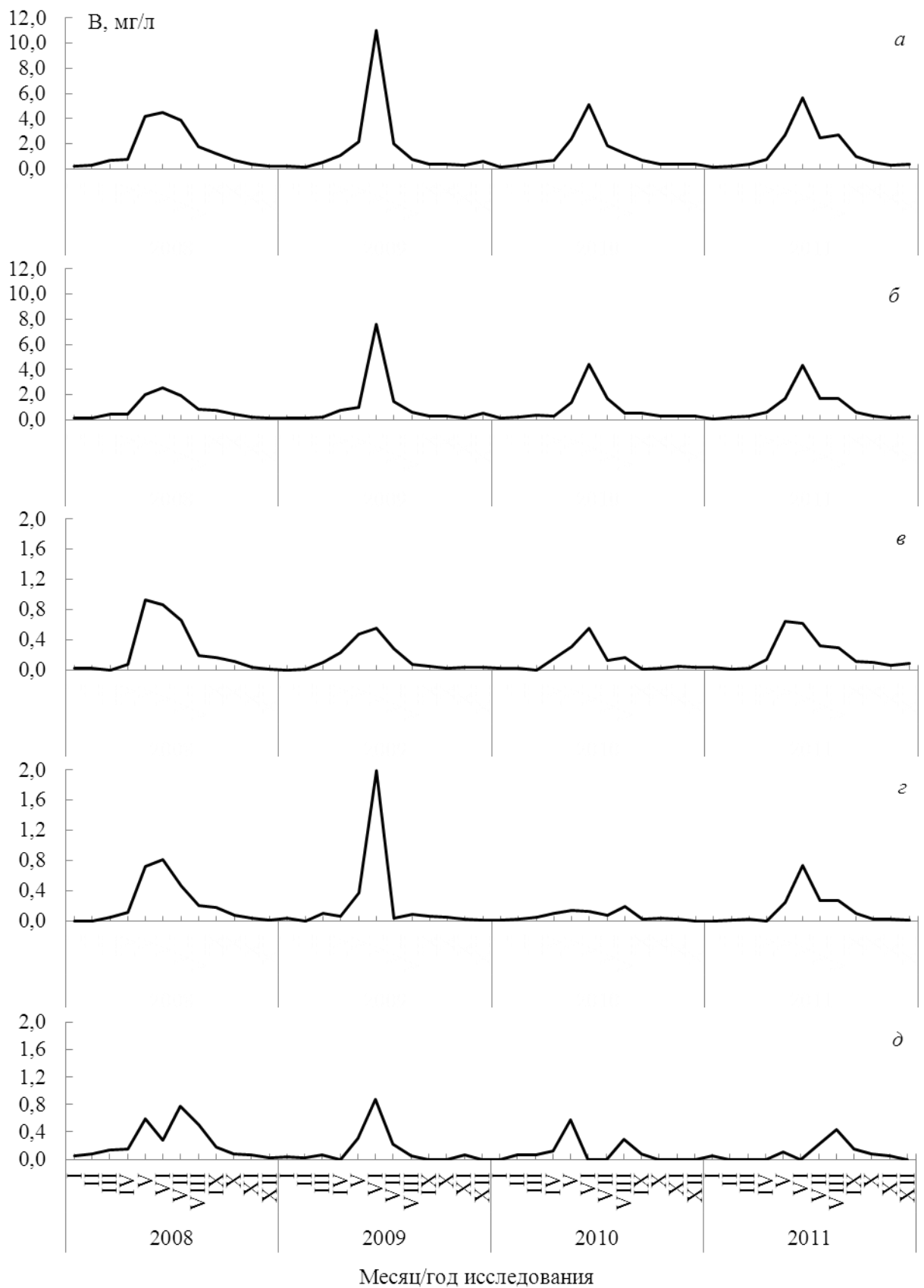


Рисунок 27 – Межгодовая динамика биомассы потамофитопланктона: *a* – общая биомасса, *б* – биомасса диатомовых, *в* – зеленых, *г* – цианобактерий, *д* – прочих (динофитовые, золотистые и криптофитовые) водорослей

второй половине июня, второй – в середине июля, третий – в первой декаде августа.

В ходе работы установили, что значения количественных показателей фитопланктона значительно варьируют в сезонной и в многолетней динамике. Так, за период наблюдений общая численность фитопланктона изменялась от 0,07 (январь 2008 г.) до 12,25 млн. кл./л (июнь 2009 г.), биомасса от 0,07 (январь 2010 г.) до 23,00 мг/л (июнь 2009 г.). Их средние за период наблюдения значения составили  $1,26 \pm 0,26$  млн. кл./л и  $1,44 \pm 0,28$  мг/л соответственно. Динамика структурных показателей внутри года имеет вид одновершинной кривой (рис.28, см. рис. 27,). Подобный характер развития фитопланктона с одним летним максимумом отмечается в другой сибирской реке – Оби (Науменко, 1996), но отличается от р. Средний Иртыш, где сезонная динамика структурных показателей фитопланктона имеет вид двухвершинной кривой с пиками в начале лета и конце лета - начале осени (Баженова, 2005).

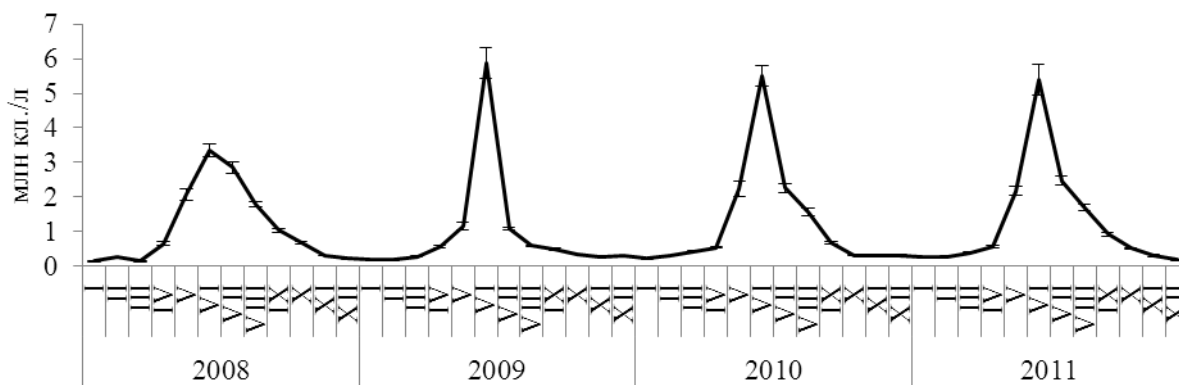


Рисунок 28 – Межгодовая динамика численности потамофитопланктона

В рамках данной работы мы решили исследовать связь наступления времени максимума биомассы потамофитопланктона от скорости сброса и уровня воды в Красноярском водохранилище. На рисунке 29 показаны скорости сброса и уровни воды в Красноярском водохранилище. Максимальная средняя скорость сброса воды  $6297,6 \text{ м}^3/\text{с}$  зафиксирована в 2010 г., минимальная –  $2635,0 \text{ м}^3/\text{с}$  в 2008 г.

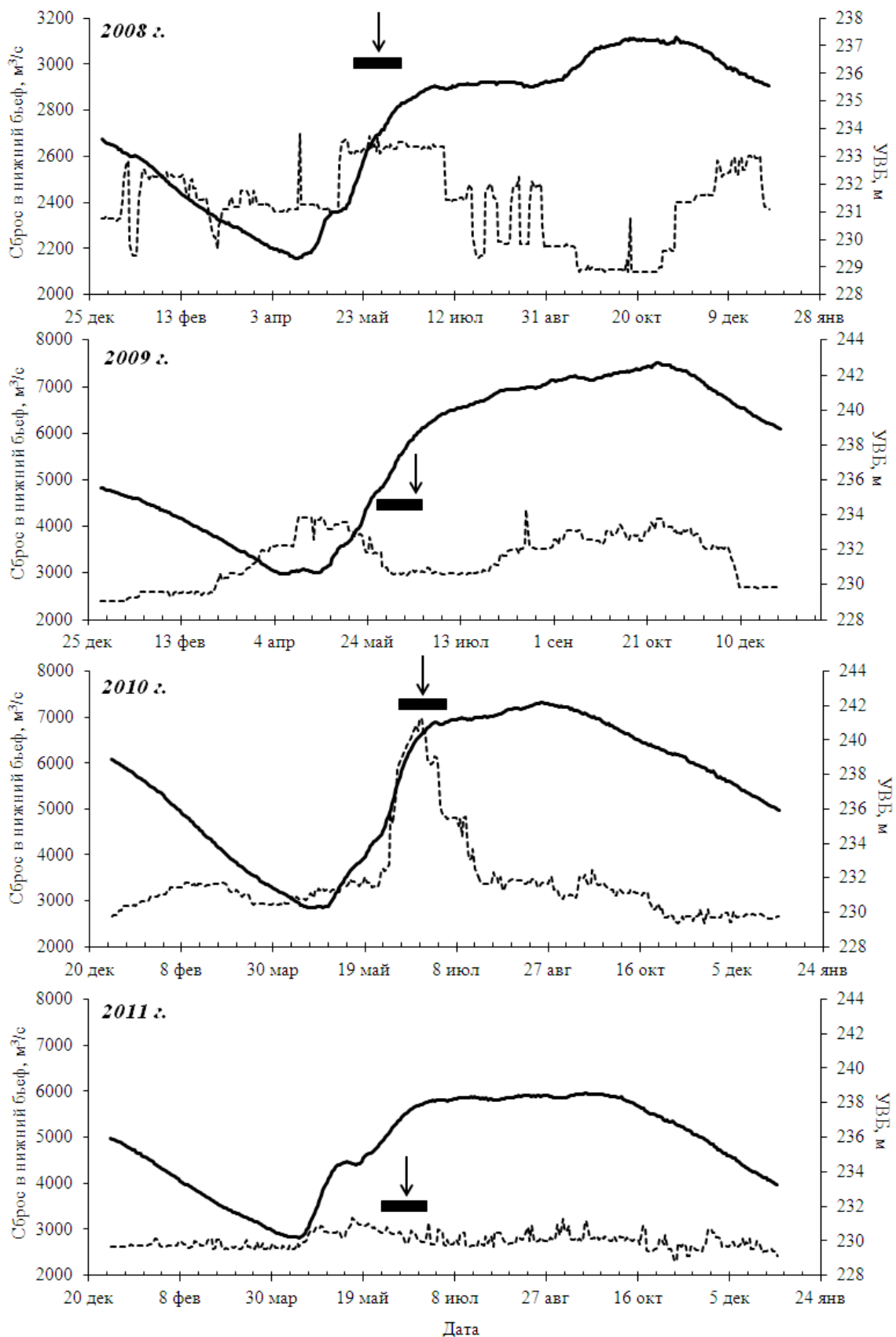


Рисунок 29 – Ежедневная динамика скорости сброса (курсив) и уровня воды в водохранилище (сплошная линия)

Стрелка указывает на период максимальной биомассы потамофитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

В эти же годы отмечены наибольший (240,90 м) и наименьший (234,75 м) уровни воды в Красноярском водохранилище. На протяжении четырехлетних наблюдений установлено, что в периоды подъема уровня воды в водохранилище (конец мая – июнь) наблюдалось резкое увеличение биомассы фитопланктона. Хотя достоверной связи между ростом биомассы фитопланктона и максимальными темпами сброса воды с водохранилища не установлено, однако, нарастание биомассы потамофитопланктона в 2008 и 2010 гг. совпадает с периодом максимальных скоростей сброса воды, а в 2009 и 2011 гг. рост биомассы приходится на время спада его интенсивности.

Скорость накопления воды в водохранилище мы оценивали по тангенсу угла наклона зависимости высоты уровня воды от времени. Эту зависимость строили для периода наблюдения максимума биомассы потамофитопланктона. Ниже представлены уравнения для 2008-2011 гг. соответственно.

$$y = 0,160x + 6099,9 \quad R^2 = 0,98 \quad (5)$$

$$y = 0,202x + 7837,4 \quad R^2 = 0,99 \quad (6)$$

$$y = 0,165x + 6428,0 \quad R^2 = 0,98 \quad (7)$$

$$y = 0,128x + 4992,6 \quad R^2 = 0,99 \quad (8)$$

Видно, что эти коэффициенты при переменной  $x$  различаются, что вполне естественно. Наибольшая величина (0,202) наблюдалась в 2009 г., наименьшая (0,128) – в 2011 г. Таким образом, установлена качественная связь между временем наступления максимума биомассы фитопланктона и подъемом уровня воды в Красноярском водохранилище. Рост уровня воды в водохранилище способствует миграции вида *A. islandica* в гипolimнион, откуда он поступает в нижний бьеф р. Енисей, при этом увеличивая общую биомассу фитопланктона.

Долговременные изменения количественных показателей потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС можно оценить на основе анализа литературных источников (Грезе, 1957; Кузьмина, 1973, 1979; Чайковская, 1977; Продукционно-гидробиологические..., 1993). Как показал ретро-

спективный обзор данных, структура фитопланктона в нижнем бьефе начала меняться с 80-х годов (табл. 13).

Таблица 13 – Межгодовая динамика численности и биомассы фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Период наблюдений		Численность, млн. кл./л		Биомасса, мг/л	
		<i>lim</i>	среднее	<i>lim</i>	среднее
До перекрытия р. Енисей плотиной КрГЭС	1953-1954 гг. <sup>1</sup>	0,02-0,50	0,15	-	0,17
	1966 г. <sup>2</sup>	0,22-0,28	0,25	0,18-1,30	0,48
Период наполнения Красноярского водохранилища	1967 г. <sup>3</sup>	0,04-1,30	0,31	-	0,23
	1968 г. <sup>3</sup>	0,05-1,00	0,32	-	0,20
	1969 г. <sup>3</sup>	0,03-3,30	0,39	-	0,21
	1970 г. <sup>3</sup>	0,01-0,60	0,18	-	0,11
После запуска КрГЭС	1974 г. <sup>4</sup>	0,01-0,40	0,10	0,003-0,25	0,20
	1984-1987 гг. <sup>5</sup>	0,45-2,51	1,48	0,25-1,54	0,65
	2008 г. <sup>6</sup>	0,07-5,53	1,12±0,19	0,11-9,90	1,67±0,27
	2009 г. <sup>6</sup>	0,19-12,25	0,94±0,27	0,13-23,00	1,57±0,52
	2010 г. <sup>6</sup>	0,21-9,89	1,23±0,27	0,07-9,17	1,18±0,25
	2011 г. <sup>6</sup>	0,42-10,34	1,25±0,26	0,11-10,88	1,46±0,28

Примечание: *lim* – предельные величины; «-» – данные отсутствуют. <sup>1</sup>Грезе, 1957; <sup>2</sup>Чайковская, 1972; <sup>3</sup>Чайковская, 1975а; <sup>4</sup>Чайковская, 1977; <sup>5</sup>Продукционно-гидробиологические..., 1993; <sup>6</sup>собственные данные.

К этому периоду численность увеличилась в среднем в 7 раз, биомасса – в 8 раз. В настоящее время на фоне значительного варьирования минимальных и максимальных значений численности и биомассы фитопланктона резких межгодовых вариаций фитопланктона не установлено. В 2008-2011 гг. по сравнению с 1984-1987 гг. общая численность фитопланктона осталась на прежнем уровне, биомасса увеличилась в 2 раза.

Таким образом, выявлено, что динамика количественных показателей фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС характеризуется слабым развитием зимой и осенью, интенсивным – весной и летом и определяется в первую очередь развитием диатомовых водорослей. Сравнение наших данных с литературными данными по количественным показателям показало, что основной скачок численности и биомассы фитопланктона произошел в 80-е годы, когда численность увеличилась в среднем в 7 раз, биомасса – в 8



раз. В настоящее время по сравнению с последними круглогодичными наблюдениями (1984-1987 гг.) общая численность фитопланктона осталась на прежнем уровне, биомасса увеличилась в 2 раза.

### 3.3. Гидрохимический режим реки, как фактор влияния на формирование потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС

Поиск биологических откликов организмов и общих закономерностей действия химических веществ на водные организмы на клеточном и субклеточном уровнях, вплоть до уровня специфических мембранных структур и отдельных биохимических реакций представляет интерес с точки зрения прямой оценки состояния речной системы. Изучению основ формирования фитопланктона и влияния природных факторов на этот процесс уделяется значительное внимание.

Одни авторы указывают на наличие биогенных элементов в воде как на важнейший фактор, регулирующий количество фитопланктона и определяющий как флористический состав водорослей, так и их сезонную динамику, и количественное развитие (Виноградов, 1954; Гусева, 1965, 1966; Ипатова, 2005). Другие, к важным экологическим факторам, регулирующим процессы роста и размножения водорослей, относят водородный показатель, световой режим, температуру воды, ветровое перемешивание (Сатклифф, 1964; Hargreaves 1976; Дмитриева и др., 2002; Анищенко, 2004). Третьи показали, что развитие фитопланктона в большей степени зависит от химических факторов (ХПК, N, P, щелочность, жесткость), чем от физических, таких как прозрачность и мутность (Schwartzkopf, 1978). Маргалеф (Margalef, 1978) считает, что развитие фитопланктона контролируется динамикой водных масс. Из-за манипулирования уровнем воды происходит увеличение концентрации органических веществ, которые легко усваиваются гидробионтами. Вероятно, в связи с этим происходит смена доминирующих видов фитопланктона и его более интенсивное развитие.

Несмотря на достаточно широкую освещенность в литературе влияния комплекса экологических факторов на состав, развитие и распределение фитопланктона, механизм действия того или иного фактора окружающей среды в конкретном случае будет зависеть от совокупности действия факторов в целом, что определяет необходимость проведения постоянных наблюдений за динамикой основных параметров среды и ответной физиологической реакцией фитопланктона.

Для выявления возможной связи между физико-химическими факторами, оказывающими первостепенное значение на альгоценоз реки Енисей, и составом фитопланктона был проведен корреляционный анализ. В результате статистического анализа связи общей биомассы фитопланктона с химическим составом речной воды, представленной в виде корреляционных графов, для 2009-2011 гг. значимых корреляций не обнаружено (табл. 14; рис. 30). В указанный период выявлена сильная и статистически достоверная корреляция общей биомассы фитопланктона с ХПК ( $r = 0,75$ ,  $n = 8$ ,  $p < 0,05$ ) и с содержанием меди в воде ( $r = 0,76$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,05$ ).

Корреляция биомассы отдельных групп фитопланктона с гидрохимическими показателями оказалась более сильной. Из всех обнаруженных отделов выделяются зеленые водоросли. Статистически значимая положительная корреляционная связь обнаружена между биомассой зеленых водорослей и температурой воды ( $r = 0,73$ ,  $n = 36$ ,  $p < 0,05$ ).

Наиболее неожиданным результатом оказалась связь содержания кремния в воде и биомассы зеленых водорослей. По мере увеличения кремния в воде увеличивалась их биомасса ( $r = 0,73$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,05$ ). Чуть слабее оказалась связь хлоридов с биомассой зеленых водорослей ( $r = 0,67$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0,05$ ). Кроме этого статистически достоверные высокие положительные коэффициенты корреляции получены между биомассой зеленых водорослей и такими гидрохимическими показателями как – окисляемость перманганатная  $r = 0,59$  ( $p < 0,05$ ), сульфаты  $r = 0,56$  ( $p < 0,05$ ), БПК<sub>5</sub>  $r = 0,55$  ( $p < 0,05$ ) и ХПК  $r = 0,51$  ( $p < 0,05$ ) (см. рис.30).

Таблица 14 – Коэффициенты корреляции основных гидрохимических параметров воды с общей биомассой и с биомассой основных систематических групп потамофитопланктона в нижнем бьефе Красноярского водохранилища, 2009-2011 гг.

Гидрохимические показатели	Общая биомасса фитопланктона	Cyanobacteria	Bacillariophyta	Chlorophyta	Прочие*	Количество пар
Мутность	0,40	-0,05	-0,13	-0,13	0,08	36
Цветность	0,39	0,02	0,03	0,11	0,19	36
Температура воды	0,34	0,31	<b>0,56</b>	<b>0,73</b>	<b>0,59</b>	36
pH	-0,06	0,18	0,16	0,12	0,07	36
Общая жесткость	0,37	<b>0,50</b>	0,37	0,14	0,28	36
Растворенный кислород	0,13	0,07	0,13	0,20	0,03	36
БПК <sub>5</sub>	0,39	0,32	0,39	<b>0,55</b>	<b>0,75</b>	8
ХПК	<b>0,75</b>	<b>0,53</b>	<b>0,76</b>	<b>0,51</b>	<b>0,87</b>	8
Окисляемость перманганатная	0,23	0,18	0,20	<b>0,59</b>	<b>0,58</b>	36
Общая минерализация (сухой остаток)	0,11	0,02	0,10	0,20	-0,08	36
Сульфаты (SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> )	0,00	0,28	-0,02	<b>0,56</b>	<b>0,66</b>	12
Хлориды (Cl <sup>-</sup> )	0,10	0,07	0,07	<b>0,67</b>	0,47	12
Кальций (Ca <sup>2+</sup> )	0,22	0,24	0,21	0,09	0,25	36
Магний (Mg <sup>2+</sup> )	-0,19	-0,08	-0,19	0,01	0,13	12
Нитраты (N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	-0,02	0,43	-0,07	0,46	0,35	12
Аммоний-ион (N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	0,15	-0,10	-0,02	-0,07	-0,01	36
Кремний	0,27	<b>0,57</b>	0,25	<b>0,73</b>	0,47	12
Фториды	-0,27	-0,38	-0,29	0,32	-0,02	12
Нефтепродукты	-0,22	-0,22	-0,22	0,13	-0,03	36
Железо	0,24	0,21	0,23	0,20	0,07	36
Медь	<b>0,76</b>	<b>0,79</b>	<b>0,77</b>	-0,02	0,41	12
Цинк	-0,24	-0,06	-0,25	-0,22	-0,35	12
Марганец	0,14	0,49	0,12	0,05	-0,01	12

Примечание: \*Прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые отделы водорослей)

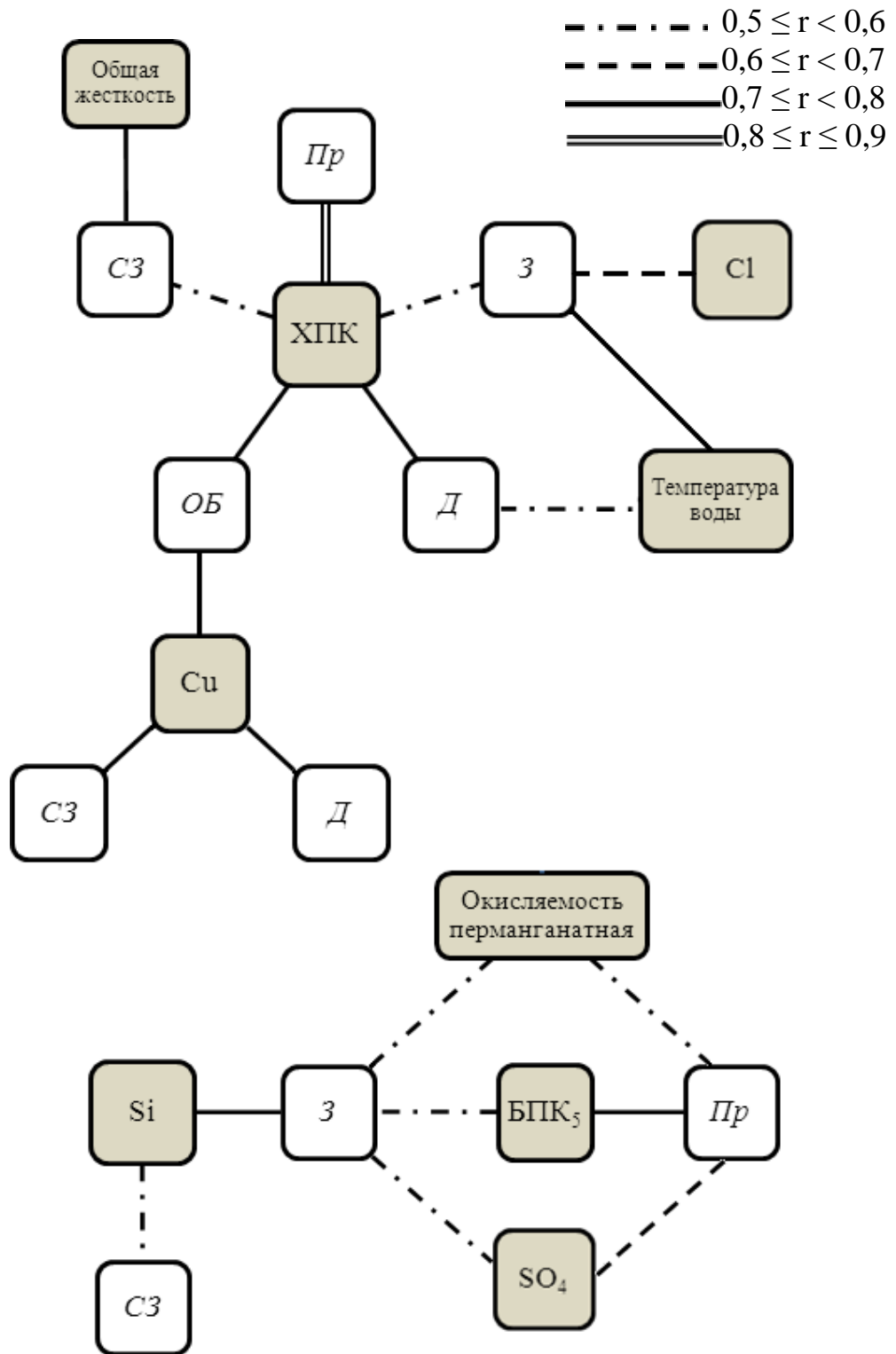


Рисунок 30 – Корреляционные графы взаимосвязей основных гидрохимических параметров воды с общей биомассой и с биомассой основных систематических групп потамофитопланктона

*Об* – общая биомасса. Группы водорослей: *Д* – диатомовые, *З* – зеленые, *СЗ* – синезеленые, *Пр* – прочие (динофитовые, золотистые и криптофитовые)

В единую группу «Прочие» в рамках нашей работы были объединены отделы, характеризующиеся небольшим видовым разнообразием. Это малочисленные представители динофитовых, золотистых и криптофитовых отделов фитопланктона. В результате корреляционного анализа получена сильная и статистически достоверная взаимосвязь биомассы динофитовых, золотистых и криптофитовых водорослей с температурой воды, с БПК<sub>5</sub>, ХПК, окисляемостью перманганатной и сульфатами (см. табл. 14; рис. 30).

За период наблюдения представители цианобактерий и диатомовых водорослей в отличие от других отделов образовывали меньшее количество тесных статистических связей. Синезеленые водоросли сильно коррелировали с медью  $r = 0,79$  ( $p < 0,05$ ), в меньшей степени – с кремнием  $r = 0,57$  ( $p < 0,05$ ), ХПК  $r = 0,53$  ( $p < 0,05$ ) и общей жесткостью  $r = 0,50$  ( $p < 0,05$ ). Для диатомовых водорослей, которые в планктоне р. Енисей имеют наибольшее развитие, наиболее сильные достоверные связи отмечены с содержанием меди в воде  $r = 0,77$  ( $p < 0,05$ ) и ХПК  $r = 0,76$  ( $p < 0,05$ ) (см. табл. 14; рис. 30).

Таким образом, в результате наблюдений за динамикой основных параметров среды и ответной реакцией фитопланктона выявлено, что корреляция биомассы зеленых водорослей с гидрохимическими показателями оказалась самой сильной, а с общей биомассой фитопланктона – слабой. Кроме того, полученные результаты корреляционного анализа, представленные в виде корреляционных графов, не противоречат биологическому смыслу.

#### 3.4. Физиологическое состояние потамофитопланктона

Как принято считать, если в реке сильное течение, то фитопланктон обычно не развивается. Потамофитопланктон, чаще всего, представляет собой смесь видов перифитона и видов фитопланктона водохранилища, сбрасываемых из верхнего бьефа ГЭС, которые затем погибают в потоке реки. Одним из важнейших элементов диагностики жизнеспособности клеток водорослей является соотношение живых и мертвых клеток, определенное на

люминесцентном микроскопе. Как показали наши исследования, процентное содержание живых клеток в толще воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в течение года превышало количество мертвых, но в разные сезоны этот показатель варьировал значительно (рис. 31).

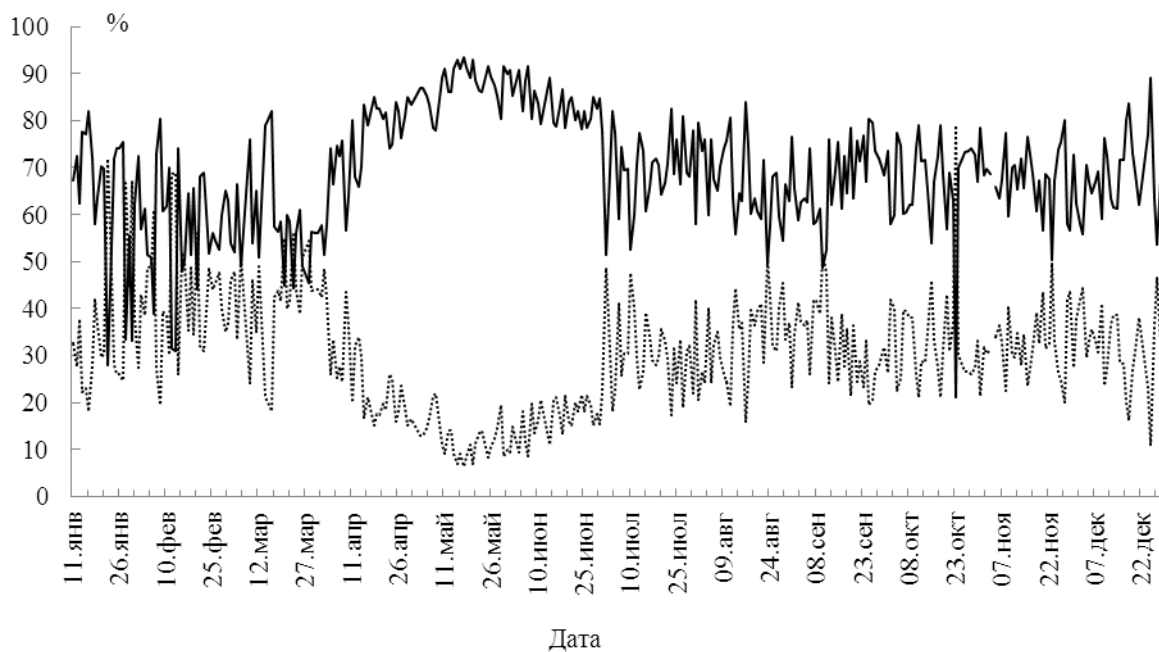


Рисунок 31 – Средние ежесуточные изменения численности живых (*прямая*) и мертвых (*курсив*) клеток потамофитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в 2008-2011 гг. (% от общей численности фитопланктона).

В зимний период средняя температура воды в годы исследований составляла 3,0 °С. В декабре-феврале при слабом развитии фитопланктона и его однообразии во всех пробах наряду с живыми водорослями отмечено заметное количество пустых створок диатомей. Зимой численность мертвых клеток достигала 234 тыс. кл./л (февраль 2010 г.), что составляло 79 % от общей численности фитопланктона. В зимние месяцы 2008-2011 гг. численность мертвых клеток в среднем составляла  $84 \pm 2,81$  тыс. кл./л, что соответствует 36 % от общей численности зимнего фитопланктона (рис. 32).

Весной с прогревом воды до 7,5 °С на фоне возрастающего видового разнообразия потамофитопланктона и его обилия количество живых клеток в толще воды р. Енисей постепенно росло, достигая максимума в мае (см.

рис. 32). На протяжении двух месяцев (с конца апреля по конец июня) количество живых клеток намного превышало таковую мертвых, достигая 96% от общей численности (см. рис. 32).

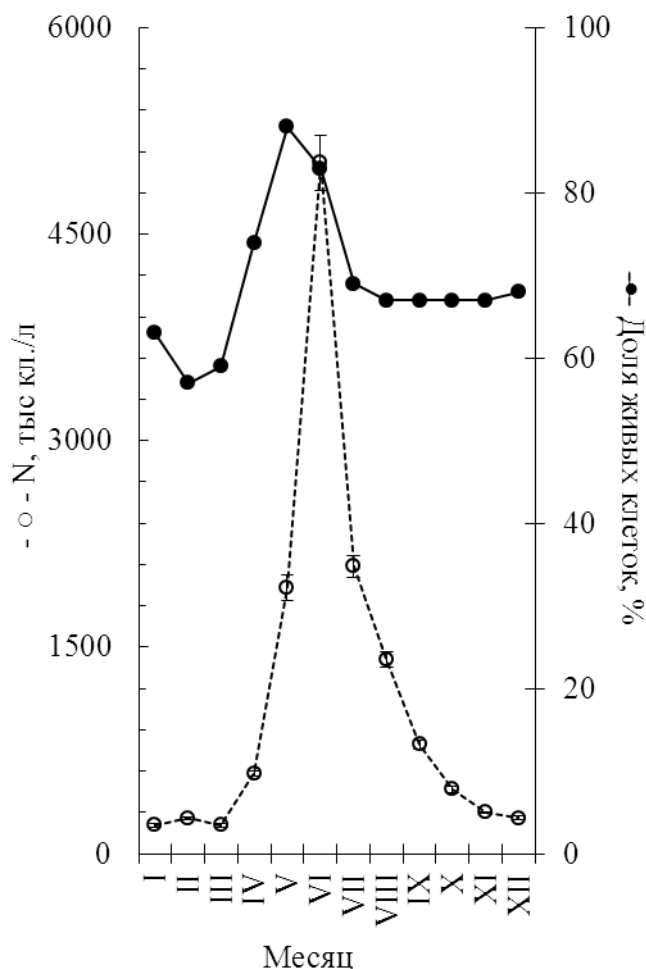


Рисунок 32 – Сезонная динамика общей численности потамофитопланктона (N, тыс. кл./л) и вклада в неё живых клеток (%) в 2008-2011 гг.

Высокая численность живых клеток связана со сроками массового появления в нижнем бьефе представителей диатомовых водорослей: *D. vulgare* и *H. arcus*, а в мае – *A. islandica*, в июне – *C. radiosa*. Поскольку сроки отмирания одних видов совпадали со сроками интенсивного развития других, то резкого увеличения численности мертвых клеток не наблюдалось.

В июле, когда температура воды в среднем повысилась до 9 °С, видовое разнообразие оставалось еще довольно значительным, в массе встреча-

лась *C. radiosa*. Основную численность потамофитопланктона по-прежнему составляли живые клетки, но их вклад в общую численность сократился. В июле доля живых клеток в толще воды редко превышала 80 %. Среднемесячная численность живых клеток за четыре года составляла  $1493 \pm 73$  тыс. кл./л (69 %) (см. рис. 32).

В августе максимальные значения температуры воды за четыре года доходили до 13,5 °С. В планктоне высокой численности достигал вид *F. crotonensis*, но в крайне ограниченном количестве еще встречались доминирующие виды весеннего планктона *D. vulgare* и *H. arcus*, а также холодноводный и теневыносливый вид *A. islandica*. Несмотря на это, в этот период доля живых клеток осталась на уровне июльских значений и в среднем составляла 67%.

В осенний период температура воды снижалась до 10,3-11,1 °С в сентябре-октябре и до 6,9-7,6 °С в ноябре. Качественно потамофитопланктон мало изменился, но интенсивность его развития снизилась. В сентябре и октябре доминантами остались *C. radiosa* и *F. crotonensis*, но их количественные показатели заметно уменьшились по сравнению с предшествующими месяцами, однако это не отразилось на количественном преобладании живых клеток над мертвыми (см. рис. 32). Осенняя численность живых клеток потамофитопланктона в 2008-2011 гг. варьировала в пределах 45-1043 тыс. кл./л, мертвых – 7-734 тыс. кл./л. Осенью последние в среднем за четыре года составляли 33 % от общей численности потамофитопланктона.

Ранее О.П. Баженовой (1988) уже было установлено, что не все клетки, находящиеся в толще воды р. Енисей, проявляют фотосинтетическую активность. У большого количества этих клеток фотосинтез не регистрировался, даже несмотря на наличие ясно видимого неразрушенного хроматофора. Фотосинтетическую активность в Верхнем Енисее прежде проявляло лишь 10-15 % от общего их числа, в среднем составляя 5-8 %.

Таким образом, на основе полученных данных удалось определить, что различия в соотношении численности живых и мертвых клеток в нижнем



бьефе Красноярской ГЭС являются отражением сроков появления одних и отмирания других видов водорослей планктона, и предположительно мало зависят от абиотических факторов среды. Независимо от сезона, численность живых клеток потамофитопланктона превосходит численность мертвых, что может свидетельствовать о том, что популяции доминирующих видов имеют возможность размножаться в речных условиях. Максимальное количество живых клеток потамофитопланктона соотносится с периодом интенсивного развития водорослей в толще воды р. Енисей.

### 3.5. Размерная структура потамофитопланктона на примере доминирующих видов в р. Енисей в 2008-2011 гг.

Эколого-физиологическое значение размера планктонных организмов велико (Михеева, 1998). Тем не менее, литературных данных по детальному анализу размерной структуры фитопланктона водоемов разного типа мало (Шкундина, 1982, 1995; Михеева, 1992; Девяткин, Митропольская, 1994). Чаще эти опубликованные научные данные посвящены сезонной и многолетней динамике разных размерных групп, где исследователи оперируют различными диапазонами размерных классов. Есть работы, где авторы рассматривают сезонную и многолетнюю изменчивость морфологических признаков отдельных представителей водорослей (Davey, 1986; Генкал, 1990, 1997).

По мнению ряда авторов, размер клеток фитопланктона, влияющий на биомассу фитопланктона, непостоянен. Это касается и одного и того же водоема, но в разное время года, и разных водоемов в целом (Биологическая продуктивность..., 1976; Трифонова, 1979; Петрова, 1990; Михеева, 1992, 1999). Другие авторы для разных лет наблюдений отмечают относительную стабильность размерного спектра фитопланктона (Девяткин, Митропольская, 1994).

Размерная фракция фитопланктона – это важнейшая характеристика при оценке взаимодействий различных компонентов водных экосистем и показатель их трофического состояния (Sprules, Munawar, 1986; Chételat et al., 2006). В озерах размерный спектр фитопланктона изменяется в зависимости от трофического статуса водоема. Мелкоклеточные виды водорослей (< 20-35 мкм) типичные представители олиготрофных водоемов, крупноклеточные обычно встречаются в евтрофных озерах (нитчатые и колониальные формы цианобактерий) (Watson et al., 1997; Smith, 2003). В тоже время, данные Т.М. Михеевой (1992) свидетельствуют о том, что при евтрофировании (естественном или антропогенном) в альгоценозе озер различного трофического уровня мелкоклеточные виды вытесняют крупноклеточные, увеличивается число видов-доминантов и доля нанопланктонных фракций в численности и биомассе фитопланктона.

Опубликованные научные данные последних лет по речным экосистемам не дают оснований говорить о наличии или отсутствии связи с трофностью водоемов. Однако есть работы, указывающие на то, что в реках с быстрым течением размеры клеток фитопланктона значительно меняются в зависимости от скорости течения и наличия питательных веществ, чем выше скорость, тем меньше размеры водорослей (Chételat et al., 2006).

Многолетние наблюдения за состоянием фитопланктона р. Енисей позволили установить не только размеры всех видов, встречающихся в толще реки, но также выявить характерные особенности временных изменений размерных характеристик. Большинство представителей фитопланктона реки относятся к микрофитопланктону (20-64 мкм) (44 % от всех обнаруженных видов) и нанофитопланктону (2-20 мкм) (39 %). Именно эти размерные фракции определяют достаточно высокий уровень количественного развития (рис. 33).

Определяющим в биомассе с января по май в течение четырех лет был микрофитопланктон. Из диатомовых водорослей основной вклад в биомассу

вносили *C. pediculus*, *S. hantzschii*, *D. vulgare*, представители родов *Gomphonema* и *Navicula*. В летние месяцы и вплоть до декабря в биомассе доминировали мелкоклеточные виды (за исключением ноября) – в большей степени это доминирующие виды *A. islandica*, *C. radiosa*. Следует сказать, что в летние месяцы в пробах часто регистрировались клетки с длиной более 64 мкм – *A. formosa*, *F. crotonensis*, *C. stuxbergii*, *D. geminata*, *G. acuminatum*, *S. ulna*.

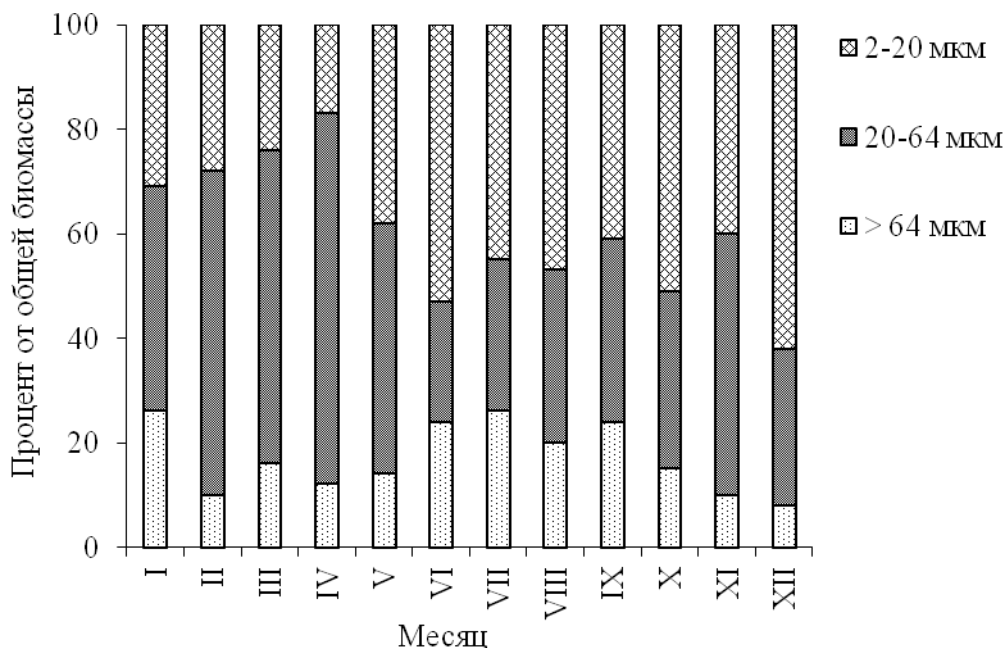


Рисунок 33 – Сезонная динамика вклада водорослей различной размерной фракции (мкм) в общую биомассу потамофитопланктона в 2008-2011 гг.

В р. Енисей в количественных планктонных пробах за 2008-2011 гг. определено 65 таксонов Bacillariophyta из 2 классов, 9 семейств и 22 родов, из них 12 – Centrophyceae и 53 – Pennatophyceae. Для анализа изменения размеров клеток из отдела Bacillariophyta разных лет исследования были выбраны виды с частотой встречаемости более 50 % и входящие в доминирующий комплекс: *A. islandica* (28-49 % частоты встречаемости), *C. radiosa* (79-95 %), *D. vulgare* (53-69 %), *F. crotonensis* (48-64 %), *A. formosa* (67-85 %), *H. arcus* (18-28 %).

Диаметры створок представителей класса Centrophyceae за время исследования находились в пределах от  $12,1 \pm 0,3$  мкм (2010 г.) до  $13,9 \pm 0,5$  мкм (2008 г.). Согласно более ранним литературным данным представители класса Centrophyceae имели меньший диаметр створки –  $9,90 \pm 0,21$  мкм (Щур, 2006).

Диаметры створок *A. islandica* за весь период исследования изменялись в пределах 6,2-18,6 мкм, их объемы –  $1123-5893$  мкм<sup>3</sup>, при среднем значении диаметра  $12,3 \pm 2,9$  мкм или объема клетки  $4361 \pm 1154$  мкм<sup>3</sup>. Вид *A. islandica* имел достоверные отличия ( $t_{\text{фак}} = 11,66; 4,54$  и  $8,13$  против  $t_{\text{ст}} = 2,02$ ) в сторону меньшего диаметра створок клеток между 2008 г. и 2009-2011 гг. соответственно, для данных между 2010 г. и 2011 г. ( $t_{\text{фак}} = 3,00$  против  $t_{\text{ст}} = 2,00$ ). В сторону большего диаметра створок для данных между 2009 г. и 2010 г. ( $t_{\text{фак}} = 3,6$  против  $t_{\text{ст}} = 2,02$ ) (табл. 15). По данным М.В. Усольцевой (2006) вегетативные клетки *A. islandica* из р. Амур имеют диаметр клеток 7,0-22,0 мкм, что согласуется с данными наших исследований. По литературным данным объемы клеток рода *Aulacoseira* в вегетационный период варьируют от 360 до 4000 мкм<sup>3</sup> (Трифонова, 1979; Гутельмахер, 1986; Петрова, 1990).

Диаметр створки *C. radiosa* на протяжении всего времени исследования варьировал от 6,2 до 20,2 мкм или объем клеток  $91-2077$  мкм<sup>3</sup> (при среднем значении  $616 \pm 421$  мкм<sup>3</sup>). *C. radiosa* в 2008-2010 гг. имела достоверные отличия ( $t_{\text{фак}} = 4,17; 2,82$  и  $4,69$  против  $t_{\text{ст}} = 1,99$  соответственно) в сторону увеличения диаметра створок по сравнению с 2011 г. (см. табл. 15). Значения средних диаметров створок таксонов рода *Cyclotella* р. Енисей близки к таковым для других водоемов и более ранних периодов исследования реки Енисей, а также вышележащего Красноярского водохранилища (Генкал, 1990; Михеева, 1998, 1999; Щур, 2006). По данным автора (Трифонова, 1979) объемы клеток *C. radiosa* в вегетационный период соответствуют 656-1100 мкм<sup>3</sup>.

Таблица 15 – Распределение средних диаметров створки (мкм) таксонов класса Centrophyceae и длины клетки (мкм) класса Pennatophyceae в р. Енисей в 2008-2011 гг.

Таксоны водорослей	М	$\sigma$	n
2008 г.			
Centrophyceae:	13,9	4,7	97
<i>Aulacoseira islandica</i>	15,1	1,5	34
<i>Cyclotella radiosa</i>	10,7	2,2	38
Pennatophyceae:	62,7	28,6	269
<i>Asterionella formosa</i>	66,2	8,4	77
<i>Diatoma vulgare</i>	22,5	4,4	37
<i>Fragilaria crotonensis</i>	93,6	19,5	76
<i>Hannaea arcus</i>	55,4	11,3	37
2009 г.			
Centrophyceae:	12,6	4,7	84
<i>Aulacoseira islandica</i>	10,5	1,5	26
<i>Cyclotella radiosa</i>	11,6	2,4	33
Pennatophyceae:	59,1	30,4	330
<i>Asterionella formosa</i>	65,3	7,6	71
<i>Diatoma vulgare</i>	26,2	3,9	40
<i>Fragilaria crotonensis</i>	85,3	14,0	64
<i>Hannaea arcus</i>	41,9	7,0	33
2010 г.			
Centrophyceae:	12,1	3,7	139
<i>Aulacoseira islandica</i>	12,6	2,5	26
<i>Cyclotella radiosa</i>	10,7	2,4	84
Pennatophyceae:	59,6	33,2	332
<i>Asterionella formosa</i>	66,3	8,3	72
<i>Diatoma vulgare</i>	21,0	2,0	27
<i>Fragilaria crotonensis</i>	95,3	16,7	67
<i>Hannaea arcus</i>	58,2	16,3	39
2011 г.			
Centrophyceae:	12,9	4,1	105
<i>Aulacoseira islandica</i>	10,5	2,8	30
<i>Cyclotella radiosa</i>	13,1	3,1	49
Pennatophyceae:	56,3	25,4	278
<i>Asterionella formosa</i>	67,8	8,4	52
<i>Diatoma vulgare</i>	21,8	2,8	25
<i>Fragilaria crotonensis</i>	96,7	17,6	87
<i>Hannaea arcus</i>	67,3	20,4	21

Примечание: М – среднее значение; n – величина выборки;  $\sigma$  - среднее квадратичное отклонение

Размеры клеток *A. formosa* на протяжении четырех лет наблюдений не имели достоверных отличий между сравниваемыми годами. Длина клеток *F. crotonensis* в 2009 г. имела достоверные отличия в сторону более коротких клеток по сравнению с 2008 ( $t_{\text{фак}} = 2,90$  против  $t_{\text{ст}} = 1,98$ ), 2010 ( $t_{\text{фак}} = 3,70$  против  $t_{\text{ст}} = 1,98$ ) и 2011 гг. ( $t_{\text{фак}} = 4,42$  против  $t_{\text{ст}} = 1,97$ ). Размеры клеток *H. arcus* в 2009 г. также имели достоверные отличия в сторону более коротких клеток по сравнению с 2008 ( $t_{\text{фак}} = 6,05$  против  $t_{\text{ст}} = 2,00$ ), 2010 ( $t_{\text{фак}} = 5,65$  против  $t_{\text{ст}} = 2,01$ ) и 2011 гг. ( $t_{\text{фак}} = 5,52$  против  $t_{\text{ст}} = 2,07$ ). В 2011 г. размеры *H. arcus* имели достоверные отличия в сторону длинных клеток по сравнению с 2008 г. ( $t_{\text{фак}} = 2,48$  против  $t_{\text{ст}} = 2,05$ ). Длина клеток *D. vulgare* напротив в 2009 г. имела максимальные размеры длины клеток достоверно отличающиеся от всех остальных лет исследования ( $t_{\text{фак}} = 3,96$  (2008-2009 гг.), 7,18 (2009-2010 гг.) и (2009-2011 гг.) против  $t_{\text{ст}} = 2,00$ ) (см. табл. 15).

В целом средние значения длины клеток класса Pennatophyceae составляли от  $56,3 \pm 25,4$  мкм (2011 г.) до  $62,7 \pm 28,6$  мкм (2008 г.). Минимальные значения длины клеток класса Pennatophyceae в 2011 г. ( $56,3 \pm 25,4$  мкм) обусловлены существенным вкладом *C. ventricosa* –  $20,2 \pm 1,2$  мкм и представителей рода *Achnanthes* –  $12,9 \pm 0,9$  мкм и имели достоверные отличия от данных 2008 г. ( $t_{\text{фак}} = 2,8$  против  $t_{\text{ст}} = 1,96$ ).

Размеры клеток *A. formosa* на протяжении четырех лет имели длину от 45 до 90 мкм, объем – 124-947 мкм<sup>3</sup>. По данным Krivtsov (2000) в озере Рос-терн Мир (Великобритания) длина клеток этого вида составляет 40 мкм, в вышележащем Красноярском водохранилище – 56-71 мкм (Щур, 2006). Объемы клеток *A. formosa*, отмеченные другими исследователями, составляют 126-1010 мкм<sup>3</sup> (Трифоновна, 1979; Гутельмахер, 1986; Петрова, 1990; Krivtsov 2000). Это позволяет говорить о размерном сходстве данного вида, развивающегося в речных и озерных условиях (табл. 16). Клетки *F. crotonensis* в реке Енисей за весь период исследования изменялись в пределах 57-180 мкм, их объем – 691-3593 мкм<sup>3</sup>, *D. vulgare* – 18,6-37,2 мкм или 497-1809 мкм<sup>3</sup>, *H. acus* – 37,2-99,2 мкм или 2245-6104 мкм<sup>3</sup> соответственно.

Таблица 16 – Сравнение размерных характеристик клеток фитопланктона для различных водоемов (отдел Bacillariophyta)

Таксоны водорослей	Размерная характеристика	Водоем	Источник
Диаметр створки, мкм			
род <i>Cyclotella</i>	15,0-17,8	р. Енисей	Щур, 2006
	5,0-37,8	р. Свислочь	Генкал, 2010
	5,3-45,7	озера Карелии	Генкал, 2011 б
<i>C. radiosa</i>	10,0-20,0	Красноярское водохранилище	Щур, 2006
род <i>Aulacoseira</i>	5,3-7,8	р. Енисей	Щур, 2006
	5,7-9,2	Красноярское водохранилище	Щур, 2006
<i>A. islandica</i>	6,4-27,0	горные озера Балан-Тамур, Амут, Якондыкон	Генкал, 2011 а
	10,0-20,0	р. Амур	Усольцева, 2006
	11,2-30,0	р. Свислочь	Генкал, 2010
	17,8-27,0	горные озера Балан-Тамур, Амут, Якондыкон	Генкал, 2011 а
	12,8-24,3	озера Карелии	Генкал, 2011 б
Длина клетки, мкм			
<i>A. formosa</i>	56-71	Красноярское водохранилище	Щур, 2006
	40	озеро Ростерн Мир, Великобритания	V.Krivtsov, 2000
<i>F. crotonensis</i>	56-85	Красноярское водохранилище	Щур, 2006
<i>D. vulgare</i>	58,9-65,6	Римов водохранилище (Чехия)	Petr Znachor, 2012
	95,0		Williams, 1985
	45,0-60,0	Охридское и Преспанское озера	Zlatko Levkov, 2006
Объем одной клетки, мкм <sup>3</sup>			
Таксоны рода <i>Cyclotella</i>	180-2590	Водоемы разной биологической продуктивности	Гутельмахер, 1986
Таксоны рода <i>Aulacoseira</i>	360-4000	Водоемы разной биологической продуктивности	Гутельмахер, 1986
	706-4002	Ладожское, Онежское озера	Петрова, 1990
	1446-3752	озера Карельского перешейка	Трифенова, 1979
<i>A. formosa</i>	126	озеро Ростерн Мир, Великобритания	V.Krivtsov, 2000
	598	Водоемы разной биологической продуктивности	Гутельмахер, 1986
	1010	Ладожское, Онежское озера	Петрова, 1990
	252-521	озера Карельского перешейка	Трифенова, 1979
<i>F. crotonensis</i>	608-920	озера Карельского перешейка	Трифенова, 1980

Таким образом, установлено, что фитопланктон р. Енисей представлен мелкими фракциями. Большинство представителей фитопланктона реки относятся к микрофитопланктону (20-64 мкм) и нанофитопланктону (2-20 мкм). Диаметры створок представителей класса Centrophyceae и длина створок представителей класса Pennatophyceae близки к таковым для других водоемов.

### 3.6. Трофическое состояние и оценка качества воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС по сообществам потамофитопланктона

Водоросли, из-за высокой чувствительности к условиям обитания, играют важную роль в биологическом анализе, который наряду с другими методами используется для контроля качества воды и оценки экологического состояния водоема. Учитывая, что данный участок реки является источником питьевого водоснабжения г. Красноярск, состояние фитопланктона остается одним из важных показателей. В рамках данной работы степень антропогенного воздействия на экосистему реки Енисей оценивалась по наличию индикаторных организмов. Оценка сапробности по численности потамофитопланктона позволила выявить сезонные и межгодовые изменения антропогенной нагрузки.

Индивидуальный индекс сапробности известен для 80 видов и разновидностей водорослей, обнаруженных за период наблюдений в планктоне реки Енисей (табл. 17), что составляет 80,8 % от общего числа таксонов. Согласно биологической шкале сапробности (ГОСТ 17.1.3.07-82 ..., 1982), по отношению к концентрации органических веществ в водной толще р. Енисей состав водорослей-индикаторов на 16,3 % образован  $\beta$ -мезосапробными формами; 10,0 % - олигосапробными; 30,0 % видов, развивающихся в переходной зоне между олигосапробной и  $\beta$ -мезосапробной ( $\alpha$ - $\beta$ ,  $\beta$ - $\alpha$ ,  $\alpha$ - $\alpha$ ). На долю водорослей-показателей низкой степени загрязнения ( $\chi$ ,  $\chi$ - $\alpha$ ,  $\alpha$ - $\chi$ ,  $\chi$ - $\beta$ )



приходилось 27,5 %. Почти вдвое меньше отмечено видов, толерантных к значительному органическому загрязнению ( $\beta$ - $\alpha$ ,  $\alpha$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ) – 16,3 %.

Стоит отметить, что на исследуемом участке реки комплекс водорослей с частотой встречаемости «часто» и «наиболее часто» относится к группе от ксено-олигосапробионтов до олиго-бетамезосапробионтов. С оценкой частоты встречаемости «редко» из  $\beta$ -мезосапробов обнаружено 8 таксонов водорослей, из олигосапробов – 4, из показателей грязных вод – 7.

Таблица 17 – Соотношение водорослей-индикаторов по степени сапробности

Степень сапробности	Количество водорослей-показателей сапробности					Процент от обнаруженных в р. Енисей водорослей-сапробионтов
	<i>СЗ</i>	<i>Д</i>	<i>З</i>	<i>Пр</i>	Всего	
$\chi$	-	7	-	-	7	8,8
$\chi$ -о	-	7	-	-	7	8,8
о- $\chi$	-	6	-	-	6	7,5
$\chi$ - $\beta$	1	1	-	-	2	2,5
о	-	6	-	2	8	10,0
о- $\beta$	-	5	2	-	7	8,8
$\beta$ -о	1	2	3	-	6	7,5
о- $\alpha$	-	6	4	1	11	13,8
$\beta$	2	6	5	-	13	16,3
$\beta$ - $\alpha$	1	6	-	-	7	8,8
$\alpha$	-	-	1	-	1	1,3
$\alpha$ - $\beta$	-	5	-	-	5	6,3
Итого					80	100,0

Примечание: *СЗ* – синезеленые, *Д* – диатомовые, *З* – зеленые, *Пр* – прочие (динофитовые, золотистые, криптофитовые) отделы

Те обнаруженные виды водорослей, которые относятся к «очень редким», скорее всего не находят в нижнем бьефе Красноярской ГЭС соответствующих экологических условий для развития. К их числу относятся бентосные виды *Navicula atomus*, *Navicula cincta*, *Navicula dicephala* и *Ulothrix subtilissima*, планктонный вид *S. acus var. angustissima*, а также три вида смешанного планктонно-бентосного типа местообитаний *Navicula cari*, *Gyrosigma attenuatum* и *Gomphonema acuminatum var. coronatum*.

Доминирование в видовом составе водорослей группы  $\beta$ -мезосапробионтов определяет и качество воды изучаемого района р. Енисей. Так, за период исследований индексы сапробности колебались в пределах от 1,23 (сентябрь 2010 г.) до 2,80 баллов (апрель 2010 г.), что соответствует олигосапробной и  $\beta$ -мезосапробной зонам самоочищения, 2 и 3 классам качества вод (чистые, удовлетворительно чистые) (Оксинок и др., 1993). Среднее многолетнее значение индекса сапробности, соответствующее  $\beta$ -мезосапробной зоне самоочищения, 3 классу качества вод (удовлетворительно чистые), составляло  $1,79 \pm 0,02$  баллов.

Средние значения индекса сапробности в отдельные годы менялись незначительно, однако в сезонном аспекте индексы сапробности варьировали, отражая тем самым ход процессов самоочищения, протекающих в реке (табл. 18).

Таблица 18 – Динамика индекса сапробности (балл) в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Год наблюдений	Сезон				Среднегодовое
	Зима	Весна	Лето	Осень	
2008	<u>1,79-1,92</u>	<u>1,74-2,33</u>	<u>1,49-1,83</u>	<u>1,42-1,70</u>	1,73±0,03
	1,85±0,03	2,05±0,06	1,64±0,02	1,54±0,04	
2009	<u>1,90-2,17</u>	<u>1,42-2,45</u>	<u>1,58-1,92</u>	<u>1,60-2,16</u>	1,92±0,04
	2,03±0,04	2,17±0,08	1,76±0,04	1,81±0,04	
2010	<u>1,85-2,19</u>	<u>1,33-2,80</u>	<u>1,44-1,68</u>	<u>1,23-1,93</u>	1,82±0,05
	2,05±0,06	1,98±0,07	1,56±0,02	1,63±0,08	
2011	<u>1,29-2,23</u>	<u>1,72-2,33</u>	<u>1,44-1,78</u>	<u>1,25-1,51</u>	1,69±0,04
	1,76±0,05	1,96±0,07	1,61±0,03	1,39±0,04	

Примечание: над чертой – предельные, под чертой – средние значения индекса сапробности

На протяжении четырех лет наблюдений высокие индексы сапробности отмечали зимой (среднее за сезон от  $1,76 \pm 0,05$  до  $2,05 \pm 0,06$  баллов) и весной (от  $1,96 \pm 0,07$  до  $2,17 \pm 0,08$  баллов). В это время интенсивно развивались  $\beta$ -мезосапробионты (индекс сапробности 1,5-2,5 баллов): *D. vulgare*, *H. arcus*, *C. pediculus*, *G. lacustris* и др. Летом и осенью наблюдали снижение

индексов сапробности. Так, в летний период, средние значения индекса за сезон варьировали в пределах  $1,56 \pm 0,02$ - $1,76 \pm 0,04$  баллов, в осенний –  $1,39 \pm 0,04$ - $1,81 \pm 0,04$  баллов. Снижению значений индексов сапробности могло способствовать повышение температуры воды в реке и усиление процессов самоочищения.

При оценке качества воды по биомассе фитопланктона р. Енисей получают результаты, отличающиеся от полученных по индексу сапробности. Так, значения биомассы фитопланктона в отдельные сезоны года указывают на более чистый класс качества воды. Поэтому, чтобы получить значения равнозначные, рассчитанные по индексу сапробности, проводили ранговую оценку качества воды с учетом значений индекса сапробности, а также биомассы фитопланктона (Оксиюк и др., 1993). Параллельно с ранговой оценкой качество воды определяли согласно новым РД 52.24.309-2011 (табл. 19).

Таким образом, итоговая ранговая оценка состояния качества вод р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС за время исследования 2008-2011 гг. по рассматриваемым критериям позволяет дифференцировать категорию трофности и качество вод 3 классом качества, разрядом «удовлетворительно чистая», 4-5 градацией (Оксиюк и др., 1993). Трофический статус р. Енисей на исследуемом участке по биомассе фитопланктона (Жукинский и др., 1981) в 2008-2011 гг. соответствует мезотрофному типу. По среднему значению индекса сапробности по Пантле и Букку (в модификации Сладачека) качество воды р. Енисей определяется II классом качества и степенью загрязненности вод «слабо загрязненная» (РД 52.24.309-2011).

Таблица 19 – Ранговая оценка качества воды р. Енисей по индексу сапробности по Пантле и Букку в модификации Сладачека (S) и биомассе фитопланктона (B, мг/л)

Период наблюдения	S	B	Классификация качества воды					
			Согласно Окснюк и др., 1993			Согласно РД 52.24.309-2011		
			Класс качества	Разряд качества	Зона сапробности	Класс качества	Степень загрязненности воды	
2008 г.	Зима	1,85±0,03	0,25±0,01	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
	Весна	2,05±0,06	2,30±0,26	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Лето	1,64±0,02	3,31±0,16	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Осень	1,54±0,04	0,81±0,05	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
2009 г.	Зима	2,03±0,04	0,37±0,03	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
	Весна	2,17±0,08	1,40±0,12	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Лето	1,76±0,04	4,15±0,46	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Осень	1,81±0,04	0,36±0,01	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
2010 г.	Зима	2,05±0,06	0,32±0,02	3 УЧ	Д.ч.	β-m-s	II	Сл.З.
	Весна	1,98±0,07	1,55±0,15	3 УЧ	Д.ч.	β-m-s	II	Сл.З.
	Лето	1,56±0,02	2,43±0,18	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Осень	1,63±0,08	0,49±0,03	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
2011 г.	Зима	1,76±0,05	0,29±0,02	2 Ч	В.ч.	α-o-s	II	Сл.З.
	Весна	1,96±0,07	1,59±0,14	3 УЧ	Д.ч.	β-m-s	II	Сл.З.
	Лето	1,61±0,03	3,32±0,18	3 УЧ	С.з.	β-m-s	II	Сл.З.
	Осень	1,39±0,04	0,62±0,04	2 Ч	В.ч.	α-o-s	I	Ус.Ч.

Примечание: Класс качества воды: 2 Ч – 2 класс качества, чистая; 3 УЧ – 3 класс качества, удовлетворительной чистоты; I Ус.Ч. – Условно чистая; II Сл.З. – Слабо загрязненная. Разряд качества: В.ч. – вполне чистая; Д.ч. – достаточно чистая; С.з. – слабо загрязненная. Зона сапробности: α-o-s – α-Олигосапробная; β-m-s – β-Мезосапробная.

## ВЫВОДЫ

1. Вода р. Енисей в 40 км ниже Красноярской ГЭС характеризуется как мягкая, с невысокой минерализацией, низким содержанием биогенных элементов, благополучным кислородным режимом и по соотношению ионов относится к гидрокарбонатному классу, группе кальция. Качество воды по химическим показателям удовлетворяет требованиям для вод объектов хозяйственно-питьевого водопользования, но по содержанию цинка и меди не соответствует требованиям для воды объектов рыбохозяйственного значения. Изменений гидрохимических показателей, связанных с зарегулированием Енисея, не выявлено.

2. В флористическом составе потамофитопланктона зарегистрировано 99 видов и внутривидовых таксонов водорослей, принадлежащих к 47 родам, 28 семействам, 15 порядкам, 8 классам и 6 отделам: Cyanobacteria – 8; Bacillariophyta – 65; Chlorophyta – 22; Dinophyta – 2; Chrysophyta – 1 и Cryptophyta – 1 видов и разновидностей. Выявлено, что в эколого-географической структуре около 80 % всех обнаруженных видов относятся к широко распространенным представителям, а виды водорослей, индифферентные по отношению к галобности, алкалифилы и алкалибионты преобладают над всеми остальными группами. В настоящее время в видовом составе потамофитопланктона доля собственно планктонных форм (43 %) снизилась по сравнению с исследованиями 1984-1987 гг. (54 %) и осталась на уровне ранее проведенных исследований 1967-1973 гг. (44 %), в планктоне преобладают перифитонные формы.

3. Сезонная динамика численности и биомассы потамофитопланктона участка р. Енисей нижнего бьефа Красноярской ГЭС характеризуется одним летним пиком, обусловленным развитием диатомовых водорослей. Сравнительный анализ литературных и собственных данных показал, что основное повышение численности и биомассы потамофитопланктона произошло в 80-е годы XX века, когда численность увеличилась в среднем в 7 раз, биомасса – в 8 раз. В настоящее время величины численности остались на этом же уровне,

а биомасса увеличилась в 2 раза за счет нитчатых диатомовых водорослей, попадающих в нижний бьеф со стоком из верхнего бьефа.

4. Достоверных статистических связей групп потамофитопланктона с гидрохимическими и гидрологическими показателями не выявлено, кроме положительной значимой связи с «химическим потреблением кислорода» (ХПК) и ряда статистически достоверных связей для отделов Chlorophyta и Bacillariophyta. Полученные достоверные корреляции не противоречат биологическому смыслу.

5. В условиях высоких скоростей течения воды на исследуемом участке р. Енисей в потамофитопланктоне живые клетки водорослей преобладают над мертвыми большую часть года, с максимумом в весенне-летний период. Неблагоприятным периодом для развития потамофитопланктона является зимний (январь и февраль), когда в отдельные дни доля мертвых клеток возрастает.

6. В условиях реки с большими скоростями течения на исследуемом участке р. Енисей наибольший вклад в общую биомассу потамофитопланктона вносят нанофитопланктон (2-20 мкм) и микрофитопланктон (20-64 мкм). Диаметры створок представителей класса Centrophyceae и длина створок представителей класса Pennatophyceae близки к таковым из других водоемов и согласуются с результатами ранних исследований.

7. Качество вод р. Енисей в районе водозабора «Гремячий Лог» в 2008-2011 гг. согласно РД 52.24.309-2011 соответствует II классу «слабо загрязненная», а трофический статус, оцененный по биомассе потамофитопланктона – мезотрофному типу.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алешинская, З.В. Некоторые данные о строении пойменной террасы реки Енисей между устьями рек Бахты и Турухана / З.В. Алешинская, С.А. Архипов, Ю.А. Лаврушин // В кн.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1959. – С. 335-342.
2. Алешинская, З.В. Распределение диатомовых в различных фракциях аллювия по данным диатомового анализа отложений поймы р. Енисея // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1962. – Т. 94. – вып. 6. – С. 501-506.
3. Алешинская, З.В. Распределение диатомовых в аллювиальных отложениях рек Енисея и Лены / З.В. Алешинская, Л.Г. Пирумова // В кн.: Мерзлотные исследования. М.: Изд-во МГУ, 1963. – С. 172-183.
4. Алешинская, З.В. Диатомовые водоросли приенисейской части Западной Сибири и их палеогеографическое значение: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Зоя Владимировна Алешинская. – М., 1964. – 19 с.
5. Алимов, А.Ф. О некоторых проблемах современной гидробиологии / А.Ф. Алимов // Биология внутр. вод, 1996. – № 1. – С. 7-13.
6. Алимов, А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф. Алимов. – СПб: Наука, 2001. – 147 с.
7. Андриенко, А.И. Состояние и перспективы освоения рыбных ресурсов Восточной Сибири / А.И. Андриенко // Ресурсы животного мира Сибири: сб. науч. тр. – Новосибирск, 1990. – С. 27-29.
8. Анищенко, О.В. Изучение влияния гидрофизических факторов на фитопланктон двух малых эвтрофных водоемов с помощью флуоресцентного анализа: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.02 / Олеся Валерьевна Анищенко. – Красноярск, 2004. – 26 с.
9. Ануфриева, Т.Н. Фитоперифитон реки Енисей в условиях комплексного антропогенного воздействия / Т.Н. Ануфриева, Т.Б. Горбанева, Н.А. Гаевский, Н.Е. Коваленко // Вестник КрасГУ, 2003. – № 5. – С.115-127.

10. Архипов, С.А. Новые находки фауны и флоры в тазовских слоях в долине Енисея между Игаркой и Подкаменной Тунгуской / С.А. Архипов, З.В. Алешинская. – Доклад АН СССР, 1960. – Т. 133. – №4 – С. 801-904.
11. Атлас доминирующих форм водорослей р. Енисей (в нижнем бьефе, включая г. Красноярск) // Метод. рук-во. КГУ, 1985. – 58 с.
12. Баженова, О.П. Исследования фотосинтетической активности водорослей Енисея методом автордиографии / О.П. Баженова // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. III Всесоюз. конф.: Ч. 2. – Иркутск, 1988. – С. 80.
13. Баженова, О.П. Фитопланктон Енисея (видовой состав, структура и продуктивность): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Ольга Прокопьевна Баженова. – Минск, 1992. – 19 с.
14. Баженова, О.П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока: монография / О.П. Баженова. – Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. – 248 с.
15. Байкал: Атлас / Ред. Г.И. Галазий. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1993. – 160 с.
16. Баринова, С.С. Биоразнообразие водорослей и оценка состояния водных экосистем. / С.С. Баринова // Современные проблемы альгологии, микологии и фитопатологии (Москва, 21-23 апреля 1998 г.). – М.: МГУ, 1998 – С. 27-28.
17. Баринова, С.С. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов. / С.С. Баринова, Л.А. Медведева, О.В. Анисимова // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. – М.: ВНИИ-природы, 2000. – С. 60-150.
18. Баринова, С.С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С.С. Баринова, Л.А. Медведева, О.В. Анисимова. – Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. – 498 с.
19. Березина, Н.А. Гидробиология / Н.А. Березина. – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. – 360 с.



20. Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. – Л.: Наука, 1976. – 208 с.

21. Бондаренко, Н.А. Особенности биологии водорослей рода *Aulacoseira* на примере его байкальских представителей / Н.А. Бондаренко // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. VIII школы диатомологов России и стран СНГ. – Борок, 2002. – С. 10-11.

22. Бондаренко, Н.А. Фитопланктон и гидрохимия рек Витим, Мама и Чуя (Забайкалье, бассейн реки Лены) [Электронный ресурс] / Н. А. Бондаренко, И. В. Томберг, Н. Ф. Логачёва, О. А. Тимошкин // Известия Иркутского государственного университета, 2010. – Т. 3 – № 4. – С. 70–81. – Режим доступа: <http://isu.ru/izvestia>.

23. Брагинский, Л.П. Критерии и мера токсичности в биомониторинге речных бассейнов / Л.П. Брагинский // Антропогенные влияния на водные экосистемы (По материалам конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Н.С. Строганова), Москва, 2005. – С.9-20.

24. Бульон, В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах (Тр. Зоол. ин-та РАН; Т. 216) / В.В. Бульон. – СПб.: Наука, 1994. – 222 с.

25. Вельдре, С.Р. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб / С.Р. Вельдре // Применение математических методов в биологии: Т.2. – Л.: Наука, 1963. – С. 10–31.

26. Виноградов, М.Е. Суточные миграции зоопланктона в дальневосточных морях / М.Е. Виноградов // Тр. ин-та океанологии АН СССР: Т. 8. – М., 1954. – С. 164-199.

27. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Мясук Н.П. и др. – Киев: Наукова думка, 1989. – 608 с.

28. Волга и её жизнь / Под ред. Н.В. Буторина, Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – Л.: Наука, 1978. – 348 с.

29. Воробьева, С.С. Фитопланктон водоемов Ангары / С.С. Воробьева. – Новосибирск: Наука СИФ РАН, 1995. – 126 с.

30. Вышегородцев, А.А. Красноярское водохранилище / А.А. Вышегородцев, И.В. Космаков, Т.Н. Ануфриева, О.А. Кузнецова. – Новосибирск: Наука, 2005. – 212 с.

31. Габышев, В. А. Водоросли планктона реки Анабар / В. А. Габышев, О. И. Габышева // Вестн. Том. гос. ун-та, 2009. – № 324. – С. 354-358.

32. Гаевский, Н.А. Изменение структурно-функциональных показателей фитоперифитона на участках р. Енисей с различным состоянием антропогенно-экологического напряжения / Н.А. Гаевский, Т.Н. Ануфриева, Е.А. Иванова, Т.Б. Горбанева // Вестник КрасГУ, 2006. – № 5. – С. 93-98.

33. Генкал, С.И. Морфология панциря центральных диатомей: аспекты сезонной изменчивости / С.И. Генкал // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. – Л.: Наука, 1990. – С. 237-253.

34. Генкал, С.И. О многолетней морфологической изменчивости некоторых представителей центральных диатомовых водорослей / С.И. Генкал // Биология внутренних вод, 1997. – № 3. – С. 18-26.

35. Генкал, С.И. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) реки Свислочь (Белоруссия). Сообщение 1. Centrophyceae / Генкал С.И., Михеева Т.М., Куликовский М.С., Лукьянова Е.В. // Гидробиол. журн, 2010. –Т. 46. – № 1. – С. 21-36.

36. Генкал, С.И. Диатомовые водоросли горных озер Джергинского заповедника (Прибайкалье). 1. Centrophyceae / Генкал С.И., Бондаренко Н.А. // Поволжский экологический журн., 2011 а. – № 2. – С. 127-136.

37. Генкал, С.И. Центральные диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Centrophyceae) водоемов Карелии / Генкал С.И., Чекрыжева Т.А. // Биология внутренних вод, 2011 б. – №1. – С.5-16.

38. Гигиенические нормативы ГН 2.1.5.1315-03. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования. Издание официальное, М.: Минздрав РФ, 2007. – 223 с.

39. Гидрологическая изученность. Серия: Ресурсы поверхностных вод, 1973. – С. 2-17.
40. Гиляров, А.М. Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе / А.М. Гиляров // Зоол. журн., 1969. – Т. 48. – №4. – С. 495-493.
41. Гладышев, М.И. Состав свободных жирных кислот в культуральной среде синезеленой водоросли *Spirulina platensis* при лимитировании роста / М.И. Гладышев, Н.Н. Сушик, Г.С. Калачева // Доклады академии наук, 1993. – Т. 329. – № 4. – С. 521-523.
42. ГОСТ 17.1.3.07 – 82. (1982) Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества водыводоемов и водотоков. М.: Изд-во Гос. комитета СССР по стандартам.
43. Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. – Красноярск, 1986-1990. – Т. 1. – Вып. 12.
44. Грезе, В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование / В.Н. Грезе // Изв. ВНИИОРХ. – 1957. – 41. – 234 с.
45. Грезе, В.Н. Биологическая продуктивность р. Енисей и ее рыбохозяйственное значение / В.Н. Грезе // Исследования водоемов Сибири: мат. III науч. конф. – Томск: ТПУ, 1959. – Т. 125. – С. 55-62.
46. Гусева, К.А. Роль синезеленых водорослей в водоеме / К.А. Гусева // Экология и физиология синезеленых водорослей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1965. – С. 12-33.
47. Гусева, К.А. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона / К.А. Гусева // Растительность Волжских водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1966. – С. 64-67.
48. Гусева, Т.В. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: Справочные материалы / Т.В. Гусева, Я.П. Молчанова, Е.Н. Заика, В.Н. Виниченко, Е.М. Аверочкин. – М.: Эколайн, 2000. – 61 с.

49. Гутельмахер, Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т.133) / Б.Л. Гутельмахер. – Л.: Наука, 1986. – 156 с.
50. Давыдов, Л.К. Водоносность рек СССР, ее колебания и влияние на нее физико-географических факторов / Л.К. Давыдов. – Л.: Гидрометеиздат, 1947. – 162 с.
51. Давыдова, Н.Н. Диатомовые водоросли индикаторы природных условий водоемов в голоцене / Н.Н. Давыдова. – Л.: Наука, 1985. – 244 с.
52. Девяткин, В.Г. Размерный состав и продуктивность фитопланктона прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (Россия) / В.Г. Девяткин, И.В. Митропольская // Альгология, 1994. – Т. 4. – № 1. – С. 55-61.
53. Дмитриева, А.Г. Физиология растительных организмов и роль металлов / А.Г. Дмитриева, О.Н. Кожанова, Н.Л. Дронина. – М.: Изд-во Московского университета, 2002. – 160 с.
54. Доманицкий, А.Н. Реки и озера Советского Союза / А.Н. Доманицкий, Р.Г. Дубровина, А.И. Исаева. – Л., 1971. – С. 1-104.
55. Дрюккер, В.В. Изменение структуры биоценозов р. Енисей под влиянием зарегулирования стока / Дрюккер В.В., Кузьмина А.Е., Шевелева Н.Г., Петрова В.И., Емельянова Л.М. // Охрана речных вод Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 167-176.
56. Дрюккер, В.В. Бактериопланктон реки Енисей / В.В. Дрюккер, В.И. Петрова. – Новосибирск: Наука, 1988. – 96 с.
57. Ежегодники качества поверхностных вод суши по территории деятельности Среднесибирского УГМС за 1999-2005 гг. // Тр. Краснояр. территориал. упр. по гидрометеорологии и мониторингу. – Красноярск, 2000-2006.
58. Ермолаев, В.И. Соотношение биомассы и видового разнообразия водорослей в планктонном сообществе / В.И. Ермолаев // Экология, 1976. – №4. – С. 24-28.

59. Жукинский, В.Н. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши / В.Н. Жукинский, О.Н. Оксуюк, Г.Н. Олейник // Гидробиол. журн., 1981. – Т. 17. – № 2. – С. 38-49.
60. Заварзина, Н.Б. Изучение причин, влияющих стимулирующим или задерживающим образом на развитие фитопланктона // Труды Всесоюзного гидробиол. общества, 1955. – Т. 6. – С. 104-109.
61. Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
62. Ипатова, В.И. Адаптация водных растений к стрессовым абиотическим факторам среды / В.И. Ипатова. – М.: «Графикон-принт», 2005. – 224 с., илл.
63. Калачева, Г.С. Состав жирных кислот *Spirulina platensis* в зависимости от возраста и минерального питания культуры / Г.С. Калачева, Н.Н. Сущик // Физиология растений, 1994. – Т. 41. – № 2. – С. 275-282.
64. Ким, Г.В. Новые данные об экологии *Nannaea arcus* Patr. / Г.В. Ким // Мат. X междунар. конф. диатомологов стран СНГ. – Минск, 2007. – С. 85-86.
65. Киселев, И.А. Планктон морей и континентальных водоемов: Т. 1 / И.А. Киселев. – Л.: Наука, 1969. – 657 с.
66. Климат Красноярска. – Л.: Гидрометиздат, 1982. – 231 с.
67. Кожевникова, Н.А. Формирование и современное состояние фитопланктона глубоководного Красноярского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Неля Александровна Кожевникова. – Красноярск, 2000. – 22 с.
68. Кожова, О.М. Формирование фитопланктона / О.М. Кожова // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. – М: Наука, 1970. – С. 27-160.
69. Кольцова, Т.И. К вопросу о представительности выборок при анализе фитопланктонных проб / Т.И. Кольцова, Л.А. Конопля, В.И. Максимов, В.Д. Федоров // Гидробиол. журн., 1971. – Т. 7. – №3. – С. 109-117.

70. Комаровский, Ф.Я. Ртуть и тяжелые металлы в одной среде: миграция, накопление, токсичность для гидробионтов / Ф.Я. Комаровский, Л.Р. Полищук // Гидробиол. ж-л., 1993. – Т. 22. – № 3. – С. 71-79.

71. Кондратьева, Н.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Ч. 2. Класс Гормогонієві – Hormogoniophyceae / Н.В. Кондратьева. – Київ: Наукова думка, 1968. – 523 с.

72. Кореньков, В.А. Натурные исследования ледотермического режима в бьефах Красноярской ГЭС / В.А. Кореньков., В.Ф. Москалец // Экологические исследования водоемов Красноярского края: Межведомств. сб. науч. тр. – Красноярск, 1983. – С. 51-57.

73. Кореньков, В.А. Поверхностные воды как источник питьевого водоснабжения населенных пунктов Красноярского края / В.А. Кореньков, Е.Л. Ковшова. // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. – Красноярск, 1999. – С. 130-134.

74. Корытный, Л.М. Реки Красноярского края / Л.М. Корытный. – Красноярск: Красноярское книжное издание, 1991. –160 с.

75. Косинская, Е.К. Десмидевые водоросли. Флора споровых растений СССР: Т. 5, вып. 1 / Е.К. Косинская. – М.-Л., 1960. – 706 с.

76. Космаков, И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. – Красноярск: Кларетианум, 2001. – 144 с.

77. Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод: монография / под ред. Акад. А.Ф. Алимова, д-ра биол. наук М.Б. Ивановой; отв. за вып. проф. З.Г. Гольд. – Красноярск: Сибирский федеральный ун-т, 2008. – 538 с.

78. Кузьмин, Г.В. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища / Г.В. Кузьмин, В.Г. Девяткин // Антропогенные факторы в жизни водоемов. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. – С. 5-32.

79. Кузьмина, А.Е. Донная водная растительность Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС. – В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. – С. 30-36.

80. Кузьмина, А.Е. Сток водорослей и зоопланктона р. Енисей у г. Красноярска в условиях зарегулирования Текст. / А.Е. Кузьмина, Н.Г. Шевелева // Проблемы экологии Прибайкалья. Ч. 1. Иркутск, 1979. – С. 127-128.

81. Кукк, Э.Г. О распределении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды / Э.Г. Кукк // Экология и физиология синезеленых водорослей. М.-Л.: Наука, 1965. – С. 5-12.

82. Куксн, М.С. Структура водорослевых сообществ как показатель типологических особенностей верхнего течения рек Оби и Енисея / М.С. Куксн, Т.С. Чайковская // Вопросы повышения рыбопродуктивности водоемов Западной Сибири. – Томск, 1979. – С. 129-132.

83. Кульский, Л.А. Теоретические основы и технология кондиционирования воды / Л.А. Кульский – Киев: Наук. думка, 1983. – 528 с.

84. Курейшевич, В.А. Влияние метаболитов водорослей на качество воды в условиях действия природных и антропогенных факторов / В.А. Курейшевич, В.П.Гусейнова, Сакевич А.И. // Гидроб. ж-л., 2003. – Т. 399. – №6. – С. 57-72.

85. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 296 с.

86. Лебедев, Д.М. Русские географические открытия и исследования с древнейших времен до 1917 г. / Д.М. Лебедев, В.А. Есаков. – М.: Мысль, 1971. – 267 с.

87. Левадная, Г.Д. Фитобентос Верхнего Енисея и Красноярского водохранилища/ Г.Д. Левадная // Биологические исследования Красноярского водохранилища. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 91-113.

88. Левадная, Г.Д. Водорослевая растительность Енисея и ее продукция/ Г.Д. Левадная, Т.С. Чайковская // Круговорот вещества и энергии в во-

доемах. Элементы биологического круговорота. – Лиственничное на Байкале, 1977. – С. 96-99.

89. Левадная, Г.Д. К вопросу альгологического режима Саяно-Майнского комплекса водохранилищ на Верхнем Енисее / Г.Д. Левадная, Т.С. Чайковская, Ю.В. Науменко // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. – М.: Наука, 1980. – С. 45-69.

90. Левадная, Г.Д. Микрофитобентос реки Енисей / Г.Д. Левадная. – Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1986. – 286 с.

91. Лоцманская карта р. Енисей / Мин. реч. флота РСФСР. – М., 1988. – 109 с.

92. Макрушин, А.В. Биологический анализ качества вод / А.В. Макрушин. – Л.: ЗИН АН СССР, 1974. – 60 с.

93. Материалы, обосновывающие объемы общих допустимых уловов водных биоресурсов во внутренних пресноводных водоемах Красноярского края, Республик Тыва и Хакасия на 2009 год: отчет ФГНУ НИИЭРВ; рук. А.Н. Гадинов. – Красноярск, 2008. – 278 с.

94. Медведева, Л.А. Диатомовые водоросли бассейна реки Серебрянки (Сихоте-Алинский заповедник) / Л.А. Медведева // Ботан. Журн, 1994. – 79. – № 3. – С. 46-56.

95. Медведева, Л.А. Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края / Л.А. Медведева, С.С. Барина // Ботан. Журн, 2004. – 89. – № 11. – С. 1768-1782.

96. Методики изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

97. Методы изучения пресноводного фитопланктона / автор-сост. Садчиков А.П. – М.: Изд-во «Университет и школа», 2003. – 157 с.

98. Минеева, Н.М. Природные и антропогенные факторы функционирования фитопланктона зарегулированной Волги (Обзор) / Н.М. Минеева, Л.Е. Сигарева, В.Н. Паутова, В.И. Номоконова // Изв. Самар. НЦ РАН, 2008. – Т.10. – №5/1. – С. 217-228.



99. Минеева, Н.М. Функционирование фитопланктона крупных пресноводных систем при разной обеспеченности ресурсами / Н.М. Минеева, Л.А. Щур, Н.А. Бондаренко // Гидробиол. журн, 2012. – Т.48. – №3. –С. 21-33.
100. Михеева, Т.М. Индикаторное значение и функциональная роль фитопланктона в реках с разной степенью загрязнения / Т.М. Михеева, А.П. Ганченкова // Гидробиол. журн. 1979. – Т. 15. – № 1. – С. 53-60.
101. Михеева, Т.М. Связь биомассы и численности фитопланктона / Т.М. Михеева // Мониторинг фитопланктона. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 41-55.
102. Михеева, Т.М. Пико- и нанопланктон пресноводных экосистем / Т.М. Михеева. – Минск: Белгосуниверситет, 1998. – 196 с.
103. Михеева, Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог / Т.М. Михеева. – Минск: БГУ, 1999. – 396 с.
104. Москвичева, А.В. Закономерности распределения и миграции металлов по трофическим цепям в водохранилище на реке Бугач / автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Анна Владимировна Москвичева. – Борок, 2002. – 23 с.
105. Науменко, Ю.В. Фитопланктон реки Оби: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Юрий Витальевич Науменко. – Новосибирск, 1996. – 33 с.
106. Одум, Ю. Экология. В 2 т. / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
107. Окснюк, О.П. Управление качеством воды в каналах / О.П. Окснюк, Ф.В. Стольберг. – Киев: Наук. Думка, 1986. – 176 с.
108. Окснюк, О.П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / О.П. Окснюк, В.Н. Жукинский, Л.П. Брагинский и др. // Гидробиол. журн., 1993. – Т. 29. – № 4. – С. 62-76.
109. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / М.М. Забелина, И.И. Киселев, А.И. Прошкина-Лавренко, В.С. Шешукова. – М., 1951. – 619 с.

110. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли / М.М. Голлербах, Е.К. Косинская, В.И. Полянский. – М., 1953. – 651 с.
111. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли / А.М. Матвиенко. – М., 1954. – 188 с.
112. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые (Chlorophyta:Volvocineae) / Н.Т. Дедусенко-Щеголева, А.М. Матвиенко, Ф.Ф. Шкорбатова. – М.; Л., 1959. – 230 с.
113. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11 (2). Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. Chlorophyta.Conjugatophyceae.Desmidiiales (2) / Г.М. Паламарь-Мордвинцева. – Л., 1982. – 624 с.
114. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). Зеленые водоросли. Класс Улотриксковые. Chlorophyta: Ulotrichophyceae. Ulotrichales / Н.А. Мошкова, М.М. Голлербах. – Л., 1986. – 360 с.
115. Охапкин, А.Г. К вопросу о трансформации видовой структуры планктонных растительных сообществ в ходе аллогенной сукцессии / А.Г. Охапкин // Четвертая всероссийская конф. по водн. раст. (тез. докл.). – Борок, 1995. – С. 112-114.
116. Оценка воздействия ГХК на рыбные ресурсы / Рук. П.М. Долгих / Фонды НИИЭРВ. – Красноярск, 2006. – 146 с.
117. Пережилин, А.И. Продукционная характеристика доминантов бентоценоза верхнего течения реки Енисей на участке «Дивногорск-Ангара»: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10 / Александр Иванович Пережилин. – Красноярск, 2013. – 194 с.
118. Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 286 с.
119. Петрова, Н.А. Фитопланктон Онежского озера / Н.А. Петрова // В кн.: Растительный мир Онежского озера. – Л.: Наука, 1971, С. 88-129.

120. Петрова, Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер / Н.А. Петрова. – Л.: Наука, 1990. – 199 с.
121. Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: МГУ, 1970. – 367 с.
122. Подлесный, А.В. Рыбы р. Енисея, условия их обитания и использование / А.В. Подлесный // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озер. и речн. Рыб.хоз-ва. ВНИОРХ, 1958. – Т. 44. – С. 97-179.
123. Помилуйко, В.П. Роль различных форм минерального азота в продуктивности *Microcystis* (Kutz.) Elenk. в условиях культуры / В.П. Помилуйко // «Цветение» воды. Киев: Наукова думка, 1968. – С. 196-201.
124. Помилуйко, В.П. Азотное питание как фактор, регулирующий развитие некоторых видов синезеленых водорослей рода *Microcystis* / В.П. Помилуйко // Гидробиол. журн., 1969. – Т. 5. – № 2. – С. 47-49.
125. Приказ федерального агентства по рыболовству № 20 от 18.01.2010 г. Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно-допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. М.: ВНИРО, 2010. – 153 с.
126. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. / Отв. ред. Галазий Г.И., Приймаченко А.Д. – Новосибирск: Наука, 1993. – 198 с.
127. Прошкина-Лавренко, А.И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды / А.И. Прошкина-Лавренко // Диатомовый сборник. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. – С. 186-206.
128. Путеводитель – справочник по Енисею. – Красноярск, 1952. – 84 с.
129. РД 52.24.309-2011. Руководящий документ. Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши. Утв. Росгидрометом 25.10.2011. – 87 с.
130. Ресурсы поверхностных вод СССР: Т. 16, вып. 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1973.–721 с.

131. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.
132. Рысин, Л.П. Тип экосистемы как элементарная единица в оценке биоразнообразия на экосистемном уровне / Л.П. Рысин // Экология, 1995. – Вып. 4. – С. 259-262.
133. Сатклифф, Дж.Ф. Поглощение минеральных солей растениями / Дж.Ф. Сатклифф. – М.: Мир, 1964. – 287 с.
134. Саут, Р. Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик. – М.: Мир, 1990. – 597 с.
135. Сиренко, Л.А. «Цветение» воды и евтрофирование: методы его ограничения и использование сестона/ Л.А. Сиренко, М.Я. Гавриленко. – Киев: Наукова думка, 1978. — 232 с.
136. Сороковикова, Л.М. Трансформация главных ионов и минерализации воды р. Енисей в условиях зарегулированного стока / Л.М. Сороковикова // Водные ресурсы, 1993 – Т. 20. – №3. – С. 320-325.
137. Сороковикова, Л.М. Формирование ионного стока Селенги в современных условиях / Л.М. Сороковикова, В.Н. Синюкович, Л.П. Голобокова, М.П. Чубаров // Водные ресурсы, 2000. – Т. 27. – №5. – С. 560-565.
138. Средняя Сибирь. – М.: Наука, 1964. – 480 с.
139. Строганов, Н.С. Загрязнение вод и задача водной токсикологии / Н.С. Строганов // Вопросы водной токсикологии. – М.: Наука, 1970. – С. 11-24.
140. Сущик, Н.Н. Динамика биомассы микроводорослей и состава внеклеточных свободных жирных кислот в экспериментальных микроэкосистемах / Н.Н. Сущик, М.И. Гладышев, Г.С. Калачева, И.В. Плаксина // Известия АН. Серия биологическая, 1998. – №6. – С. 738-744.
141. Танасайчук, Л.Н. Рыбохозяйственное использование основных речных бассейнов Сибири / Л.Н. Танасайчук// Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб: сб. науч. тр. ГОСНИОРХ: Вып. 290. – Л., 1989. – С. 50-61.

142. Трифонова, И.С. Фитопланктон Верхнего Енисея до образования Саянского водохранилища / И.С. Трифонова // Гидробиологический журнал, 1972. – Т.8. – №4. – С. 5-10.

143. Трифонова, И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка / И.С. Трифонова. – Л.: Наука, 1979. – 168 с.

144. Трифонова, И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона / И.С. Трифонова; Отв. ред. И.Н. Николаев; АН СССР. Ин-т озероведения. – Л.: Наука, 1990. – 180с.

145. Указ Президента РФ от 01.04.1996 №440 «О концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию».

146. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III. Методы биологического анализа вод. Издание третье. Приложение 1. Индикаторы сапробности. – М.: СЭВ, 1977. – С.3-42; Приложение 2. Атлас сапробных организмов. – С. 42-141.

147. Усачев, П.И. Материалы к флоре водорослей р. Енисей / П.И. усачев. – Тр. Сиб. науч. рыбохоз. ст. – Т. 3, Вып. 2. – 1928. – С. 3-84.

148. Усольцева, М.В. К изучению развития и морфологических особенностей *Aulacoseira islandica* (O. Muller) Simonsen (Bacillariophyta) / М.В. Усольцева, Т.В. Никулина, Д.Н. Юрьев, Е.В. Лохосвай // Альгология, 2006. – Т.16. – №2. – С. 145-155.

149. Федоров, В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности / В.Д. Федоров. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – 165 с.

150. Финенко, З.З. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды / З.З. Финенко, Л.А. Ланская // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 22-50.

151. Харитонов, В.Г. Диатомовые водоросли бентоса водоемов о. Врангеля / В.Г. Харитонов // Новости систем. низш. раст, 1981. – Т. 18. – С. 33-39.

152. Чайковская, Т.С. Фитопланктон Енисея и водоемов его поймы на участке ложа Красноярского водохранилища (до зарегулирования) / Т.С.

Чайковская // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1972. – С. 78-86.

153. Чайковская, Т.С. Первые сведения о фитопланктоне Красноярского водохранилища / Т.С. Чайковская // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 3-13.

154. Чайковская, Т.С. Продукционная характеристика фитопланктона Красноярского водохранилища / Т.С. Чайковская // Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 15-28.

155. Чайковская, Т.С. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища / Т.С. Чайковская // Биологические исследования Красноярского водохранилища. – Новосибирск: Наука, 1975 а. – С. 43-91.

156. Чайковская, Т.С. Фитопланктон Енисея от г. Кызыла до г. Дивногорска / Т.С. Чайковская // Изв. СО АН СССР: Сер. биол., 1975 б. – №15. – вып. 3. – С. 38-44.

157. Чайковская, Т.С. Фитопланктон и сток водорослей Верхнего Енисея и его притоков/ Т.С. Чайковская // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 2-20.

158. Шевелева, Н.Г. Состояние и развитие фито- и зоопланктона нижнего участка Ангары, прогноз формирования планктона в Богучанском водохранилище / Н.Г. Шевелева, С.С. Воробьева // Journal of Siberian Federal University: Biology, 2009. – № 3. – вып. 2. – С. 313-326.

159. Шкундина, Ф.Б. Сезонная динамика и пространственное распределение фитопланктона озера Кандры-Куль: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Фаина Борисовна Шкундина. – Москва, 1982. – 17 с.

160. Шкундина, Ф.Б. Речной фитопланктон и его использование в биологическом мониторинге (на примере реки Белой): автореф. дисс. ... докт. биол. наук: 11.00.11 / Фаина Борисовна Шкундина. – Москва, 1995. – 46 с.

161. Щербак, В.И. Фотосинтетическая активность доминирующих видов днепровского фитопланктона / В.И. Щербак // Гидробиол. журн, 1998. – Т. 3. – № 5. – С. 11-22.

162. Щур, Л.А. Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Щур Людмила Александровна. – Красноярск, 2006. – 20 с.

163. Behrenfeld, M.J. Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean / M.J. Behrenfeld, A. Bale, Z. Kolber, J. Aiken, P. Falkowski // *Nature*, 1996. – 383. – P. 508–511.

164. Bell, S.G. Cyanobacterial toxins and human health / S.G. Bell, G.A. Codd // *Rev. Med. Microbiol*, 1994. – Vol. 5. – № 4. – P. 256-264.

165. Boldt, R. Bidrag till Kännedomenom Sibiriens Chlorophyllophiceer / R. Boldt // *Öfver. at Kongl. Vetenskaps – Akad. Förhandlingar*, 1885. – № 2. – S. 91-128.

166. Borge, O. Ettlitetbidgar till Sibiriens Chlorophyllophyce – Flora. Bih. Kongl. Svensk. Vetenskaps – Akad. Handl., 1891. – Bd 17. – №2. – S. 4-15.

167. Chetelat, J. Potamoplankton size structure and taxonomic composition: Influence of river size and nutrient concentrations / J. Chetelat, Frances R. Pick, Paul B. Hamilton // *Limnol. Oceanogr.*, 51(1, part 2), 2006. – P. 681–689.

168. Cleve, P.T. Beiträge zur Kenntniss der Arctischen Diatomeen / P.T. Cleve, A. Grunow // *Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm*, 1880. – Bd 17. – №2. – S. 3-121.

169. Codd, G.A. From mass mortalities to management measures / G.A. Codd, J. Lindsay, F.M. Young et al. // *Harmful Cyanobacteria*. – Netherlands: Springer, 2005. – P. 1-25.

170. Davey, M.C. The relationship between size, density and sinking velocity through the life cycle of *Melosira granulata* (Bacillariophyta) / M.C. Davey // *Diatom Research*, 1986. – V. 1. – № 1. – P. 1-18.

171. Davison, I.R. Stress tolerance in intertidal seaweeds / I.R. Davison, G.A. Pearson // *J. Phycol.*, 1996. – Vol. 26. – P. 3-27.

172. Ettl, H. Chlorophyta. Phytomonadina / H. Ettl // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Jena, 1983. – Bd 9. – 807 S.

173. Foged, N. Diatoms from the Alhambra, Granada, Spain / N. Foged. – Nova Hedwigia, 1976 – Bd 27. – H. 3+4. – S. 881-901.
174. Fogg, G.E. The phytoplanktonic ways of life / G.E. Fogg // New Phytol., 1991. – Vol. 118. – P. 191-232.
175. Fogg, G.E. The biology of polar habitats / G.E. Fogg // Oxford University Press. – Oxford., 1998.
176. Goldman, J. C. Temperature effects on phytoplankton growth in continuous culture / J. C. Goldman // Limnology and Oceanography 22, 1977. – P. 932-935.
177. Hancock, F.D. The Ecology of the Diatoms of the Klip River, Southern Transvaal / F.D. Hancock // Hydrobiologia, 1973. – v. 42. – is. 2-3. – P. 243-284.
178. Hargreaves, J.W. Effect of pH on growth of acid stream algae / J.W. Hargreaves, B.A. Whitton // Br. Physiol., 1976. – Vol. 11. – №3. – P. 215-223.
179. Harris, G. P. Phytoplankton ecology: Structure, function, and fluctuation / G. P. Harris // Chapman and Hall, London, UK. – 1986.
180. Huntsman, S.A. The role of trace metals in regulating phytoplankton growth // The Physiological Ecology of Phytoplankton / S.A. Huntsman, W.G. Sunda // Oxford., 1980. – P. 285-328.
181. Katoh, S. A new copper protein from Clorella ellipsoidea. / S. Katoh // Nature, 186., 1960. – P. 533-534.
182. Kolmakov, V. I. Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia) / V. I. Kolmakov, O. V. Anishchenko, E. A. Ivanova, M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik // J Appl Phycol., 2008. – P. 289-297.
183. Krammer, K. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1986. – 876 S.
184. Krammer, K. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1988. – 596 S.



185. Krammer, K. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena, 1991 a. – 576 S.

186. Krammer, K. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamliteraturverzeichnis / K. Krammer, H. Lange-Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1991 b. – 437 S.

187. Krivtsov, V. Changes in the elemental composition of *Asterionella formosa* during the diatom spring bloom / V Krivtsov, E.G. Bellinger, D.C. Sigeo // Journal of Plankton Research., 2000. – Vol. 22. – no.1. – P.169–184.

188. Levkov, Z. Two new species of *Diatoma* from lakes Ohrid and Prespa, Macedonia / Z. Levkov, D.M. Williams // Diatom research., 2006. – Vol. 21 (2). – P. 281-286.

189. Lewin, J.C. Effects of boron deficiency on chemical composition of a marine diatom / J.C. Lewin // J. Expl., 1976. – Bot. 27. – P. 916-921.

190. Lindley, S. Phytoplankton response to natural and experimental iron addition / S. Lindley, R.T. Barber // Deep-Sea Res II—Top Stud Oceanogr № 45, 1998. – P. 1135–1149.

191. Lund J.W.G. The ecology of freshwater phytoplankton. – Biol. Revue, 1965. – v. 40. – P. 321-393.

192. Margalef, R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment / R. Margalef // Oceanol. Acta., 1978. – V. 1. – №4. – P. 493-509.

193. Pantle, R. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse / R. Pantle, H. Buck // Gas - und Wasserbach., 1955. – № 96. – 604 s.

194. Popovsky, J. Dinophyceae (Dinoflagellata) / J. Popovsky, L.A. Pfiester // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1990. – Bd 6, 1. – 272 s.

195. Reynolds, C.S. The ecology of freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds // Cambridge Univ. Press., 1984. – 384 p.

196. Schwartzkopf, S.H. A comparative analysis of the relationship between phytoplankton standing crops and environmental parameters in four eutrophic prairie reservoirs / S.H. Schwartzkopf, G.L. Hergenrader // *Hydrobiologia*. – 1978. – V. 59, № 3. – P. 261-273.
197. Sivonen, K. Cyanobacterial toxins / K. Sivonen, G. Jones // *Toxic cyanobacteria in water – a guide to their public health consequences, monitoring and management*. – London: E. & F.N. Spon, 1999. – P. 41-111.
198. Skvortzow, B.W. Diatoms from Yenisei river and its tributaries, middle part of Siberia. Western Asia / B.W. Skvortzow // *Philipp. j. Sci.*, 1969. – V. 98, №1. – P. 57-113.
199. Sladeczek, V. System of water quality from the biological point of view / V Sladeczek // *Arch. Hydrobiol. Bieheft 7, Ergeb. Limnol.*, 1973. – № 7. – 218 p.
200. Smith, V.H. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems. *Environ. Sci Pollut. Res.* 10, 2003. – P. 126–139.
201. Spector, M. Purification of a manganese-containing protein involved in photosynthetic oxygen evolution and its use in reconstituting an active membrane / M. Spector, G.D. Winget // *Proc. Nat. acad. Sci. USA*, 1980. – Vol. 77. – № 2. – P. 957-959.
202. Sprules W.G., Plancton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation / W.G. Sprules, M. Munawar // *Can. J. Fish and Aquatic. Sci.*, 1986. – V. 4. – № 9. – P. 1789-1794.
203. Starmach, K. Chrysohyceae und Hantophyceae / K. Starmach // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Jena; Stuttgart., 1985. – Bd 1. – 515 s.
204. Sunda, W.G. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth / W.G. Sunda, S.A. Huntsman // *Nature*, 1997. – 90. – P. 389–392.
205. Sushchik, N.N. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River / N.N Sushchik, M.I. Gladyshev, E.A. Ivanova, E.S. Kravchuk // *Appl. Phycol.*, 2010. – Vol. 22. – P. 11-24.

206. Timmermans, K.R. Co-limitation by iron and light of *Chaetoceros brevis*, *C. dictyota* and *C. calcitrans* (Bacillariophyceae) / K.R. Timmermans, M.S. Davey, van der Wagt B., J Snoek, R.J. Geider, M. Veldhuis, L. Gerringa, de Baar H. // *Mar Ecol-Prog Ser.*, 2001. – № 217. – P. 287-297

207. Twiss, M.R. Influence of phosphorus nutrition on copper toxicity to three strains of *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae) / M.R. Twiss, C. Nalewajko // *J. Phycol.*, 1992. – Vol. 28. – P. 291-298.

208. Ward, A. Interactions of light and nitrogen source among planktonic blue-green alga / A. Ward, R. Wetzel // *Arch. Hydrobiol.*, 1980. – V1. – P. 1-25.

209. Watson, S.B. Patterns of phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status / S.B. Watson, E. Mc Cauley, J.A. Downing // *Limnol. Oceanogr.* 42, 1997. – P. 487-495.

210. Wegl, R. Index für die Limnosaprobität / R. Wegl // *Wasser und Abwasser.*, 1983. – Bd 26. – S. 1-175.

211. Williams, D.M. Morphology, taxonomy and interrelationships of the ribbed araphid diatoms from the genera *Diatoma* and *Meridion* (Diatomaceae: Bacillariophyta) / D.M. Williams // *Bibliotheca Diatomologica*, 8, 1985. – 228 p.

212. Znachor, P. Bacterial colonization of the freshwater planktonic diatom *Fragilaria crotonensis* / P. Znachor, K. Šimek, J. Nedoma // *Aquatic microbial ecology*, 2012. – Vol. 66. – P. 87-94.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Перечень нормативных документов и методик выполнения измерений, используемых при анализе воды реки Енисей в районе водозабора «Гремячий Лог»

Показатель	Шифр руководящего документа	Наименование документа	Наименование метода
1	2	3	4
Алюминий	ГОСТ 18165-89	Вода питьевая. Метод определения массовой концентрации алюминия	фотометрический
БПК <sub>20</sub>	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97	Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений биохимического потребления кислорода после n-дней инкубации (БПК <sub>полн</sub> ) в поверхностных пресных, подземных (грунтовых), питьевых, сточных и очищенных сточных водах	амперометрический
БПК <sub>5</sub>	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97	Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений биохимического потребления кислорода после n-дней инкубации (БПК <sub>полн</sub> ) в поверхностных пресных, подземных (грунтовых), питьевых, сточных и очищенных сточных водах	амперометрический
Взвешенные вещества	ПНД Ф 14.1:2:4.254-09	Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовых концентраций взвешенных веществ и прокаленных взвешенных веществ в пробах питьевых, природных и сточных вод гравиметрическим методом	гравиметрический

1	2	3	4
Железо	ПНД Ф 14.1:2:4.139-98	Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовых концентраций кобальта, никеля, меди, цинка, хрома, марганца, железа, серебра, кадмия и свинца в пробах питьевых, природных и сточных вод методом атомно-абсорбционной спектроскопии	атомно-абсорбционный
Ионы аммония (N)	ГОСТ 4192-82	Вода питьевая. Методы определения минеральных азотсодержащих веществ	фотометрический
Кадмий	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектроскопии	атомно-абсорбционный
Кальций	ПНД Ф 14.1:2:4.137-98	Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовых концентраций кобальта, никеля, меди, цинка, хрома, марганца, железа, серебра, кадмия и свинца в пробах питьевых, природных и сточных вод методом атомно-абсорбционной спектроскопии	атомно-абсорбционный
Кремний	РД 52.24.433-2005	Массовая концентрация кремния в поверхностных водах суши. Методика выполнения измерений фотометрическим методом в виде желтой формы молибдокремниевой кислоты	фотометрический
Магний	ПНД Ф 14.1:2:4.137-98	Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовых концентраций кобальта, никеля, меди, цинка, хрома, марганца, железа, серебра, кадмия и свинца в пробах питьевых, природных и сточных вод методом атомно-абсорбционной спектроскопии	атомно-абсорбционный

1	2	3	4
Марганец	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектрометрии	атомно-абсорбционный
Медь	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектрометрии	атомно-абсорбционный
Молибден	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектрометрии	атомно-абсорбционный
Мутность	ГОСТ 3351-74, раздел 5	Вода питьевая. Методы определения вкуса, запаха, цветности и мутности	фотометрический
Нефтепродукты	МУК 4.1.1262-03	Методы контроля. Химические факторы. Измерение массовой концентрации нефтепродуктов флуориметрическим методом в пробах питьевой воды и воды поверхностных и подземных источников водопользования	флуориметрический
Никель	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектрометрии	атомно-абсорбционный
Нитраты (NO <sub>3</sub> )	ПНД Ф 14.1:2:4.132-98	Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации анионов: нитрита, нитрата, хлорида, фторида, сульфата и фосфата в пробах природной, питьевой и сточной воды методом ионной хроматографии	ионная хроматография
Нитриты (NO <sub>2</sub> )	ГОСТ 4192-82	Вода питьевая. Методы определения минеральных азотсодержащих веществ	фотометрический
Общая жесткость	ГОСТ Р 52407-2005	Вода питьевая. Методы определения жесткости	комплексометрический

1	2	3	4
Общая минерализация (сухой остаток)	ГОСТ 18164-72	Вода питьевая. Метод определения содержания сухого остатка	гравиметрический
Окисляемость перманганатная	ПНД Ф 14.1:2:4.154-99	Количественный химический анализ вод. Методика измерений перманганатной окисляемости в пробах питьевых, природных и сточных вод титриметрическим методом	титриметрический
Растворенный кислород	РД 52.24.419-2005	Массовая концентрация растворенного кислорода в водах. Методика выполнения измерений иодометрическим методом	титриметрический
pH	РД 52.24.495-2005	Водородный показатель и удельная электрическая проводимость вод. Методика выполнения измерений электрометрическим методом	потенциометрический
Ртуть	ГОСТ Р 52180-2003	Вода питьевая. Определение содержания элементов методом инверсионной вольтамперометрии	инверсионная вольтамперометрия
Свинец	ГОСТ Р 51309-99	Определение содержания элементов методами атомной спектроскопии	атомно-абсорбционный
Сульфаты	ПНД Ф 14.1:2:4.132-98	Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации анионов: нитрита, нитрата, хлорида, фторида, сульфата и фосфата в пробах природной, питьевой и сточной воды методом ионной хроматографии	ионная хроматография
Фториды	ГОСТ 4386-89	Вода питьевая. Методы определения массовой концентрации фторидов	фотометрический



1	2	3	4
Хлориды	ПНД Ф 14.1:2:4.132-98	Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации анионов: нитрита, нитрата, хлорида, фторида, сульфата и фосфата в пробах природной, питьевой и сточной воды методом ионной хроматографии	ионная хроматография
ХПК	РД 52.24.421-2012	Химическое потребление кислорода в водах. Методика измерений титриметрическим методом	титриметрический
Цветность	ГОСТ Р 52769-2007	Вода. Методы определения цветности	фотометрический
Цинк	ГОСТ Р 51309-99	Вода питьевая. Определение содержания элементов методами атомной спектроскопии	атомно-абсорбционный
Щелочность	ФР 1.31.2000.00141	Методика выполнения измерений щелочности в пробах питьевой и природной воды потенциометрическим методом.	потенциометрический