

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ П.А. СТОЛЫПИНА»**

На правах рукописи

ЭЙХВАЛЬД КСЕНИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА
КАК ИНДИКАТОРЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДОТОКОВ
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ»**

1.5.15 Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор О. П. Баженова

Омск – 2026

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ФИТОПЛАНКТОН ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ КАК ИНДИКАТОР ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ (литературный обзор).....	10
1.1. Роль фитопланктона и условия, определяющие его развитие в горных водотоках.....	10
1.2. Антропогенное воздействие на водные экосистемы.....	20
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	26
ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ».....	33
3.1. Климатические условия.....	33
3.2. Геологическое строение и рельеф.....	39
3.3. Гидрография водотоков.....	41
3.4. Гидрохимия водотоков.....	53
ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ».....	56
4.1. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона.....	56
4.2. Эколого-географическая характеристика идентифицированных видов водорослей.....	68
ГЛАВА 5. СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ».....	75
5.1. Доминирующий комплекс фитопланктона.....	75
5.2. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона водотоков.....	81
5.2.1. Реки.....	81
5.2.2. Ручьи.....	89
5.3. Кластеризация исследованных водотоков.....	94
5.4. Влияние гидрологических и гидрохимических параметров на видовую структуру и численность фитопланктоценозов.....	103

5.5. Индексы альфа-биоразнообразия фитопланктоценозов рек.....	120
ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ».....	123
6.1. Реки.....	123
6.2. Ручьи.....	132
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	137
ВЫВОДЫ.....	139
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	142
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	177
Приложение А.....	178
Приложение Б.....	181
Приложение В.....	196
Приложение Г.....	199
Приложение Д.....	207

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В связи с интенсивным освоением природных ресурсов сибирских территорий, вопрос оценки экологического состояния водных ресурсов привлекает пристальное внимание и требует разработки мероприятий по их усиленной охране (Габышев, Габышева, 2018; Шаров, 2020; Баженова, Барсукова, 2022; Vazhenova, Barsukova, 2023). Национальные парки играют ведущую роль в выполнении Конвенции о сохранении биологического разнообразия (Конвенция о биологическом разнообразии, 1992; Национальная стратегия..., 2001). Особую актуальность в этом контексте приобретает изучение видового богатства, таксономической структуры и состояния групп населяющих их живых организмов (Науменко, 2008; Макеева, 2009, 2010а, 2010б, 2010в, 2010г, 2011, 2017 2020; Андрианова, 2015, 2018; Михеева, 2016).

В пределах национального парка «Красноярские Столбы» (далее – НП) наблюдается влияние человеческой деятельности, главным образом из-за техногенного загрязнения. Оно обусловлено выбросами вредных веществ промышленными предприятиями г. Красноярска и атмосферным трансграничным переносом загрязняющих веществ из других регионов (Коловский, Ерунова, 2010; Кнорре и др., 2019). Существенное воздействие на НП оказывает активное использование его территории для отдыха и туризма, что связано с расположением парка в городской черте Красноярска (Деревягина, Суворов, 2020; Ангелова, 2024; Кнорре и др., 2024). Ежегодный поток посетителей рекреационной зоны парка составляет около миллиона человек. В 2024 г. НП занял пятое место в списке наиболее посещаемых особо охраняемых природных территорий РФ (<https://kras-stolby.ru>). Национальный парк «Красноярские Столбы» включает в себя множество водотоков, играющих важную роль в поддержании экосистемного баланса региона.

Водные экосистемы представляют собой важнейшую часть природного богатства, обеспечивая биологическое разнообразие и выполняя ключевые

экологические функции. Основополагающую роль в определении трофического статуса и качества воды играет фитопланктон, занимающий особое место среди основных компонентов водных объектов (Абакумов, 1977). Видовой состав, таксономическая структура, общая численность и биомасса фитопланктона выступают комплексными индикаторами, отражающими ход естественного исторического развития речных экосистем и их современное экологическое состояние. Структурные показатели фитопланктона позволяют выявить характер влияния ключевых природных и абиотических факторов и отследить отдельные стадии эволюционного процесса (Корнева, 1990, 1993; Трифонова, 1990; Баженова, 1992, 2005; Науменко, 1996; Охалкин, 1997; Габышев, Габышева, 2018). Главное преимущество применения фитопланктона в биоиндикации заключается в его высокой скорости реакции к изменениям, вызванным деятельностью человека. Методы биоиндикации, основанные на анализе видового разнообразия и обилия фитопланктонных организмов, позволяют получить комплексное представление о совокупном влиянии природных факторов и вызванных человеком изменений, происходящих в водной экосистеме (Барина и др., 2006, 2019).

До 2021 г. систематические исследования фитопланктона водотоков, расположенных на территории НП не проводились. В трудах Б. В. Скворцова (Skvortzow, 1971) можно найти отдельные данные о видовом составе диатомовых водорослей р. Енисей и его притоков, однако эти наблюдения проводились за пределами охраняемой зоны нацпарка, в устье р. Маны. Позднее, в период с 1999 по 2007 гг. были проведены исследования по изучению фитоперифитона рек Базаиха и Мана, но они также были выполнены за границами НП (Ануфриева, 2009).

В связи с вышесказанным возникла необходимость изучения фитопланктона водотоков НП. Проведенные исследования не только позволят оценить видовое богатство, таксономическую структуру и обилие фитопланктонного сообщества, но и создадут основу для биологического мониторинга водных экосистем НП. Это, в свою очередь, обеспечит возможность

объективной оценки экологического состояния водотоков НП и выявления направления происходящих изменений.

Цель исследований – дать оценку экологического состояния водотоков национального парка «Красноярские Столбы» по структурным показателям фитопланктона.

Задачи исследований:

1. Изучить видовой состав фитопланктона водотоков, провести его таксономический и эколого-географический анализ.

2. Охарактеризовать структуру доминирующих комплексов фитопланктона водотоков и их изменение в разные периоды наблюдений.

3. Оценить уровень количественного развития фитопланктона, сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы и их зависимость от внешних факторов.

4. Дать характеристику фитопланктоценозов исследуемых рек на основе индексов альфа-биоразнообразия.

5. Оценить трофический статус и качество вод исследованных водотоков по структурным показателям фитопланктона.

Научная новизна. Впервые получены данные о видовом составе и таксономической структуре фитопланктона водотоков национального парка «Красноярские Столбы». С применением электронной микроскопии найдено 10 новых для альгофлоры России таксонов диатомовых водорослей из 8 родов, что подкрепляет гипотезу о значительном уровне эндемизма некоторых родов диатомей данного региона. Выделены комплексы доминирующих видов и дана их характеристика. Выявлены особенности сезонной и межгодовой динамики фитопланктоценозов в зависимости от воздействия факторов внешней среды. С использованием современных методов математической статистики установлены ведущие факторы, определяющие изменение структуры сообщества фитопланктона рек и ручьев на территории НП. Впервые установлен трофический статус, качество воды и дана оценка экологического состояния исследованных водотоков.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведенные исследования расширяют представления о закономерностях развития фитопланктоценозов водотоков горной области в зоне контакта Западно-Сибирской низменности и Среднесибирского плоскогорья, в том числе в условиях повышенного антропогенного воздействия. Полученные данные дополняют сведения по экологии пресноводных видов водорослей и сукцессии фитопланктона горных водотоков в сезонном и межгодовом аспектах.

Сформированная база данных послужит отправной точкой для биомониторинга водных объектов национального парка «Красноярские Столбы», что особенно важно при моделировании последствий климатических изменений и техногенного и рекреационного воздействия на их экологическую устойчивость. Полученные материалы архива, включающие фотографии створок различных таксонов диатомовых водорослей, послужат ценным ресурсом для их идентификации, что крайне важно для понимания биоразнообразия и экологических особенностей водных экосистем региона.

Результаты исследований используются на кафедре экологии, природопользования и биологии ФГБОУ ВО Омский ГАУ в рамках образовательного процесса. Основные положения и выводы диссертации интегрированы в содержание учебных дисциплин «Биология», «Общая экология», «Основы природопользования», «Устойчивое развитие», «Оценка воздействия на окружающую среду», предназначенных для обучающихся по направлению Экология и природопользование на уровнях бакалавриата и магистратуры.

Защищаемые положения.

1. Высокое видовое и таксомическое разнообразие фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» формируют, главным образом, диатомовые водоросли.

2. Дифференцированная реакция групп фитопланктона водотоков НП на факторы внешней среды отражает их экологические функции: цианопрокариоты выступают чувствительными индикаторами изменения температуры воды и

биогенной нагрузки, а диатомовые водоросли демонстрируют высокую экологическую толерантность к изменениям факторов среды.

3. Экологическое состояние исследованных водотоков НП «Красноярские Столбы» оценивается в целом как удовлетворительное. Доминирование на отдельных участках безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот и преобладание в составе индикаторов сапробности видов с широкой сапробной валентностью можно рассматривать как индикатор повышенной антропогенной (в первую очередь рекреационной) нагрузки.

Апробация результатов работы. Результаты научных исследований были представлены на XIII, XIV и XV Национальной научно-практической конференции с международным участием «Экологические чтения» (Омск, 2022, 2023, 2024); VI, VII и VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология и управление природопользованием» (Томск, 2022, 2023, 2024); V Международной научной школе-конференции, посвященной 150-летию со дня рождения выдающегося альголога А. А. Еленкина «Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение, использование в биотехнологии» (Москва, 2023); IX Международной конференции «Современные проблемы водных биоресурсов и аквакультуры» (Новосибирск, 2024); IV международной научно-практической конференции, приуроченной к 25-летию Тигирекского заповедника и 5-летию национального парка «Салаир» (Барнаул, 2025).

Личный вклад соискателя в работу. В основу диссертационной работы положены материалы обработки проб фитопланктона, собранных автором в 2021–2024 гг. Соискателем лично проведены полевые исследования, отбор и обработка проб фитопланктона, идентификация видов водорослей, количественный учет и статистическая обработка полученных данных. Актуальность темы, формулировка цели и задач исследования, защищаемых положений, выводы сформулированы лично автором.

Публикации. По материалам диссертационного исследования опубликовано 15 работ, из которых 3 статьи размещены в изданиях, входящих в

перечень ВАК РФ, которые индексируются 1, 2 и 3 уровнем Белого списка, 10 статей в сборниках международных и всероссийских конференций, 2 тезиса в материалах международных научных конференций.

Конкурсная поддержка работы. Исследования проводились в рамках научно-исследовательской работы «Изучение естественного хода процессов и явлений в природном комплексе национального парка «Красноярские Столбы» с целью выявления многолетней динамики экосистем и сохранения природной среды» (№ госрегистрации 1-22-106-1). Реализация исследований осуществлялась при финансовой поддержке АО «РУСАЛ Красноярск» на основании договора №29.03.02/2022 от 01.03.2022 по проекту «Мониторинг антропогенного (техногенного) воздействия на лесные экосистемы национального парка «Красноярские Столбы».

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, библиографического списка и пяти приложений. Работа изложена на 210 печатных страницах (включая приложения), содержит 34 рисунка и 27 таблиц (без приложений). Библиографический список включает 300 наименования, в том числе 101 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность научному руководителю, д-ру биол. наук, профессору Ольге Прокопьевне Баженовой, за ее неоценимый вклад при написании диссертационной работы. Особую благодарность выражаю д-ру биол. наук, заместителю директора по научной работе Анастасии Алексеевне Кнорре, а также ведущему научному сотруднику Елене Федотовне Тропиной (национальный парк «Красноярские Столбы») за помощь в организации и проведении исследований на территории национального парка «Красноярские Столбы». Огромную благодарность выражаю д-ру биол. наук, главному научному сотруднику Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Сергею Ивановичу Генкалу, чьи экспертные знания и поддержка в идентификации диатомовых водорослей с использованием сканирующего электронного микроскопа внесли неоценимый вклад в анализ полученных данных.

ГЛАВА 1. ФИТОПЛАНКТОН ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ КАК ИНДИКАТОР ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ (литературный обзор)

1.1. Роль фитопланктона и условия, определяющие его развитие в горных водотоках

Планктонные водоросли, лежащие в основе трофической пирамиды, являются первичными продуцентами органического вещества в водных объектах. Именно они играют существенную роль в механизмах восстановления водных ресурсов. Его высокая чувствительность к изменениям качества воды определяет его ключевую роль в экологическом мониторинге водных экосистем. Состояние водоемов оценивается по ряду важнейших критериев. К ним относятся видовое богатство населяющих их организмов, сложность взаимосвязей между компонентами водной экосистемы, а также степень устойчивости к внешним воздействиям и потенциал для восстановления первоначального состояния после дестабилизирующих факторов. Эти параметры позволяют комплексно оценить экологическое состояние и устойчивость водного объекта (Алимов, 2000; Экологический мониторинг., 2003; Шитиков и др., 2011; Соловьева, Корнеева, 2012; Liu et al., 2015).

Важнейшим показателем устойчивости экологической системы выступает биологическое разнообразие, обеспечивающее повышенную адаптивность и пластичность системы к изменениям условий окружающей среды (Одум, 1986; Naeem, Li, 1997; Millenium..., 2005; Ives, Carpenter, 2007; Gamfeldt et al., 2013; Benton, 2016). Численность, биомасса и таксономический состав микроводорослей отражают интенсивность биогенной нагрузки на водные объекты и широко используются в биоиндикационных исследованиях, которые

дают интегральную оценку результатов всех протекающих в водоеме процессов (Барина и др., 2006, 2019).

Для оценки экологического состояния водотоков широко используют показатели развития фитопланктона. Численность фитопланктона позволяет оценить состояние водных ресурсов и определить необходимость принятия мер по их очистке или восстановлению, что помогает контролировать состояние окружающей среды, поскольку его обилие может быть индикатором различных загрязнений, таких как азот и фосфор, которые могут вызывать «цветение» воды (Принципы и системы., 2004; Бондаренко и др., 2022).

Фитопланктон горных водотоков формируется, главным образом, при контакте стоячих водоемов с проточными, путем сноса и трансформации планктонных организмов. Многие исследования в верховьях рек также показали, что в пресных водах содержатся представители донной флоры и фауны, поступающие из донных обрастаний под действием турбулентности при высокой скорости течения (Харитонов, 1981; Ремигайло, 1992; Габышев, Габышева, 2012).

Эта система представляет собой совокупность, характеризующуюся предсказуемыми сезонными изменениями, повторяющимися ежегодно. Ее формирование обусловлено закономерностями, определяемыми гидрологическими и гидрохимическими особенностями реки. Как писал Одум (Одум, 1986) «в условиях постоянных воздействий внешней среды (влияние притоков, наводнения, перемешивание воды, антропогенное воздействие) для речных видов создаются условия, соответствующие типичному r-отбору, когда выживаемость определяется высокой скоростью размножения и адаптации к переменчивым условиям. В результате этого, фитопланктон горных водотоков демонстрирует устойчивость к неблагоприятным факторам и способность к быстрому восстановлению численности после периодов стресса».

Фитопланктон горных рек включает реофильные организмы, изначально адаптированные к планктонному образу жизни и устойчивые к механическому воздействию потока. Течение реки играет значительную роль в формировании видового состава, поскольку включает в него бентосные и перифитонные формы.

Эти организмы, открепляясь от субстрата, временно или постоянно становятся компонентами речного фитопланктона, расширяя его биоразнообразие и увеличивая общую биомассу (Грезе, 1957; Баженова, 1992; Пономарева, 2015). Таким образом, фитопланктон рек представляет собой сложную смесь истинно планктонных видов, а также привносимых течением бентосных и перифитонных водорослей.

Фитопланктонные сообщества представляют собой совокупность различных видов водорослей, которые обитают в толще воды и являются основой пищевой цепи и важным звеном в общем балансе биогеохимических процессов (основной производитель кислорода и органических веществ). В состав фитопланктонных сообществ горных рек входят следующие ключевые группы микроскопических водорослей: диатомовые водоросли (Bacillariophyta), характеризующиеся наличием кремнеземного панциря, зеленые водоросли (Chlorophyta), осуществляющие фотосинтез посредством хлорофилла, цианопрокариоты (Cyanoprokaryota), ранее известные как сине-зеленые водоросли, золотистые водоросли (Chrysophyta), динофлагелляты и жгутиковые одноклеточные организмы.

Как правило, «доминирующую роль в видовом составе и общей биомассы фитопланктона играют диатомовые водоросли, состав которых является отражением всех процессов, происходящих в водотоках, 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). Следует отметить, что бентосные формы характерны только для доминантов фитопланктона равнинных и горных рек, где выше вероятность заноса водорослей из обрастаний. Наименьшее число истинно-планктонных форм встречается среди доминантов планктона горных рек. Цианобактерии особенно важны в плохо освещенных районах и при повышенной температуре. Протококковые водоросли, одиночные или колониальные, могут быть значительными в участках с хорошей освещенностью.

Метод биоиндикации основан на принципе соответствия между составом сообщества и сложностью факторов окружающей среды. Однако существует проблема определения роли конкретных переменных окружающей среды, а также прогнозирования реакции сообщества на изменение окружающей среды.

Состав химических веществ в природных водных объектах отличается значительной вариативностью. Для систематизации как природных, так и антропогенных загрязнителей могут применяться различные классификационные подходы. Среди них наиболее широко применяется система, предложенная В. Сладечеком (Sládeček, 1973).

Принцип биоиндикации базируется на экологической специфичности каждого вида водорослей, проявляющейся в их предпочтениях к различным параметрам среды обитания. Применение биоиндикационного подхода для оценки реакции биоты на изменения окружающей среды приобретает особую значимость. Это связано с тем, что индивидуальные экологические ниши индикаторных видов, отраженные в их численности, позволяют определить оптимальные условия для всего сообщества. Таким образом, путем биоиндикационного анализа сообществ водорослей возможно реконструировать параметры водной среды. Более того, биоиндикация предоставляет интегральную оценку не только общего состояния экосистемы, но и степени токсического воздействия неблагоприятных факторов на ее компоненты. Влияние загрязняющих веществ и питательных элементов, поступающих в водные экосистемы, распространяется на их биотический компонент, начиная с первичных продуцентов – водорослей, и приводит к нарушению биотического/абиотического равновесия (Sládeček, 1973).

Существенным фактором, требующим внимания, является географическая широта места сбора образцов водорослей. Несмотря на то, что многие виды водорослей классифицируются как космополиты или включены в списки видов-индикаторов, наблюдается заметная изменчивость в составе водорослевых сообществ в зависимости от широтного положения местообитания (Барина и др., 2019). Кроме того, преобладающее большинство систем оценки загрязнения

разрабатывает индикационные показатели исключительно для диатомовых водорослей. Хотя эта группа хорошо изучена с таксономической и морфологической точек зрения, существует проблема ее преимущественной представленности в водных сообществах европейских стран бореальной зоны, где данные системы были разработаны. Со временем произошло расширение списка видов-индикаторов, включающее новые виды, классифицированные по их основным характеристикам окружающей среды. При расчете индекса сапробности водного объекта, основанного на таблицах с индивидуальными индексами сапробности организмов, необходимо учитывать, что недавние корректировки значений этих индексов могут приводить к искажению общего индекса сапробности и, следовательно, не всегда точно отражать реальное экологическое состояние водного объекта.

Анализ качества воды в водоемах может быть осуществлен на основе данных о составе и изменениях численности видов-индикаторов. Присутствие и количественное развитие этих видов отражает состояние водной экосистемы, поскольку напрямую зависит от строго определенных значений экологических факторов. Оценка качества воды предполагает не только исследование таксономической структуры фитопланктонных сообществ, включая видовое разнообразие, равномерность распределения видов, биоразнообразие сообществ и доминирование определенных групп водорослей, но и изучение сезонных изменений в численности и развитии преобладающих видов водорослей. Структурные характеристики позволяют получить представление об организации и функционировании экологической системы водоема.

Определение трофического статуса водного объекта является важным аспектом при экологической оценке, так как оно наглядно демонстрирует поступление, накопление и расходование энергии в экосистеме. Хорошо известно, что трофический статус водоемов определяется разнообразием и составом фитопланктонных сообществ (Оксиюк и др., 1993; Шитиков, 2003; Groenendael, Fink, 2017).

Речной фитопланктон обитает в условиях непрерывных и зачастую непредсказуемых изменений окружающей среды, способных оказывать на него разрушительное воздействие. В крупных речных системах вариации экологических факторов оказывают меньшее влияние на фитопланктон, чем в малых реках, что обусловлено более высокой экологической устойчивостью крупных водоемов. Многими исследователями доказано, что такие факторы как течение воды, температура воды и мутность влияет на разнообразие фитопланктона (Оксиюк, 1993; Бондаренко, 2006; Габышев, 2015; Корнева, 2015; Пономарева, 2015; Шаров, 2020).

Климатическая изменчивость значительно влияет на водотоки, включая продолжительность вегетационного сезона, температуру воды, уровень поступления биогенных веществ и др. (Mooij et al., 2005; Филатов и др., 2012). Основополагающие факторы, оказывающие влияние на рост и распространение фитопланктона, подразделяются на естественные и антропогенные. К природным (естественным) факторам относятся: температурна атмосферного воздуха и воды, уровень освещенности, гидродинамические характеристики водоема (скорость водных потоков), наличие необходимых питательных веществ, а также потребление фитопланктона зоопланктоном. Антропогенные факторы включают в себя: процесс эвтрофикации, вызванный избыточным поступлением фосфора и азота, загрязнение вод токсичными веществами (никель, медь, нефтепродукты, фенолы, изменение кислотно-щелочного баланса (снижение pH и увеличение SO_4), а также термическое загрязнение, характеризующееся повышением температуры воды более чем на 6 °C.

Несмотря на обилие экологических факторов различной природы, прослеживаются общие правила и паттерны, регулирующие их воздействие на биоту. Для нормальной работы любой биологической системы необходим особый комплекс условий.

Одним из немаловажных для фитопланктона фактором является температура воды. Оптимальные температурные условия для различных видов водорослей существенно различаются. Диатомовые водоросли характеризуются

предпочтением более низких температур, в то время как зеленые водоросли и цианопрокариоты демонстрируют адаптацию к высоким температурным показателям. Существует прямая зависимость между температурным оптимумом водоросли и интенсивностью протекающего фотосинтеза, а также скоростью деления клеток. Водоросли, адаптированные к более высоким температурам, обладают повышенной фотосинтетической активностью и, соответственно, более быстрым темпом размножения (Eppley, 1972).

Температура является общепризнанным фактором, влияющим на рост и распределение фитопланктона. Однако влияние света и температуры на рост и распределение фитопланктона часто переплетено, что затрудняет разделение их соответствующих воздействий в полевых исследованиях. Температура считается основным фактором, определяющим сукцессию фитопланктона весной, а свет играет более важную роль в регулировании биомассы фитопланктона и весеннего цветения (Stine et al., 2009; Sommer, Lewandowska, 2010). Свет является решающим фактором, влияющий на рост и продуктивность фитопланктона, влияя на фотосинтез. Эффективность фотосинтеза во многом определяется интенсивностью света, которая может дополнительно влиять на биомассу и биологическую активность фитопланктона (Anderson, Roels., 1981; Gao et al., 2019).

Различные водоросли имеют разные потребности в свете, и соответствующая интенсивность света может улучшить эффективность использования света фитопланктоном и способствовать их росту. В результате изменения интенсивности света иногда могут оказывать меньшее влияние на цианобактерии, чем на другой фитопланктон (Brauer et al, 2012; Gaskill et al, 2020). Следовательно, уменьшение подводного доступного света может привести к доминированию цианобактерий, что приведет к экологическому дисбалансу.

Скорость течения горных водотоков является одним из лимитирующих факторов развития фитопланктона. Это связано с особенностями формирования фитопланктонных сообществ в условиях водотоков, где скорость течения закономерно изменяется от участков верхнего к участкам нижнего течения и

устьевой области. При высоких скоростях течения (более 0,3 м/с) фитопланктон развивается слабо или не развивается вовсе. При низких скоростях (менее 0,3 м/с) формируются благоприятные условия для роста фитопланктона (Баженова, 1992; Габышев, 2015; Пономарева, 2015; Болдачев, Карпова, 2017; Габышев, Габышева, 2018).

Организмы ультрапланктонной фракции, характеризующиеся размерами менее 20 мкм, проявляют повышенную устойчивость к турбулентности воды (Fogg, 1991). Крупные представители планктонных водорослей, напротив, демонстрируют зависимость от гидродинамических характеристик потока, при этом сохраняя структурную целостность и избегая механического разрушения под воздействием турбулентности.

Тем не менее, следует отметить, что кинетическая энергия водного потока оказывает значительное механическое воздействие на бентосные водоросли, фиксированные к субстрату. Данное воздействие может приводить к повреждениям и отрыву водорослей от поверхности закрепления, что негативно сказывается на их жизнедеятельности и пространственном распределении.

Выедание зоопланктоном также относят к основному лимитирующему фактору развития фитопланктона в природных водотоках. Последний в основном поедает клетки фитопланктона <30–50 мкм (Hrbáček et al., 1961; Sommer et al., 1986). Отдельные виды имеют скорость фильтрации 0,1–60 мл/день (Reynolds, 2006).

Элементы, необходимые для жизнедеятельности организмов, называются биогенными. Их избыток или недостаток может стать причиной нарушения нормального функционирования экосистем. Ключевую роль в обеспечении жизни играют такие биогенные элементы, как азот, фосфор, калий, кальций, натрий, сера, железо и прочие. Каждый из них вовлечен в различные геохимические и биохимические процессы, протекающие циклически. Тем не менее, концентрация фосфора и азота оказывает наибольшее ограничивающее воздействие на развитие большинства водных экосистем (Гусева и др., 2000; Lewis, Wurtsbaugh, 2008; Алимов и др., 2009; Gao et al., 2015; Бульон, 2016). Хозяйственная деятельность в

водосборах рек нарушает естественный круговорот веществ, изменяет потоки биогенных элементов, что приводит к снижению их концентрации в одних местах и к накоплению в других (Волосникова, Мищенко, 2024).

Для нормального функционирования водорослей важны фосфор и азот, особенно их соединения, такие как фосфаты и нитраты, а также пропорции между ними. Биогенные вещества лимитируют рост фитопланктона при концентрации в воде: фосфор <3 мкгР/л, азот $<15\text{--}30$ мкгN/л, кремний $<0,1$ мгSi/л (Reynolds, 2006).

Многочисленные научные работы подчеркивают значимость пропорций эссенциальных химических элементов в водной среде как ключевого фактора, определяющего состав и структуру фитопланктонного сообщества. Кремний является жизненно необходимым элементом для определенной группы водорослей, в частности, для диатомовых, хризифитовых, некоторых представителей желто-зеленых и эвгленовых (Киселев, 1980). В работе Рейнольдса (Reynolds, 1973) было установлено, что рост диатомовых водорослей полностью останавливается, когда уровень растворенного кремния опускается ниже критического значения в $0,04$ мг/л. Главным механизмом, обеспечивающим поступление кремнийсодержащих веществ в водные экосистемы, является процесс химического разрушения силикатных минералов, приводящий к высвобождению кремния. Значительную роль в поддержании концентрации кремния играет также разложение отмершей растительности, как наземной, так и водной, с особым акцентом на диатомовые водоросли.

Водоросли обладают уникальной способностью поглощать растворенные органические материалы, что позволяет им эффективно очищать водные ресурсы от биогенных элементов, органических и минеральных частиц. Благодаря этой особенности, они могут накапливать в себе значительные объемы токсичных веществ, тем самым извлекая их из водной среды. Кроме того, водоросли выделяют бактерицидные соединения, которые оказывают сдерживающее воздействие на рост болезнетворных микроорганизмов (Строганов, 1970; Sivonen, Jones, 1999; Березина, 2013). Некоторые вторичные метаболиты цианопрокариот

применяются в различных сферах человеческой деятельности, в фармакологии и космотологии, в пищевой промышленности, где их применяют для защиты продуктов от порчи (Wiesner et al., 2007; Кокшарова, 2010; Abushelaibi et al., 2012; Hrouzek et al., 2012; Кучмий и др., 2012; Sung et al., 2013; El-Deeb, 2016; Немцева и др., 2019; Farrokh et al., 2019; Pathak et al., 2019; Zahra et al. 2020; Экологическое состояние..., 2023, а также в растениеводстве (Prasanna et al., 2010; Gupta et al., 2011), для создания биотоплива (Sadvakasova et al., 2020) и биопластика (Koch et al., 2020).

Кроме положительной стороны развития водорослей в водотоках, существует и его отрицательная сторона. Особый интерес представляет способность цианобактерий к образованию большого количества вторичных метаболитов, в том числе различных токсинов и антибактериальных веществ, многие из которых проявляют высокую токсичность в отношении живых организмов (Vacek et al., 2011; Hrouzek et al., 2012; Thummajitsakul, 2012).

«Цветение» воды, или интенсивное развитие фитопланктона, имеет ряд серьезных последствий. Оно ухудшает качество воды, ограничивает рекреационное использование водоемов и создает значительные трудности для работы водопроводных станций, вплоть до полного выхода из строя фильтров. Активное размножение водорослей отрицательно воздействует на работу тепловых и гидроэнергетических объектов (Гусева, 1952; Кульский, 1983). В результате повышения плотности планктонных организмов в системах водоочистки возникают нарушения технологических процессов, падает производительность и увеличивается расход воды, необходимой для обслуживания станций.

1.2. Антропогенное воздействие на водные экосистемы

Интенсивный рост населения и развитие промышленности служат основной причиной антропогенного загрязнения водных объектов, так как в них сбрасываются индустриальные, сельскохозяйственные и бытовые стоки. В настоящее время воздействие человека на природу стало сравнимо со стихийными явлениями. Так, реки за десятилетия искусственно преобразуются больше, чем их меняют естественные процессы за десятки и даже сотни тысяч лет (Биоиндикация и биотестирование ..., 2019).

Загрязнение водных объектов обусловлено разнообразными источниками, среди которых особо отмечаются следующие:

Во-первых, промышленные и коммунально-бытовые стоки, представляющие собой отходы производственных процессов и жизнедеятельности населения. Эти стоки содержат различные химические вещества и микроорганизмы, оказывающие негативное воздействие на водную среду.

Во-вторых, городская инфраструктура, характеризующаяся ливневыми стоками, собранными системой ливневой канализации, и неорганизованным поверхностным стоком с городских территорий. Эти стоки, как правило, несут в себе большое количество взвешенных веществ, фенолы, нефтепродукты и другие загрязняющие вещества.

В-третьих, промышленные зоны, с территорий которых происходит поверхностный сток, содержащий промышленные отходы и химические вещества.

В-четвертых, иные виды деятельности и природные явления, такие как гидротехническое строительство и его последствия, сплав древесины по рекам, эксплуатация водного транспорта, а также глобальный перенос загрязняющих веществ из атмосферы. Эти факторы также оказывают существенное влияние на качество воды.

Согласно классификации, установленной Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ), загрязнение водных ресурсов можно разделить на несколько основных категорий:

- первая категория включает загрязнение, вызванное бактериями, вирусами и прочими патогенными микроорганизмами, представляющими угрозу для здоровья человека и животных;
- вторая категория охватывает загрязнение, обусловленное разложением органических веществ, что приводит к уменьшению содержания кислорода в воде и негативно влияет на водную экосистему;
- третья категория включает загрязнение неорганическими солями, которые трудно поддаются удалению с использованием стандартных методов водоочистки, что создает дополнительные трудности в обеспечении качества питьевой воды;
- четвертая категория представлена органическими веществами, которые, в отличие от предыдущих, стимулируют рост макрофитов и вызывают интенсивное размножение водорослей, известное как «цветение» водоемов.

Малые реки, как правило, подвергаются опосредованному антропогенному воздействию, вызванному загрязнением атмосферы и трансформацией экономической деятельности в пределах водосборных бассейнов. При анализе воздействия загрязнения, вызванного деятельностью человека, на экологические системы, важно принимать во внимание стадию их эволюции (Зилов, 2008, Сытник, 2021). Исследования явлений, сопряженных с загрязнением гидросферы, выявили следующие принципы: первоначально наблюдается географическая асимметрия в степени загрязнения водоемов в различных частях государства. Это обусловлено неравнозначным распределением промышленных комплексов, аграрных зон и поселений, выступающих главными генераторами загрязнения. Затем, прослеживается склонность к формированию критических ситуаций, для которых характерны крупные выбросы вредных веществ в водную среду. Подобные инциденты могут возникать из-за технологических факторов, стихийных бедствий или нарушений в технологической дисциплине на

предприятиях. В итоге формируются устойчивые зоны загрязнения, вызванные постоянным поступлением промышленных, сельскохозяйственных и бытовых стоков. Эти зоны могут представлять серьезную угрозу для здоровья населения и состояния водных экосистем, требуя принятия неотложных мер по их реабилитации.

В качестве обобщенных индикаторов экологического благополучия водоема в работах В. А. Абакумова (1978), С. С. Бариновой (Баринова и др., 2006, 2019), Т. И. Моисеенко (Моисеенко, 2003; Моисеенко и др., 2009) и других исследователей выступают гидробионты и интегральная биологическая оценка состояния экосистемы.

Поступающие из атмосферы загрязнения могут оказывать летальное воздействие на живые организмы. Особенности этого процесса продиктованы комплексным взаимодействием выпадения загрязнителей из атмосферы и их миграции в наземных и водных экосистемах (Зилов, 2008, Кнорре и др., 2019).

Одним из крупнейших источников промышленного воздействия на атмосферу г. Красноярска, несмотря на модернизацию производства и снижение выбросов, является Красноярский алюминиевый завод. Алюминиевая промышленность традиционно связана с выбросами:

- фторидов (HF, NaF);
- оксидов серы (SO₂);
- оксидов азота (NO_x);
- пыли (в том числе глиноземной);
- полициклических ароматических углеводородов (включая бенз(а)пирен);
- углеродсодержащих аэрозолей.

Для Красноярска характерно преобладание западных и юго-западных ветров, частые температурные инверсии (особенно зимой) слабая вентиляция атмосферы (эффект «котловины»). Это приводит к накоплению загрязнений в приземном слое и переносу выбросов в сторону пригородных территорий, включая НП «Красноярские Столбы».

Высокая посещаемость территории НП «Красноярские Столбы» также оказывает значительное воздействие на локальные экосистемы, особенно водотоки (малые реки и ручьи). Расположение троп вдоль водотоков приводит к уплотнению почв, снижению инфильтрации, усилению поверхностного стока, развитию эрозии берегов. Все это может привести к эвтрофикации малых водотоков, изменению гидрохимических показателей и ухудшению условий обитания гидробионтов.

Учитывая сочетание таких факторов, как высокая посещаемость (>1 млн чел./год), близость к промышленному центру и уязвимость горно-таежных экосистем – регулирование рекреационной деятельности является критически важным.

Преобразования, отмечаемые в биологических сообществах водных экосистем, испытывающих на себе воздействие аэротехногенных загрязнителей, обусловлены комплексным взаимодействием разнообразных факторов. Значительное влияние оказывает не только степень антропогенной нагрузки, которая, как правило, ослабевает при увеличении удаления от источника загрязнения, но и специфика морфологического строения самих водных объектов, а также параметры территорий водосбора (Моисеенко, 1997; Лукин и др., 1998; Булгаков, 2002; Терентьев, 2005; Биоиндикация и биотестирование..., 2019).

Соотношение доли в эвтрофировании водных объектов каждого из перечисленных факторов изменяется по-разному в зависимости от географической зоны, степени интенсификации промышленности и сельского хозяйства. Однако, независимо от региона, общим является односторонняя направленность потока биогенных и органических веществ в водный объект, в результате чего происходит аккумуляция вещества и энергии и нарушение экологического равновесия со всеми вытекающими последствиями.

Значительное повышение уровня токсичных веществ в течение непродолжительных периодов таяния снега или обильных дождей представляет собой особую проблему, в отличие от постепенного нарастания их концентрации

в течение продолжительных отрезков времени (Laberge and Jones, 1991; Моисеенко, 1991, 2003; Scheffer et al., 1997; Тропина, Кнорре, 2019).

Вредные соединения, оседая на клеточной мембране и проникая в цитоплазму микроорганизмов, вступают в сложные биохимические реакции. Этот процесс обуславливает подавление их активности, запуская цепь негативных изменений в строении клетки и ключевых метаболических процессах. Под влиянием токсичных агентов происходит нарушение нормальной работы физиологических систем, ослабление защиты от внешних неблагоприятных факторов и повреждение генетического материала (Богатов, Богатова, 2009).

Острота проблемы загрязнения водных ресурсов токсичными веществами сохраняется даже тогда, когда концентрации загрязнителей не достигают предельно допустимых значений. Это связано с тем, что многие водные организмы обладают выраженной способностью к аккумуляции загрязняющих веществ. Как следствие, гидробионты сами могут стать носителями токсической опасности, демонстрируя значительные коэффициенты накопления вредных веществ (Ковальский, 1974; Зилов, 2008; Arunakumara, Zhang, 2008; Богатов, Богатова, 2009; Алимов и др., 2013). Способность тяжелых металлов аккумулироваться в очень больших концентрациях способствует вторичному загрязнению водотоков (Inthorn et al., 2002).

Процесс биоаккумуляции, инициируемый отмиранием водорослей, обеспечивает переход металлов из растворенного состояния во взвешенное (Arunakumara, Zhang, 2008). Тяжелые металлы преимущественно концентрируются в придонных осадках и биоте, тогда как их концентрация в водной толще остается относительно низкой. Существенно ограничивают развитие фитопланктона повышенные концентрации тяжелых металлов, в особенности цинка и меди. Высокая концентрация ионов тяжелых металлов известна своим подавляющим воздействием на развитие фитопланктона (Мошаров и др., 2009; Капков и др., 2011; Габышев, Габышева, 2020).

Приспособление водорослей к незначительным количествам тяжелых металлов формирует у них толерантность и к значительным концентрациям, что

способствует их выживанию. Данный процесс может осуществляться посредством «постоянно действующих физиологических механизмов: к ним относятся усиленный синтез хелатирующих веществ, которые связывают токсичные элементы в комплексы с пониженной токсичностью, а также уменьшение проницаемости клеточных мембран, а также защитных реакций, запускаемых под воздействием стресса: эти реакции направлены на энергичное удаление или обезвреживание поступающих токсичных веществ» (Polyak et al., 2011).

Таким образом, влияние антропогенных факторов на гидробиоценозы водотоков носит различный характер: загрязнение осуществляется не только воздушным путем, но и через изменение характера антропогенной деятельности на водосборной территории.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект исследований – фитопланктон водотоков национального парка «Красноярские Столбы».

Предмет исследований – таксономическая структура, видовой состав, биоразнообразие и динамика обилия фитопланктона водотоков национального парка «Красноярские Столбы».

Материалы диссертационного исследования были получены в результате анализа качественных и количественных проб фитопланктона, собранных в разных водных объектах национального парка в течение периода открытой воды с 2021 по 2024 годы.

Отбор проб фитопланктона проводили на следующих водных объектах: реки Мана, Базаиха, Большая Слизнева и Калтат, ручьи Большой, Средний и Родник, Берлы, Кривопохвальный, Маслянка, Веселый, Большой Инжул, Сынжул, Намурт, Лалетина, Выносная, Хайдынка, Князева, Сарала, Моховой, Нелидовский, Столбовской и Бабский Калтат (рисунок 1).

В ходе исследовательских работ было проанализировано 179 проб фитопланктона, из них 149 количественных и 30 качественных. В 2021 году было отобрано 16 количественных проб, в 2022 году – 47, в 2023 году – 34 и в 2024 году – 52.

Количественные пробы фитопланктона объемом 0,5 л отбирали зачерпыванием из поверхностного слоя воды (0–20 см). Качественные пробы получали процеживанием 20–50 л воды через сеть Апштейна (диаметр ячейки 82 мкм). Пробы фиксировали 40 % формалином с добавлением раствора Люголя, концентрировали осадочным способом. Для обработки проб фитопланктона использовали общепринятые методы (Методика изучения..., 1975; Федоров, 1979; Методические рекомендации..., 1984; Садчиков, 2003; Методы гидробиологических исследований..., 2024).

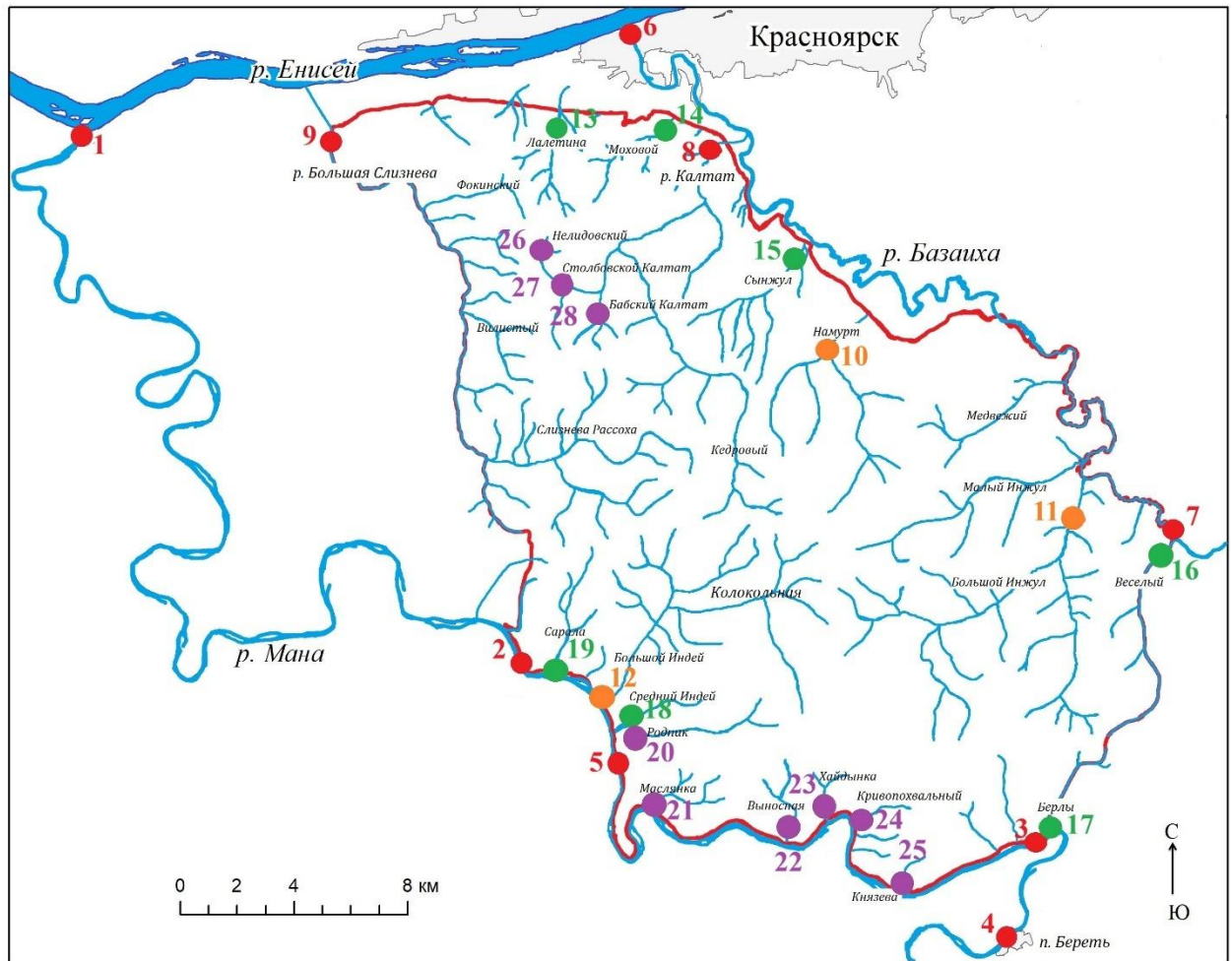


Рисунок 1. Карта-схема расположения отбора проб фитопланктона на территории национального парка «Красноярские Столбы»

Условные обозначения.

● Реки: Мана (1 – устье; 2 – кордон Кандалак; 3 – кордон Берлы; 4 – пос. Береть; 5 – старица); Базаиха (6 – устье; 7 – кордон Долгуша), 8 – Калтат; 9 – Большая Слизнева.
 ● Большие ручьи: 10 – Намурт; 11 – Большой Инжул; 12 – Большой Индей.
 ● Средние ручьи: 13 – Лалетина; 14 – Моховой; 15 – Сынжул; 16 – Веселый; 17 – Берлы; 18 – Средний Индей; 19 – Сарала.
 ● Малые ручьи: 20 – Родник; 21 – Маслянка; 22 – Выносная; 23 – Хайдынка; 24 – Кривопохвальный; 25 – Князева; 26 – Нелидовский; 27 – Столбовской Калтат; 28 – Бабский Калтат.

Численность клеток фитопланктона устанавливали путем их подсчета в камере Горяева в 2–4 повторностях на световом микроскопе Euler Professor 770T, при этом проводили измерения клеток видов и их фотографирование с помощью цифровой камеры Levenhuk C 1400 NG. При расчете биомассы фитопланктона использовали счетно-весовой метод, при котором объемы клеток приравнивали к объемам близким им по форме геометрическим телам (Кольцова, 1970).

Идентификацию видов диатомовых водорослей осуществляли на постоянных препаратах с использованием масляной иммерсии ($\times 2500$) и по снимкам, полученным на сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV в Институте биологии внутренних вод РАН (пос. Борок) под руководством д-ра биол. наук С. И. Генкала. Освобождение створок диатомей проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Идентификацию видов водорослей проводили с помощью отечественных и зарубежных определителей, монографий, научных статей и сводок систематического характера: Cyanoprokaryota (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005); Dinophyta (Киселев, 1954; Popovský, Pfiester, 1990; Крахмальный, 2011); Euglenophyta (Попова, 1966; Попова, Сафонова, 1976); Chrysophyta (Матвиенко, 1954; Starmach, 1968, 1985), Bacillariophyta (Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Lange-Bertalot, 2001; Lange-Bertalot et al., 2011, 2017; Levkov, 2009, 2016; Reichardt, 1999; Генкал и др., 2011; Генкал, Чекрыжева, 2011; Генкал и др., 2012; Генкал, Романов, 2012; Metzeltin, Lange-Bertalot, 2014; Куликовский и др., 2016; Чудаев, Гололобова, 2016; Houk et al., 2017, Генкал, Ярушина, 2017, 2018; Генкал и др., 2020), Chlorophyta (Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Коршиков, 1953; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1986; Царенко, 1990; Tsarenko et al., 2006, 2011), Charophyta (Косинская, 1960; Паламарь-Мордвинцева, 1982).

Для установки текущего статуса идентифицированных видов, использовали сведения международной базы данных Algaebase (Guiry, Guiry, 2025).

При отборе проб проводили измерения температуры воздуха, воды, активной реакции водной среды с помощью прибора «Экотест-2000-И».

Гидрохимический анализ воды проводили на 10 наиболее крупных водотоках территории НП, входящие в состав мониторинга с 2015 г. (Приложение А). Учитывались следующие показатели: pH (ПНД Ф 14.1:2:3:4.121-97), удельная электропроводность (РД 52.04.186-89, Часть II. п.4.5.), сухой остаток (ПНД Ф 14.1:2:4.114-97), фосфат-ион (РД 52.04.186-89, Часть II. п.4.5.9), ион аммония (ГОСТ 31869-2012 метод А), нитрит-ион (ПНД Ф 14.1:2:3:4.3-2023), нитрат-ион и

сульфат-ион (ПНД Ф 14.1:2:4.157-99), взвешенные вещества (ПНД Ф 14.1:2.110-97).

Эколого-географический анализ идентифицированных ВВТ проведен по общепринятым показателям: географическая приуроченность, местообитание, сапробность, отношение к солености (галобность), показателю pH (ацидофильность) водной среды. При этом использовали данные указанных определителей и других источников (Барина и др., 2006, 2019; Корнева, 2015).

К доминантам относили виды, численность которых составляла не менее 10% общей (Корнева, 2015). Анализ доминирующего комплекса проводили по показателям доминирования: частота встречаемости (pF), частота доминирования (DF) и порядок доминирования (Dt) О. М. Кожова (1970) и О. С. Горбулин (2012).

Частоту встречаемости таксонов (pF) рассчитывали в процентах от общего числа проб по формуле (1):

$$pF = 100 \cdot p / P, \quad (1)$$

где p – число проб, где отмечен данный таксон;

P – общее число проб.

Частоту доминирования (DF) определяли по формуле (2):

$$DF = D / F \times 100, \quad (2)$$

где D – число проб, в которых данный вид занимал одно из трех первых мест по численности;

F – общее число обработанных проб (Макаревич, 1966; Кожова, 1970).

Порядок доминирования рассчитывали согласно формуле (3) О. С. Горбулин (2012):

$$Dt = DF / pF \times 100, \quad (3)$$

где DF – частота доминирования;

pF – частота встречаемости.

Доминирующие виды разделяли на категории по DF, согласно классификации О. М. Кожовой (1970):

- I категория – наиболее часто встречающиеся виды (>50 %);
- II категория – часто встречающиеся виды (21–50 %);

- III категория – нечасто встречающиеся виды (1–20 %).

По шкале Е. Л. Любарского (1974) среди доминантов выделяли четыре группы: абсолютные доминанты ($64 < DF \leq 100$), доминанты ($36 < DF \leq 64$), субдоминанты ($16 < DF \leq 36$) и второстепенные виды ($4 < DF \leq 16$).

Для изучения параметров альфа-разнообразия фитопланктоценоза в программе Past 5.3 были рассчитаны индексы Маргалефа (d), Шеннона (H), доминирования Симпсона (D) и выравненности сообщества Симпсона (S) по следующим формулам:

– индекс Маргалефа по формуле (4) R. Margalef (1951):

$$D = (S - 1) / \ln(n), \quad (4)$$

где S – число таксонов рангом ниже рода;

n – численность сообщества.

– индекс Шеннона по формуле (5) C. E. Shannon (1948):

$$H = - \sum_i \left(\frac{n_i}{n} \right) \ln \left(\frac{n_i}{n} \right), \quad (5)$$

где n – общая численность всех видов;

n_i – количество особей i-го таксона.

– индекс доминирования Симпсона по формуле (6) E. H. Simpson (1949):

$$D = \sum_i \left(\frac{n_i}{n} \right)^2, \quad (6)$$

где n – общая численность всех видов;

n_i – количество особей i-го таксона.

– индекс выравненности сообщества Симпсона по формуле (7):

$$S = 1/D, \quad (7)$$

где D – индекс доминирования Симпсона.

Оценку флористического сходства фитопланктона проводили только для рек НП по коэффициенту Чекановского–Сёренсена (Кч–с), который рассчитывали по формуле (8) (Шмидт, 1980; Мэгарран, 1992):

$$Кч-с = 2c / (a + b), \quad (8)$$

где a и b – число видов в каждой из сравниваемых флор;

c – число общих для сравниваемых флор видов.

Статистическая обработка данных выполнялась в программе Past 5.3. Для оценки влияния факторов среды на структуру фитопланктона использован метод RDA (Redundancy Analysis), представляющий собой линейный метод ординации, сочетающий регрессионный анализ и анализ главных компонент. В рамках анализа рассчитывались: собственные значения осей (eigenvalues), доля объясненной дисперсии (%), коэффициенты корреляции переменных с осями, коэффициент детерминации (R^2 и скорректированный R^2_{adj}), ординация визуализировалась в виде биplotов. Для выявления закономерностей распределения видов применялся метод косвенной ординации неметрического многомерного масштабирования метод NMDS (Non-metric Multidimensional Scaling). В качестве оценки статистической достоверности использовали метод ANOSIM (Analysis Of Similarities). ANOSIM проверяет значимые различия между двумя или более группами на основе определенной меры расстояния. Оценку вариабельность видового состава проводили с помощью теста SIMPER (Similarity of Percentage), основанного на сходстве в процентах, который является простым методом оценки вклада определенных видов в наблюдаемые различия между группами выборок. В экологических исследованиях в качестве такой меры используют расстояние Брея-Кертиса. В ходе анализа формируется итоговая статистическая мера R-тест. Если $R = 1$, сообщества очень сильно различаются, если $R = 0$ – полностью сходны. Значения $R > 0,75$ принято интерпретировать как хороший уровень различий, $R > 0,5$ – как наличие различий, $R < 0,25$ – как едва различимые различия (Anderson, Walsh, 2013).

Кластеризацию исследованных водотоков НП по критерию общей численности фитопланктона проводили методом Брея-Кертиса (Bray, Curtis, 1957). Коэффициент Брея-Кертиса (K_{B-C}) рассчитывали по формуле (9):

$$K_{B-C} = \frac{2 \sum N_{min}}{N_a + N_b}, \quad (9)$$

где N_a – общая сумма количественных показателей (например, общее количество учтенных особей) первой экосистемы;

N_b – общая сумма количественных показателей второй экосистемы;

$\sum N_{min}$ – сумма наименьших значений количественных показателей (для каждого таксона, встреченного в обеих экосистемах, выбирается наименьший количественный показатель, то есть показатель только одной экосистемы. Далее такие минимальные значения всех видов суммируются). Коэффициент Брея-Кертиса позволяет учитывать не только наличие общих таксонов экосистем, но и количественные соотношения между ними.

Индекс сапробности (S) водотоков рассчитывали по методу Пантле и Букк в модификации М. Зелинки и П. Марвана (Шитиков и др., 2003) по формуле (10):

$$S = \sum n_i \times h_i \times J_i / \sum h_i \times J_i, \quad (10)$$

где h_i – численность вида;

n_i – сапробная валентность организма;

J_i – индикаторный вес.

Индексы сапробности видов-индикаторов взяты из работ С. С. Бариновой и др. (2006, 2019), Л. Г. Корневой (2015).

Определение класса и категории качества воды, а также трофического статуса водных объектов национального парка осуществляли по показателю биомассы фитопланктона (Оксиюк и др., 1993).

Полученные в ходе исследования данные были проанализированы статистическими методами с вычислением среднего арифметического для каждой выборки и стандартной ошибки. Оценка статистической значимости различий между группами проводилась с применением непараметрического U-критерия Манна-Уитни (Лакин, 1990; Пузаченко, 2004). В работе рассматриваются результаты, имеющие статистическую достоверность на уровне значимости $p \leq 0,05$. Построение графических материалов, представленных в диссертации, осуществляли с использованием программного пакета Microsoft Office Excel 2010. Обработку цифровых изображений створок диатомовых водорослей проводили с помощью программных средств Microsoft Office 2010 и Paint.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ»

3.1. Климатические условия

Национальный парк «Красноярские Столбы», находящийся в пригороде Красноярска (рисунок 2), является объектом исключительной природоохранной, эстетической и рекреационной ценности для Красноярского края и РФ. Географическое положение НП определяется координатами: 55°38' – 55°58' с. ш. и 92°20' – 93°20' в. д. (Наблюдение процессов и явлений., 2022; <https://kras-stolby.ru/>).



Рисунок 2. Карта-схема территории национального парка «Красноярские Столбы»
(<https://kras-stolby.ru/>)

Парк площадью 48 тысяч гектаров раскинулся на северо-западных отрогах Восточного Саяна у границы со Средне-Сибирским плоскогорьем. Его восточную границу образует река Базаиха с притоком ручей Веселый. С юга и запада парк окаймляют реки Мана и Большая Слизнева. С северо-востока территория НП примыкает к городской черте Красноярска.

Территория НП функционально зонирована:

- рекреационная зона – 4,8–5 %;
- зона особой охраны – 5–6 %;
- заповедная зона – ~89 %

Таким образом, основная антропогенная нагрузка сосредоточена на крайне ограниченной части территории.

Климат национального парка формируется в умеренном поясе на стыке двух значимых климатических зон: Восточно-Сибирской, ассоциируемой с «центром холода», и Западно-Сибирской, подверженной воздействию североатлантических зимних циклонов. Многолетние данные метеостанции «Столбы», расположенной непосредственно на территории НП, свидетельствуют о том, что климат темной тайги здесь отличается большей прохладой, повышенной влажностью и меньшей континентальностью по сравнению со степным климатом, характерным для района г. Красноярска. Разница в годовых температурных амплитудах составляет 33,8 °С для НП и 37,3 °С для Красноярска (Наблюдение процессов и явлений..., 2016).

Горная тайга национального парка отличается прохладным климатом: среднегодовая температура здесь составляет минус 1,2 °С, что на 2,1 °С ниже, чем в Красноярской лесостепи. Зимой здесь ощутимо холодно: январь – самый морозный месяц со среднемесячной температурой минус 17,6 °С (на 1 °С теплее, чем в Красноярске). Летом температура умеренная: в июле, самом жарком месяце, средняя температура достигает плюс 16,2 °С, что на 3,8 °С прохладнее, чем в Красноярске (Проект организации..., 2007).

В среднем за год наблюдается около 150 дней без морозов, при этом в отдельные годы это число может варьироваться от 138 до 162 дней. Первый

мороз, как правило, приходит в середине сентября, а последний – к концу мая. Однако, бывают годы, когда заморозки начинаются уже в конце августа или, наоборот, только в начале октября. Вегетационный период, характеризующийся дневной температурой воздуха не ниже 5 °С, в среднем длится около 140 дней.

Ежегодно в горно-таежном поясе парка выпадает около 690 мм осадков. Распределение осадков по сезонам следующее: зима – 31,3 %, лето – 27 %, весна – 22,7 %. Осенью выпадает наименьшее количество осадков 19 %. Устойчивый снежный покров формируется в среднем на 124 дня. Его средняя мощность составляет 94 см, а максимальная фиксируется к концу марта.

В отличие от темнохвойной тайги, климат пояса лиственно-светлохвойных лесов характеризуется более мягкими условиями. Среднегодовая температура здесь составляет минус 0,8 °С, что значительно теплее, чем в тайге. Однако континентальность выражена сильнее: годовая амплитуда температур достигает 34,8 °С, а продолжительность вегетационного периода увеличивается на 14 дней, мощность снежного покрова сокращается вдвое, а годовое количество осадков уменьшается на 25%. Интересно, что осеннее похолодание в обоих климатических поясах наступает практически одновременно (Хлебопрос и др., 2012).

Зимний сезон, длящийся около 150 дней. Весна, продолжительностью 100 дней (примерно с 15 марта по 23 июня), начинается с устойчивых оттепелей и завершается полным облиствением деревьев. Лето в горной тайге длится в среднем 60 дней (с 23 июня по 20 августа). Оно начинается после июньских похолоданий, когда устанавливается стабильная погода без резких перепадов температур: днем в среднем 22 °С, ночью 12 °С. Это самое жаркое время года с максимальным количеством осадков. Заморозки на почве в долинах таежных водотоков – редкое исключение. Осень, продолжающаяся 61 день (с 20 августа по 20 октября), характеризуется появлением первых желтых прядей в листве берез и заканчивается установлением снежного покрова (Наблюдение процессов и явлений..., 2015, 2016).

На развитие фитопланктона оказывают влияние различные климатические условия: температура воздуха и воды, количество атмосферных осадков, скорость течения и др. (Wetz, Paerl, 2008; Абакумов, Израильский, 2012; Hinder et al., 2012; Mikaelyan et al., 2015; Шаров, 2021).

Скорость течения в реках и ручьях НП колеблется в широких пределах, минимальная скорость течения (0,14–0,63 м/с) зафиксирована в летнюю межень, пределы колебания максимальной скорости более широкие (0,60–1,77 м/с) (таблица 1).

Таблица 1. Некоторые гидрологические характеристики мониторинговых водотоков НП в августе 2021–2024 гг.
(Тропина, Ерунова, 2023, с изменениями и дополнениями)

Водоток	Скорость течения, м/с			Температура воды, °С			Содержание взвешенных частиц, г/м ³		
	min	max	Хср.	min	max	Хср.	min	max	Хср.
Берлы	0,29	1,77	0,66	7,25	10,83	9,95	10,60	41,00	22,98
Маслянка	0,46	0,99	0,67	4,74	11,50	7,88	22,01	70,00	41,19
Бол. Индей	0,63	1,43	0,88	7,96	13,17	10,66	13,85	42,00	21,41
Весёлый	0,21	0,60	0,35	7,46	11,77	9,94	15,03	58,13	33,10
Бол. Инжул	0,24	0,62	0,46	6,86	11,40	9,69	13,12	47,00	23,18
Намурт	0,14	0,83	0,38	9,82	11,86	10,82	7,90	20,90	14,10
Сынжул	0,33	0,68	0,54	6,69	9,50	8,55	6,56	29,30	16,72
Калтат	0,20	0,68	0,43	6,95	13,19	11,63	5,27	17,40	10,02
Лалетина	0,26	0,60	0,44	5,21	11,23	9,49	2,81	25,00	11,02
Бол. Слизнева	0,36	0,95	0,57	6,49	11,38	9,20	5,24	86,78	26,45

В период исследований температура воздуха варьировалась следующим образом: летом – от 17 до 25 °С, весной – от 4 до 14 °С, осенью – от минус 1 до плюс 2 °С. Температура воды в реках и ручьях демонстрировала более значительные колебания. Летом в ручьях она составляла от 8,10 до 9,88 °С в самых холодных (Маслянка, Сынжул) и от 13,80 до 14,92 °С в самых теплых (Кривопохвальный, Средний Индей, Князева). В реках температура воды колебалась в пределах от 10,20 °С (Большая Слизнева, Калтат) до 22,92 °С (Мана, Базаиха). Весной в ручьях от минус 0,2 °С (ручей Веселый) до 2,89 °С (ручей

Маслянка), в то время как в реках температура воды колебалась от 0,75 (р. Большая Слизнева) до 6,52 °С (р. Мана).

В 2021 г. на территории г. Красноярска регистрировалась холодная зима. Температура воздуха в зимний период была выше среднемноголетних значений (рисунок 3).

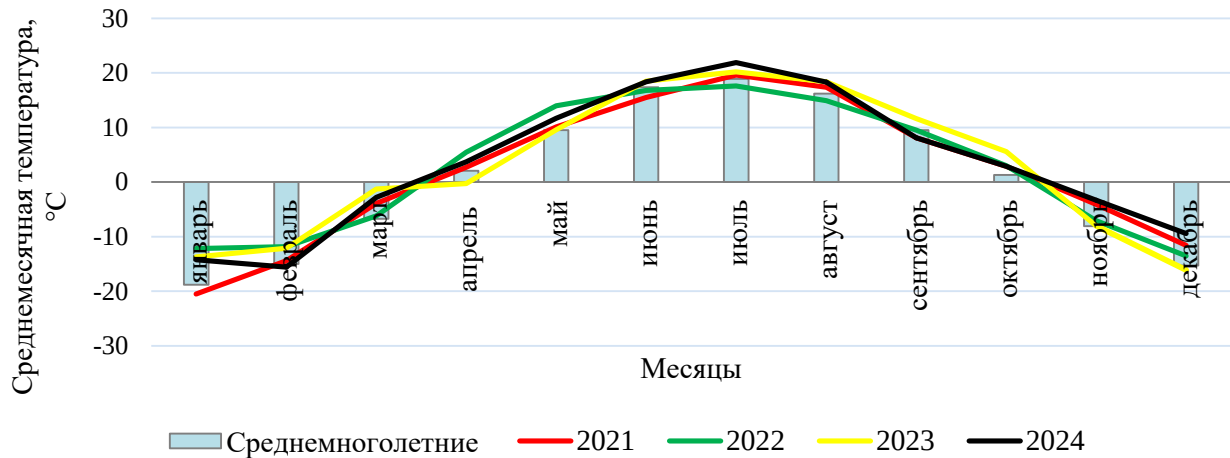


Рисунок 3. Межгодовые колебания температуры воздуха, г. Красноярск, 2021–2024 гг. (<http://www.pogodaiklimat.ru/>)

Количество осадков было выше среднемноголетних данных, обеспечивая запас воды в период весеннего половодья (рисунок 4).

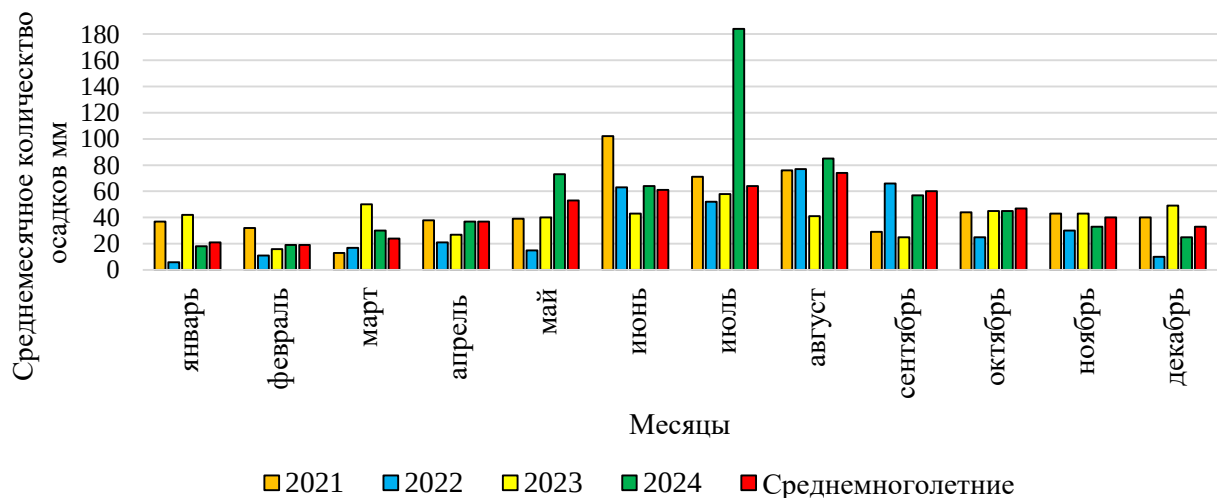


Рисунок 4. Межгодовые колебания осадков, г. Красноярск, 2021–2024 гг. (<http://www.pogodaiklimat.ru/>)

Конец зимнего периода, сопровождавшийся обильными снегопадами, и затяжная холодная весна в 2021 г. сдвинули сроки прохождения весеннего паводка на первую декаду мая, который проходил крайне неравномерно по территории НП.

Весенний сезон характеризовался температурой и количеством осадков ниже среднемноголетних. Во время исследований, проводимых летом 2021 года, наблюдалась теплая погода. Среднемесячная температура в августе 2021 г. была выше, чем в 2022 г.

Зима 2022 г. сопровождалась теплой погодой с оттепелями. Среднемесячная температура воздуха и количество осадков было ниже нормы. В силу специфического сочетания метеорологических условий 2022 г. характеризуется в гидрологическом плане как наиболее маловодный за 7 лет непрерывных наблюдений в НП.

Маломощный снежный покров и крайне нестабильные условия весеннего периода привели к постепенному, но раннему сходу снега на территории парка. В результате период весеннего половодья на водотоках прошел в сокращенные сроки и не сопровождался выраженным паводком. Уже к концу первой декады июня даже на крупных водотоках половодье полностью завершилось.

Отсутствие нормального накопления влаги в почво-грунтах в весенний период и последующие засушливые условия первой половины лета 2022 года спровоцировали явление почвенной засухи, что привело к экстремально низкому уровню водного наполнения водотоков в фазу летней межени. И лишь осадки во второй половине августа восстановили уровень воды до среднемноголетних значений. На протяжении лета наблюдается температура ниже нормы и колебания осадков около нормы (см. рисунки 3, 4).

В Красноярске зимний период 2023 г. зафиксировал температурные показатели, превышающие среднемноголетние значения, а также повышенное количество выпавших осадков. В противоположность этому, весенние месяцы в указанном городе продемонстрировали отклонение температуры воздуха в

сторону более низких отметок. Особенно выделялись март и апрель, когда наблюдалось существенное превышение нормы по количеству осадков.

В летний период в г. Красноярск наблюдалось превышение средних температур, достигших отметки в 16,8 °С. Аномальная жара, установившаяся в начале летнего сезона 2023 г. и сопровождавшаяся недостатком дождей, неблагоприятно повлияла на развитие фитопланктонных организмов.

Зимний сезон 2024 г. отличался изменчивостью погодных условий с резкими перепадами температурного режима. Январь характеризовался низкими температурами, обильными снегопадами и сильными метелями, в то время как февраль был отмечен умеренно морозной погодой. Средние месячные показатели температуры воздуха в указанный период соответствовали норме или были ниже стандартных значений.

Весенний и летний сезоны 2024 г. запомнились необычно высокими температурами (превышающими многолетние средние показатели) и значительным объемом осадков в марте, июле и августе. Наибольшее среднемесячное количество выпавших осадков было зарегистрировано в июне – 184 мм.

Таким образом, в сравнительном аспекте на период отбора проб температура воздуха в весенний период 2022 и 2023 гг., летний период 2021, 2023 и 2024 гг. и осенний период 2022 и 2023 гг. была выше среднемноголетних значений. В весенний и осенний периоды 2022 г. наблюдался аномально низкий уровень выпадения осадков, в то время как 2024 г. характеризуется рекордным объемом дождей, что оказало влияние на динамику развития фитопланктона.

3.2. Геологическое строение и рельеф

Геологический разрез территории НП характеризуется наличием осадочных и вулканических толщ, возраст которых простирается от кембрия (около 570 млн

лет назад) до каменноугольного периода. Эти формации были нарушены многочисленными интрузиями и перекрыты рыхлыми мезозойскими и кайнозойскими отложениями (<https://kras-stolby.ru/>).

Докембрийские породы, достигающие мощности более 6 км, включают базальты, порфириты, известняки, а также разнообразные сланцы и песчаники.

В кембрийский период на мелководном морском дне накапливались известняковые и доломитовые осадки, сохранившие остатки водорослей и древнейших простейших организмов. Эти породы можно увидеть в береговых обрывах р. Базаихи.

К концу силура началось горообразование, приведшее к постепенному разрушению горной страны Палеосаян. Бурная вулканическая активность девона сопровождалась внедрением интрузий кислого и щелочного состава, включая кварцевые сиениты Столбовского массива. По новейшим данным, его возраст относится к среднедевонскому периоду (Наблюдение процессов и явлений..., 1988).

После завершения извержений вулканов продолжалось разрушение горного массива и формирование красноцветных отложений, состоящих преимущественно из песчаников, конгломератов и алевролитов. Впоследствии, ближе к окончанию каменноугольного периода, горная местность превратилась в пенеппен. С тех пор в области Столбов установился континентальный тип климата. В юрский период в данной обстановке сформировались угленосные залежи, включая Канско-Ачинский бассейн бурого угля.

В окрестностях национального парка бурый уголь остался лишь в отдельных тектонических блоках (<https://museum.krasfond.ru/>).

На протяжении всего кайнозоя, вплоть до наших дней, наблюдается современный этап воздымания и фрагментации рельефа. Начало этого процесса датируется примерно 30–35 млн лет назад. За этот период древняя, выровненная поверхность, которая в районе заповедника поднялась до высот 700–900 метров над уровнем моря, была сильно изрезана правыми притоками реки Енисей (такими как Мана, Базаиха, Большая Слизнева и другие). Подъем территории

происходил не равномерно, а скачками, о чем свидетельствуют отчетливо различимые террасы вдоль р. Енисея (Наблюдение процессов и явлений..., 2016).

Самыми стойкими к разрушительному воздействию внешней среды являются гранитные и кварцево-сиенитовые породы. Именно они со временем сформировали основные возвышенности заповедной зоны: Кайдынский хребет, гору Абатак и Столбинское нагорье. На территории последнего, первоначально сплошной массив разделился на серию останцев, созданных выветриванием. Эти причудливые скалы-столбы являются обособленными, наиболее крепкими интрузивными образованиями (<https://kras-stolby.ru/>).

3.3. Гидрография водотоков

Национальный парк представляет собой горную территорию с хорошо развитой гидрографической сетью ($0,63 \text{ км/км}^2$) на северо-западной оконечности Восточного Саяна (см. рисунок 1). Большая часть его административных границ проходит по рекам Мана, Базаиха и Большая Слизнева и ручьям Веселый, Берлы, Кандалак. Все водотоки парка группируются в четыре различных по площади водосборных бассейна: р. Енисей ($21,3 \text{ км}^2$) и его правобережных притоков – рек Маны ($135,1 \text{ км}^2$), Базаихи ($259,2 \text{ км}^2$) и Большой Слизневой ($56,7 \text{ км}^2$) (Государственный водный кадастр, 1985; Проект организации..., 2007). Гидрографические характеристики водных объектов НП весьма различны, в таблице 2 представлена более современная классификация исследуемых водотоков НП, разработанная ведущим научным сотрудником Е. Ф. Тропиной.

Река Мана – крупный правобережный приток Енисея, впадающий в него в 12 км ниже плотины Красноярской ГЭС. Общая протяженность реки 475 км, площадь водосборного бассейна 9320 км^2 , падение русла от истоков до устья – около 1280 м. На участке нижнего течения в 245 км падение русла примерно 90 см/км, ширина местами достигает 150 м (Запекина-Дулькейт, 1972).

Таблица 2. Разделение водотоков по длине основного русла с указанием площади водосборных бассейнов (для наиболее крупных водотоков НП)

Тип водного объекта	Градации по длине основного русла, км	Водоток (длина основного русла, км)	Площадь водосбора, км ²
Крупные реки	475	Мана	9320,00
	128	Базаиха	994,00
Средние реки	> 20	Калтат (22)	55,79*
		Большая Слизнева (20,8)	111,38*
Большие ручьи	9-20	Большой Инжул (13,2)	67,76
		Большой Индей (12,0)	45,43
		Намурт (9)	32,50
Средние ручьи	4-9	Весёлый (7,5)	19,49
		Средний Индей (6,5)	16,70
		Сынжул (5,6)	15,87
		Лалетина (5,5)	12,40
		Сарала (5,3)	9,00
		Моховой (5,2)	9,30
		Снежная (4,7)	-
		Берлы (4,2)	7,51
Малые ручьи и родники	< 4	Выносная (3,7)	-
		Маслянка (3,2)	7,73
		Кривопохвальный (2,7)	-
		Князева (2,5)	-
		Хайдынка (2,2)	-
		Бабский Калтат (1,8)	-
		Столбовский Калтат (3,0)	-
		Беркутовский (1,4)	-
		Нелидовский (1,3)	-
		Родник (0,5)	-

*Указана площадь водосборного бассейна в границах нац. парка, устьевые части данных водных объектов выходят за пределы ООПТ. Для пограничных ручьев Весёлый и Берлы указана полная площадь водосборного бассейна, включая часть за пределами границ нац. парка, т.к. створы находятся в устьевых частях этих водотоков.

Скорость речного потока, в зависимости от уровня, на 44 км от устья в конце зимы составляет около 1,4 км/ч, а в мае в пик паводка достигает до 7,7–7,9 км/ч (указанные скорости не являются экстремальными). Средняя глубина Маны варьируется от 68 до 145 сантиметров. Наибольшая глубина достигает 3,5–4 м, в то время как в период мелководья на перекатах она составляет 0,4–0,8 м, а в углублениях 2–3,5 м. Согласно данным гидрометеорологической станции в поселке Манский, среднемесячный объем воды, протекающей по реке, равен

приблизительно $100 \text{ м}^3/\text{с}$ при этом показатель значительно меняется в зависимости от времени года. Самый малый сток воды можно наблюдать в марте, когда он составляет около $32 \text{ м}^3/\text{с}$, а самый большой – в мае, когда он может достигать $230 \text{ м}^3/\text{с}$. Вода в реке отличается высокой прозрачностью, что позволяет видеть дно. Гидрологические особенности Маны свидетельствуют об ее ярко выраженном горном характере (рисунок 5).



Рисунок 5. Река Мана на территории национального парка
«Красноярские Столбы» (фото автора)

Река Мана на протяжении 35 км своего нижнего течения (от 50 до 85 км от устья) с 1946 г. является границей НП. В 1956–1960 гг. научными сотрудниками заповедника Ю. И. Запекиной-Дулькейт и Г. Д. Дулькейтом (1961) впервые были выполнены комплексные исследования водных объектов заповедной территории. На отрезке р. Маны от пос. Береть до окончания заповедной территории в устье ручья Кандалак (44,5 км русла) пойма разработана слабо: выделяется около 20 островов, 10 заливов-курий и 1 озеро-старица (рисунок 6). Ширина поймы в большинстве случаев слабо превышает ширину реки (до 200 м), меандры в пределах поймы совершенно отсутствуют. Речное дно каменисто и очень плотно. Озеро-старица расположена в районе бывшего кордона Маслянка, на высокой пойме в 12 м от берега реки, длина его примерно 35–40 м, ширина в верхней части около 8 м с постепенным сужением к нижней части (по форме похоже на вытянутую ассиметричную каплю).



Рисунок 6. Озеро-старица, расположенное на р. Мана (фото автора)

Питание старицы происходит исключительно за счет наполнения атмосферными осадками и высокого подпора грунтовых вод, дно сильно заилено. Поступления паводковых вод из основного русла не происходит, т. к. данный участок долины вышел из зоны поемности.

Замерзание реки обычно начинается в начале ноября. Толщина ледяного покрова непостоянна и варьируется от 16 до 115 см, что зависит от конкретного места на реке и времени года. В период формирования ледяной каши и подводного льда, с первых чисел ноября и вплоть до полного замерзания, отмечается такое явление, как «зажор». Смещение ледяных масс может начинаться в третьей декаде апреля, однако иногда ледоход откладывается до 10 мая. Льдины быстро разрушаются, дробятся и недолго задерживаются у берегов.

До вскрытия реки, водная среда сохраняет околонулевую температуру. Последующее повышение температуры воды происходит крайне неравномерно. Пик средних температур приходится на июль, достигая плюс 17 °С, а в отдельные периоды и плюс 25 °С. Наблюдаются значительные колебания температуры воды в течение суток, обусловленные изменениями погоды, уровня воды и временем суток. Летняя амплитуда суточных колебаний может достигать 10 °С.

С 50-х годов XX века в среднем и нижнем течении Маны велись промышленные лесозаготовки, и вплоть до 1991 г. по реке осуществлялся молевой сплав древесины. В верховье реки с 40-х годов XX до начала XXI века

велась промышленная добыча золота. По берегам Маны располагается большое количество населенных пунктов. В наши дни река подвергается осязаемому рекреационному воздействию, особенно летом, когда по ней организуются туристические сплавы. Помимо этого, район устья Маны находится в пределах жилой зоны (пос. Усть-Мана), где недостаточно контролируется сброс хозяйственно-бытовых стоков и в теплый сезон местные жители стихийно отдыхают (Река Мана, 2025).

В момент начала таяния льда в реке видимость в воде очень низкая (всего 5–6 см), но со временем она увеличивается и к окончанию ледохода достигает 40–50 см. В период активной транспортировки леса по реке (до 1985 г.) прозрачность сильно падала и оставалась на отметке 12–15 см. После прекращения сплава леса, к октябрю, вода становилась максимально чистой – можно было видеть дно реки на глубине 330–350 см. Вода отличается мягкостью, у нее нет ни вкуса, ни запаха (Запекина-Дулькейт, 1972; Тропина, 2022).

Анализ гидрохимических показателей выявил, что в р. Мана наиболее часто встречаются превышения концентраций железа, алюминия, меди, цинка и марганца, обусловленные региональным гидрохимическим фоном (Пономарева, 2013; Бадмаева, Соколова, 2017). В 2022 г. был отмечен единичный случай критического загрязнения цинком, превышающий допустимую концентрацию в 144,8 раза. Впоследствии, в 2023 и 2024 гг., наблюдалось значительное превышение содержания меди, достигающее 28,3 и 27,2 ПДК соответственно. Кроме того, в речной воде были обнаружены пестициды группы ГХЦГ (Государственный доклад, 2023, 2024, 2025).

Для анализа фитопланктона р. Мана были отобраны пробы из четырех различных мест. Две из этих точек – устье и пос. Береть – находятся под влиянием активной рекреационной деятельности. Остальные две, кордоны Берлы и Кандалак, напротив, характеризуются значительно меньшей степенью рекреационной нагрузки.

Река Базаиха формирует северо-восточную границу парка, простираясь от 60-го до 8-го километра, считая от устья. Речная долина состоит из рыхлых

осадочных пород значительной толщины. Эти отложения непрерывно подвергаются эрозии из-за извилистого русла, что приводит к возникновению множества островков, полузатопленных территорий, заводей, небольших каналов и заболоченных рукавов. Протяженность реки составляет приблизительно 130 км. Ширина ее поймы варьирует в пределах от 40 до 250 м, при этом сама река имеет ширину от 12 до 32 м. Скорость потока воды меняется от 2,3 до 3,9 км/ч, увеличиваясь до 5 км/ч во время половодья. Глубина реки в основном незначительна и колеблется от 15 до 40 сантиметров, однако в отдельных углублениях может достигать 1,5–2,0 м. Среднегодовой расход воды меняется от 80 м³/с в мае до 1,8 м³/с в феврале. В летний период расход воды в районе устья ручья Намурт колеблется в пределах от 1,5 до 10 м³/с. Расход воды в устье Базаихи в 18–20 раз меньше расхода воды в устье Маны. Базаиха также активно использовалась для сплава древесины при лесозаготовках, при этом на реке регулярно проводили спрямление русла и формировали искусственные плотины для накопления необходимого объема воды при сплаве (Запекина-Дулькейт, 1972; Тропина, 2022).

До 1966 года река использовалась для транспортировки древесины в виде сплава. В пределах 130-километрового отрезка, предназначенного для сплава, было установлено 20 гидротехнических сооружений. Во время проведения сплавных работ, эти плотины могли открываться до 5 раз в течение суток, сбрасывая воду. Мощный поток воды подхватывал бревна и разносил их по всей речной долине, что приводило к их скоплению и формированию новых участков береговой линии. Ежегодный объем древесины, сплавляемой по реке, достигал примерно 100 тыс. м², при этом около 5% терялось и оседало на дне, превращаясь в топляк (Наблюдение процессов и явлений..., 1988).

В период паводка река течет, неся мутную, переполненную растительными остатками и поднятым со дна грунтом воду (рисунок 7). По завершении половодья вода становится прозрачной, дно хорошо видно. Вода в реке имеет среднюю жесткость, лишена запаха и посторонних привкусов. В верховьях реки ледовые процессы начинаются в последние дни октября. К середине ноября по

всему течению устанавливается сплошной ледяной покров, который постепенно становится толще. Обычно, с приходом ноябрьских холодов, река замерзает без образования заторов. Наибольшей толщины лед достигает к концу февраля. В некоторых местах на протяжении всей зимы можно наблюдать открытые участки воды. Из-за промерзания небольших участков реки и небольшого оседания льда формируются наледи.



Рисунок 7. Река Базаиха на территории национального парка «Красноярские Столбы» (фото автора)

Ледяной покров на реке имеет непостоянную толщину, варьирующуюся в пределах от 15 до 70 сантиметров. В отдельных зонах, к моменту наступления марта, этот показатель может увеличиваться до 80 сантиметров. Периоды замерзания и освобождения реки ото льда соответствуют аналогичным фазам, наблюдаемым на реке Мана. Максимальное среднемесячное значение температуры воды в реке Базаиха фиксируется в июле и составляет плюс 14,8 °С. Минимальная среднемесячная температура воды наблюдается в октябре, достигая плюс 0,2 °С.

Согласно данным гидрохимического мониторинга, основными загрязняющими веществами воды р. Базаиха являются алюминий, цинк, фенолы летучие, медь. Эти компоненты являются постоянными на участке реки, расположенном выше городской агломерации и, скорее всего, обусловлены

гидрохимическими условиями водосбора и могут считаться фоновыми (Шпет, Спицына, 2021).

В 2022 г. наблюдалось превышение нормативов качества БПК₅ (в 2 раза), фенолов летучих (в 1,2 раза) и меди (1,04 раза), 2023 г. – железа общего (в 3 раза), фенолов летучих (в 1,4 раза) и медь (1,2 раза), 2024 г. – БПК₅ (в 1,4 раза), фенолы летучие (в 1,7 раза), меди (3,9 раза) и алюминия (в 1,1 раза) (Государственный доклад, 2023, 2024, 2025).

В устьевой части реки (нижние 7 км русла) в водоохраной зоне размещен большой частный сектор (с крупными банными комплексами, гостиницами для животных и т.д.) и частично городская застройка, которые оказывают существенное воздействие на экологическое состояние водотока за счет поступления хозяйственно-бытовых и ливневых стоков.

Пробы фитопланктона р. Базаиха были отобраны в 2 точках: устье, которое подвержено рекреационной нагрузке, и кордон Долгуша.

Река Большая Слизнева протекает по западной границе заповедника и впадает в Енисей в 15 км выше г. Красноярска. Большая часть течения реки, включая ее исток, расположена на территории НП, только устье находится за его пределами. Река протекает по обширной и избыточно увлажненной низменности, полностью занятой густой темнохвойной тайгой. Протяженность реки составляет приблизительно 27 км, а территория водосборного бассейна охватывает 110 км². Ширина речного ложа варьируется от 2 до 3 м, в отдельных зонах расширяясь до 6 метров, при этом глубина достигает 1 м.

Речное русло, характеризующееся отвесными склонами долины, имеет каменистое дно. На участках с быстрым течением преобладает галечник, в то время как в спокойных заводях наблюдается илисто-песчаный грунт (рисунок 8). Значительное количество родников и небольших притоков, существенное затенение поверхности воды, образование толстых наледей и продолжительное промерзание грунта приводят к тому, что речная вода имеет низкую температуру. В летний период температура воды на большей части реки не поднимается выше

плюс 8 °С. Снежный покров в долине реки значительный и достигает к концу зимы 80–90 см. Ледоход не выражен (Наблюдение процессов и явлений..., 2023).



Рисунок 8. Река Большая Слизнева (фото автора)

Река Калтат, являющаяся основным левым притоком р. Базаихи, характеризуется, так же, как и другие реки НП, горным типом течения. Средняя скорость водного потока составляет 0,43 м/с. Общая протяженность реки – 22 км, при этом ширина русла колеблется от 1,5 до 2,0 м. В отдельных местах глубина может достигать 1 м. Площадь водосборного бассейна реки Калтат составляет 55,79 км².

Река выделяется развитой сетью притоков, превосходящих по водосборной площади другие местные водотоки. Калтат разделяется на два рукава: Сухой Калтат, расположенный в пределах Столбовского нагорья, и Мокрый Калтат. В районе истока реки наблюдается заболоченность местности. Температура воды достигает в июле 13–19 °С, а зимой 1–2 °С (Наблюдение процессов и явлений..., 2023). Дно русла Калтата преимущественно каменистое (рисунок 9).

Отбор проб фитопланктона из рек Калтат и Большая Слизнева производился на территории национального парка, в пределах его особо охраняемых участков.

Таким образом, реки на территории НП обладают ярко выраженными признаками горных рек. Расположение речных долин обусловлено геологическими факторами, включая направление простирания горных пород, ориентацию тектонических разломов и линии геологических контактов.



Рисунок 9. Русло р. Калтат (фото автора)

Характерные черты долинных склонов определяются устойчивостью слагающих их горных пород. В местах глубокого вреза рек в вулканические формации, представленные известняками, доломитами и сиенитами, наблюдаются узкие долины с крутыми, иногда вертикальными склонами, образующие типичные ущелья, местами приобретающие каньонообразный вид. В областях, где реки прокладывают свой путь через известняково-песчаниково-сланцевые отложения докембрийского возраста, склоны долин имеют более сглаженные очертания.

Большие и средние ручьи. К этой группе относятся один правый приток Енисея (ручей Лалетина), пять притоков Маны, и четыре притока Базаихи (см. таблицу 2). Ручьи в пределах НП характеризуются средней протяженностью около 10 километров. Перепад высот между началом и концом русла варьируется в пределах 30–60 м, составляя в среднем 45 м. Большое падение и существенный объем воды приводят к повышенной извилистости русла больших ручьев (Проект организации и ведения..., 2007).

Дно крупных ручьев сложено из камней или песчано-илистых отложений. Глубина может достигать 0,5 м, а ширина – до 0,4 м. Русла характеризуются высокой степенью захламленности, местами образуются крупные заторы из древесных остатков (рисунок 10).



Рисунок 10. Русло ручьев Большой Индей и Большой Инжул (фото автора)

В низовьях ряда крупных водотоков, таких как Большой Индей и Намурт, можно наблюдать сформировавшиеся речные долины, представляющие собой в разной степени обводненные луговые территории. В зимний период эти ручьи подвержены полному промерзанию, что влечет за собой формирование обширных ледяных массивов, достигающих значительных размеров. Данные наледи покрывают всю пойму вместе с произрастающей в ней растительностью слоем льда, толщина которого варьируется от одного до полутора метров. Полное исчезновение этих ледяных образований происходит лишь к концу первого летнего месяца.

Температура воды зимой не превышает 2°C , летом температура воды колеблется в пределах $6\text{--}9^{\circ}\text{C}$, достигая изредка 10°C . Как правило, ручьи имеют наружный сток, даже в засушливое лето. Камни в воде местами покрыты шапками водяного мха.

В пределах национального парка наиболее распространены небольшие водотоки, представленные **мелкими ручьями**. Их средняя протяженность достигает приблизительно 2 км. Ширина этих ручьев варьируется в значительных пределах, начинаясь от нескольких сантиметров и достигая 2–3 м. Глубина малых ручьев незначительна, поскольку их русла пролегают среди каменистых участков

и древесных завалов. Лишь в редких случаях встречаются углубления, глубина которых может превышать 30 см (рисунок 11).



Рисунок 11. Русло ручьев Кривопохвальный и Маслянка (фото автора)

Малые ручьи имеют большое падение от истока до устья, которое варьирует от 70 до 180 м/км. Высота их над уровнем моря лежит в пределах 130–700 м (Наблюдение процессов и явлений.., 2016).

В рамках исследований на территории НП были отобраны пробы фитопланктона из ручьев, расположенных в особо охраняемой зоне. Все отобранные пробы, за исключением тех, что взяты из ручья Лалетина, не подвергаются антропогенному воздействию, связанному с рекреационной деятельностью. Ручей Лалетина протекает по маршрутам экологических троп, открытых для посещения посетителями НП.

Таким образом, выраженный горный рельеф местности и плотная гидрографическая сеть способствуют эффективному дренированию территории национального парка. Примечательной чертой водных объектов НП является их проточный характер и взаимосвязанность, формирующие единую систему водотоков.

3.4. Гидрохимия водотоков

Химический состав поверхностных вод подвержен воздействию целого ряда факторов, включая климатические условия, геоморфологию местности, особенности почвенного и геологического строения территории, а также осуществляемые гидромелиоративные работы. В природной водной среде постоянно присутствуют минеральные соли, преимущественно в форме ионов, молекул и комплексных соединений. Кроме того, органические вещества представлены как молекулярными соединениями, так и в коллоидном состоянии, а газы находятся в виде молекул и гидратированных форм. Жизнедеятельность гидробионтов, в частности фитопланктона, оказывает существенное влияние на гидрохимические характеристики воды, изменяя ее свойства и, следовательно, влияя на качество поверхностных вод. Этот биологический фактор следует учитывать при оценке состояния водных ресурсов и разработке природоохранных мероприятий (Алекин, 1970; Константинов, 1986; Jeppesen et al., 2011).

Уровень pH водной среды является одним из ключевых параметров, определяющих ее качество. От данного показателя напрямую зависят процессы роста и функционирования гидробионтов, стабильность различных форм перемещения элементов в водной среде, а также степень токсичного воздействия загрязняющих компонентов. Водородный показатель, отражающий концентрацию свободных ионов водорода в воде, имеет первостепенное значение для протекания химических и биологических реакций, характерных для природных водных объектов (Гусева и др., 2000). За исследуемый период активная реакция водной среды в водотоках НП колебалась от слабокислой (pH = 5,73, Родник) до слабощелочной (pH = 8,62, р. Мана) (см. Приложение А).

Удельная электропроводность (УЭП) служит приблизительным показателем суммарной концентрации электролитов, главным образом неорганических. Значение электропроводности характеризует буферную емкость раствора, чем выше концентрация сильных электролитов в растворе, тем выше буферная

емкость раствора, т.н. его способность сопротивляться внешним воздействиям (Румянцев, Игнатьева, 2006). Поверхностные воды исследованных водотоков имеют низкую электропроводность от 0,063 до 0,409 мСм/см, следовательно, они более уязвимы к внешним воздействиям и даже незначительное увеличение внешней нагрузки может привести к значительным изменениям в экосистеме водотока.

Основные факторы, ограничивающие развитие фитопланктона в природе – это содержание соединений азота и фосфора (Гусева и др., 2000, Lewis, Wurtsbaugh, 2008; Алимов и др., 2009; Безматерных, 2009; Gao et al., 2015; Бульон, 2016).

В водотоках НП азот присутствует в виде нитритов NO_2^- , нитратов NO_3^- и катионов аммония NH_4^+ . Азотсодержащие органические соединения находятся в воде во взвешенном и растворенном состоянии. Нитриты – неустойчивые компоненты природных вод. Повышенное содержание нитритов указывает на неблагоприятное состояние водоема (Алекин, 1970; Никаноров, 2008; Топалова, 2017). ПДК NO_2^- 0,08 мг/л. За период исследования повышенного содержания нитритов в водотоках НП не наблюдалось, а значения колебались от 0,0006 до 0,061 мг/л. Следует отметить, что летом в 2023 и 2024 гг. в исследуемых водотоках нитриты в воде не были обнаружены (см. Приложение А).

Нитраты образуются в природной воде в результате нитрификации аммиака и аммонийных ионов через промежуточное образование нитритов (Химия природных и промышленных вод, 2013). Повышенное содержание нитратов указывает на ухудшения санитарного состояния водоема (ПДК в NO_3^- – составляет 40 мг/л). Содержание нитратов в водотоках НП в 2021–2024 гг. колебалось в широких пределах: от 0,7 до 25,2 мг/л. (в среднем 3,4 мг/л).

Повышенное содержание аммонийного азота (NH_4^+) указывает на ухудшение санитарного состояния водного объекта. Превышений ПДК_{рх} (0,4 мг/л) по аммонийному азоту в водотоках НП зафиксировано не было (см. Приложение А).

Концентрация общего растворенного фосфора (в минеральных и органических соединениях) зависит от процессов выветривания почв, скорости распада органических веществ, гидробиологических процессов и др. В природной воде ПДК фосфатов не должна превышать 0,05 мг/л (Алекин, 1970; Привезенцев, 2008). Незначительные превышения норматива ПДК исследуемых водотоков НП были выявлены весной 2022 г. в ручьях Маслянка и Большой Индей (1,22 и 1,20 ПДК соответственно), летом 2022 г. в р. Калтат (1,48 ПДК), весной 2023 и 2024 гг. в ручье Лалетина (1,1 ПДК и 1,3 ПДК), летом 2024 г. в ручьях Маслянка и Веселый (1,94 и 1,06 ПДК).

Сульфат-ионы являются главными анионами и присутствуют практически во всех природных водах. Значительные количества сульфатов поступают в природные воды за счет окисления веществ растительного и животного происхождения. В речных водах и в воде пресных озер концентрация сульфат-ионов колеблется от 5 до 60 мг/л, ПДК в SO_4^{2-} в воде составляет 500 мг/л. (Химия природных и промышленных вод, 2013). Содержание сульфат-ионов в поверхностных водах водотоков НП в исследуемый период колебалось от 3,6 до 60 мг/л, что связано с сезонными колебаниями и обычно соответствует изменениям минерализации воды.

Таким образом, гидрохимические показатели исследованных водотоков НП удовлетворяют требованиям для водных объектов хозяйственно-питьевого и рыбохозяйственного водопользования, но имеются превышения содержания фосфатов в некоторых водотоках.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ»

4.1. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона

За время исследований в фитопланктонных сообществах водных объектов НП было выявлено 290 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) водорослей, включая номенклатурный ранг вида, из 7 отделов, в том числе: Cyanoprokaryota – 8, Chrysophyta – 6, Dinophyta – 1, Euglenophyta – 15, Bacillariophyta – 204, Chlorophyta – 50, Charophyta – 6 (таблица 3, Приложение Б).

Таблица 3. Таксономическая структура фитопланктона водных объектов
НП «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг. (Эйхвальд, Баженова, 2022а, 2023а,
2023б; Баженова и др., 2025а, с изм. и доп.)

Отдел	Класс	Количество				
		порядков	семейств	родов	видов	ВВТ
Cyanoprokaryota	Cyanophyceae	4	6	7	8	8
Chrysophyta	Chrysophyceae	1	2	4	6	6
Dinophyta	Dinophyceae	1	1	1	1	1
Euglenophyta	Euglenophyceae	1	2	5	15	15
Bacillariophyta	Coscinodiscaceae	2	2	2	6	6
	Mediophyceae	2	2	5	8	8
	Bacillariophyceae	11	24	51	186	190
Chlorophyta	Chlorophyceae	3	16	21	34	34
	Trebouxiophyceae	2	3	12	14	15
	Ulvophyceae	1	1	1	1	1
Charophyta	Conjugatophyceae	1	2	2	4	4
	Klebsormidiophyceae	1	1	1	1	1
	Zygnematophyceae	1	1	1	1	1
Всего		31	63	113	284	290

Основу видового богатства фитопланктона формируют диатомовые водоросли, составляющие более 70 % от общего числа идентифицированных ВВТ. Во всех исследованных водных объектах доля диатомовых водорослей варьирует в узком диапазоне (62,90–78,05 %), достигая максимальных значений в реках Калтат (78,05 %) и Большая Слизнева (72,73 %) (рисунок 12).

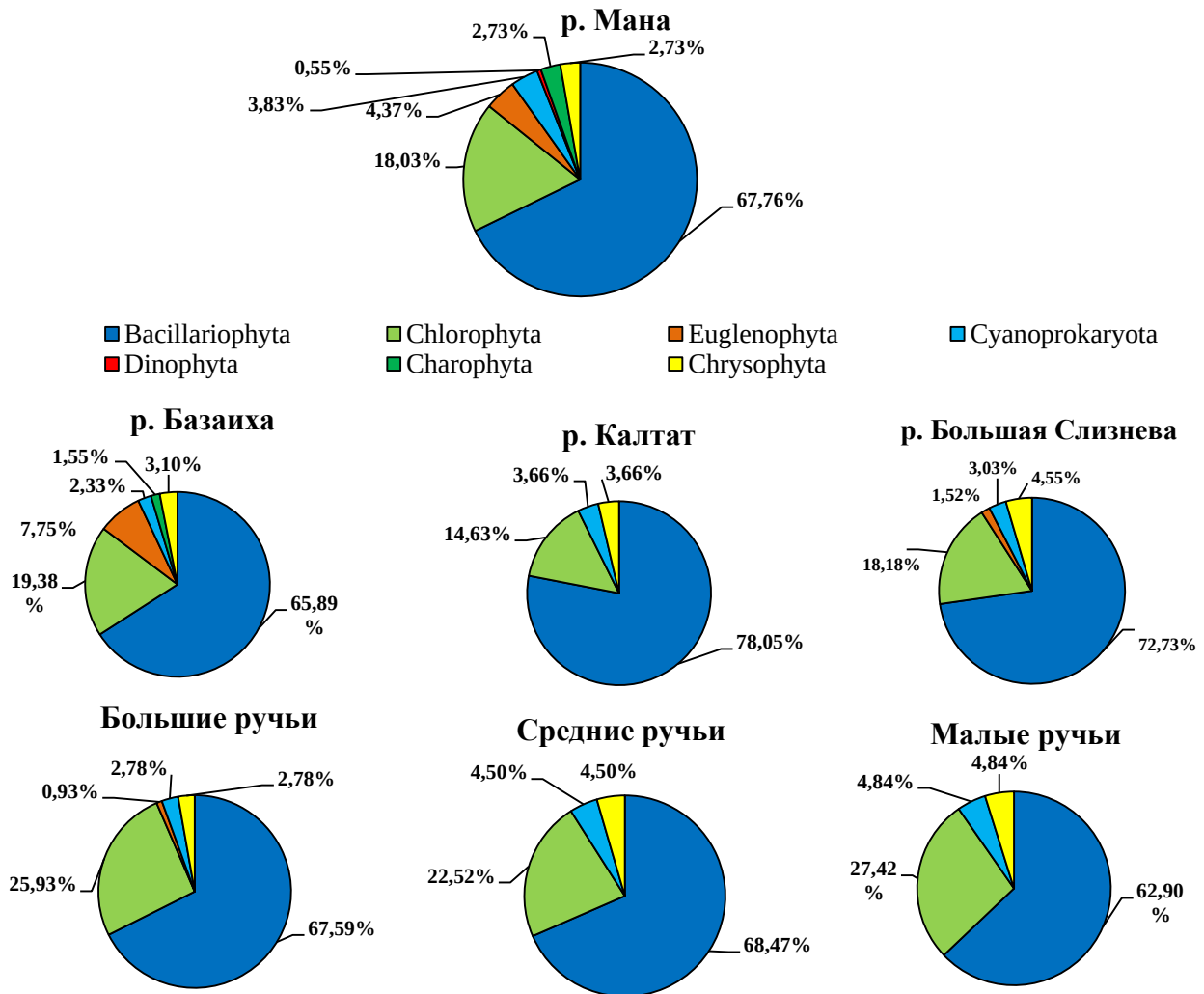


Рисунок 12. Таксономическая структура фитопланктона водных объектов НП «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Остальные отделы водорослей играют подчиненную роль в таксономической структуре фитопланктона. Преобладание диатомей в альгофлоре горных водотоков является их характерной чертой и отмечено

многими исследователями в различных физико-географических зонах (Музафаров, 1958; Коган, 1972, 1973; Сафонова, 1981; Чекрыжева, 1990; Potapova, 1996; Никулина, 2005; Комулайн и др., 2006; Митрофанова, 2009; Kaddecheetal., 2022; Bushi, Nimasow, 2024). Представители этого отдела обладают широкой экологической толерантностью, что обеспечивает их успешную адаптацию к сезонным колебаниям абиотических факторов.

Таксономический спектр фитопланктона водотоков НП демонстрирует явное преобладание диатомовых водорослей на всех уровнях – классов (Bacillariophyceae, 65,74 % от общего числа ВВТ), порядков (Cymbellales – 19,72 %, Naviculales – 17,30 %), семейств (с 1 по 6 место – 43, 94 %) и родов (с 1 по 6 место – 28,02 %) (таблица 4).

Большинство найденных ВВТ диатомовых водорослей относятся к классу Bacillariophyceae (93,14 % от общего числа диатомовых водорослей) и только 14 ВВТ – к центрическим диатомеям из родов *Aulacoseira*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Lineaperpetua*, *Melosira*, *Stephanocyclus*, *Stephanodiscus* (авторы таксонов приведены в Приложении Б). Наибольшая часть идентифицированных диатомей (190 ВВТ) относится к группе пеннатных, представленных 1 классом, 11 порядками, 24 семействами. Самым многочисленным порядком диатомовых водорослей, включающих 4 семейства и 57 ВВТ, является пор. Cymbellales, наибольшее число ВВТ (33) содержит сем. Gomphonemataceae.

Пеннатные диатомеи представлены двумя экологическими группами – небольшим числом истинно планктонных видов (*Fragilaria crotonensis*, *Ulnaria acus*, *Asterionella formosa*, *Diatoma tenuis*, *Nitzschia graciliformis* и др.) и обилием случайно-планктонных. Из последних повсеместно встречаются *Cocconeis lineata*, *C. placentula*, *C. euglypta*, *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Planothidium lanceolatum* (рисунок 13).

Таблица 4. Таксономический спектр ведущих классов, порядков, семейств, родов фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» и их ранговые места (в скобках), 2021–2024 гг. (Баженова и др., 2025а, с изм. и доп.)

Класс	Количество		Порядок	Количество	
	Видов	BBT		Видов	BBT
Bacillariophyceae	186 (1)	190 (1)	Cymbellales	57 (1)	57 (1)
Chlorophyceae	34 (2)	34 (2)	Naviculales	48 (2)	50 (2)
Euglenophyceae	14 (3)	15 (3)	Sphaeropleales	28 (3)	28 (3)
Trebouxiophyceae	13 (4)	14 (4)	Achnanthales	24 (4)	26 (4)
Mediophyceae	8 (5–6)	8 (5–6)	Bacillariales	16 (5)	16 (5)
Cyanophyceae	8 (5–6)	8 (5–6)	Fragilariales	15 (6)	15 (6)
Coscinodiscaceae	6 (7–8)	6 (7–8)	Euglenales	14 (7)	15 (7)
Chrysophyceae	6 (7–8)	6 (7–8)	Chlorellales	13 (8)	14 (8)
Conjugatophyceae	4 (9)	4 (9)	Stephanodiscales	6 (9–10)	6 (9–10)
Zygnematophyceae	1 (10–13)	1 (10–13)	Chromulinales	6 (9–10)	6 (9–10)
Dinophyceae	1 (10–13)	1 (10–13)	–	–	–
Ulvophyceae	1 (10–13)	1 (10–13)	–	–	–
Klebsormidiophyceae	1 (10–13)	1 (10–13)	–	–	–
Всего / %	284 / 100	290 / 100	Всего / %	227 / 79,93	231 / 79,66
Семейство	Количество		Род	Количество	
	Видов	BBT		Видов	BBT
Gomphonemataceae	33 (1)	33 (1)	Gomphonema	22 (1)	22 (1)
Naviculaceae	27 (2)	29 (2)	Navicula	21 (2)	21 (2)
Cymbellaceae	19 (3)	19 (3)	Nitzschia	13 (3)	13 (3)
Achnanthaceae	20 (4)	21 (4)	Cymbella	9 (4–5)	9 (4–5)
Bacillariaceae	16 (5)	16 (5)	Achnanthidium	9 (4–5)	9 (4–5)
Fragilariaceae	9 (6–7)	9 (6–7)	Encyonema	7 (6–7)	7 (6–7)
Euglenaceae	9 (6–7)	10 (6–7)	Trachelomonas	6 (6–7)	7 (6–7)
Oocystaceae	7 (8)	7 (8)	Planothidium	6 (8)	6 (8)
Tabellariaceae	7 (9)	7 (9)	Gyrosigma	5 (9–10)	5 (9–10)
Selenastraceae	7 (10)	7 (10)	Surirella	5 (9–10)	5 (9–10)
Всего / %	154 / 54,23	158 / 54,48	Всего / %	103 / 36,40	104 / 35,99

Нестабильность среды, обусловленная быстрым течением и турбулентностью воды в горных водотоках НП, является причиной бедности истинно планктонных водорослей и большого количества случайно-планктонных форм водорослей, типичных обитателей бентоса и обрастаний.

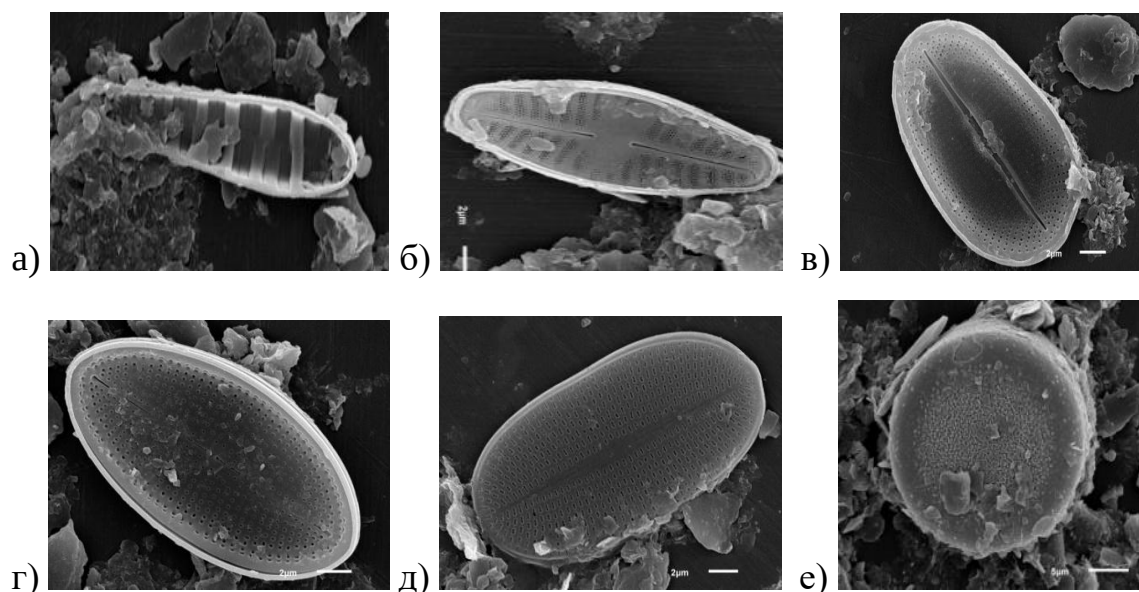


Рисунок 13. Электронные микрофотографии створок (СЭМ) случайно-планктонных видов диатомей: а) *Meridion circulare*; б) *Planothidium lanceolatum*; в) *Cocconeis lineata*; г) *C. placentula*; д) *C. euglypta*; е) *Melosira varians* (фото С. И. Генкала)

С помощью СЭМ в водных объектах НП выявлено 136 таксонов диатомовых водорослей из 49 родов (Генкал и др., 2025), в том числе 10 таксонов из 8 родов – новые для флоры России и 31 определены только до рода (рисунки 14, 15).

Наибольшее видовое богатство диатомей зафиксировано в реках Мана (68 ВВТ), Базаиха (38) и ручье Намурт (38). В остальных водотоках таксономическое разнообразие диатомей оказалось значительно ниже: р. Калтат (20), ручьи Моховой (29), Кривопохвальный (18), Лалетина (10), Сынжул (8). Максимальное число таксонов для р. Маны обнаружено в родах *Nitzschia* (8), *Gomphonema* (9) и *Navicula* (13), для р. Базаиха выявлена сходная картина – *Nitzschia* (4), *Gomphonema* (5) и *Navicula* (12).

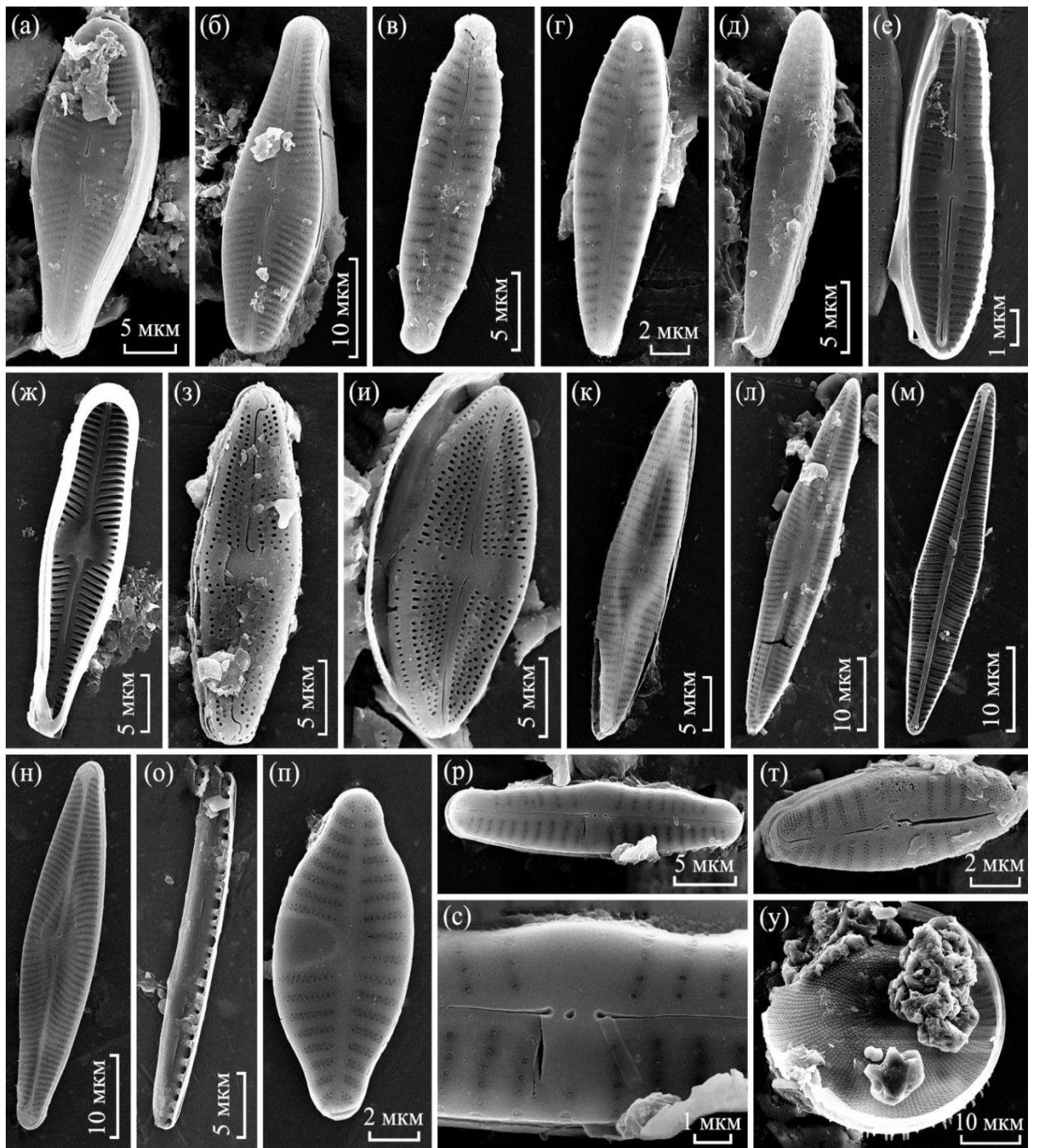


Рисунок 14. Электронные микрофотографии створок (СЭМ):

а – *Gomphonema* sp. 7; б – *G.* sp. 8; в – *G.* sp. 9; г – *G.* sp. 10; д – *G.* sp. 11;
 е – *G.* sp. 12; ж – *G.* sp. 13; з – *Luticola acidoclinata*; и – *Luticola* sp.;
 к – *Navicula* sp. 1; л – *N.* sp. 2; м – *N.* sp. 3; н – *N.* sp. 4; о – *Nitzschia* sp.;
 п – *Planothidium* sp.; р, с – *Reimeria fontinalis*; т – *Reimeria* sp.;
 у – *Stephanodiscus* sp. (фото С. И. Генкала)

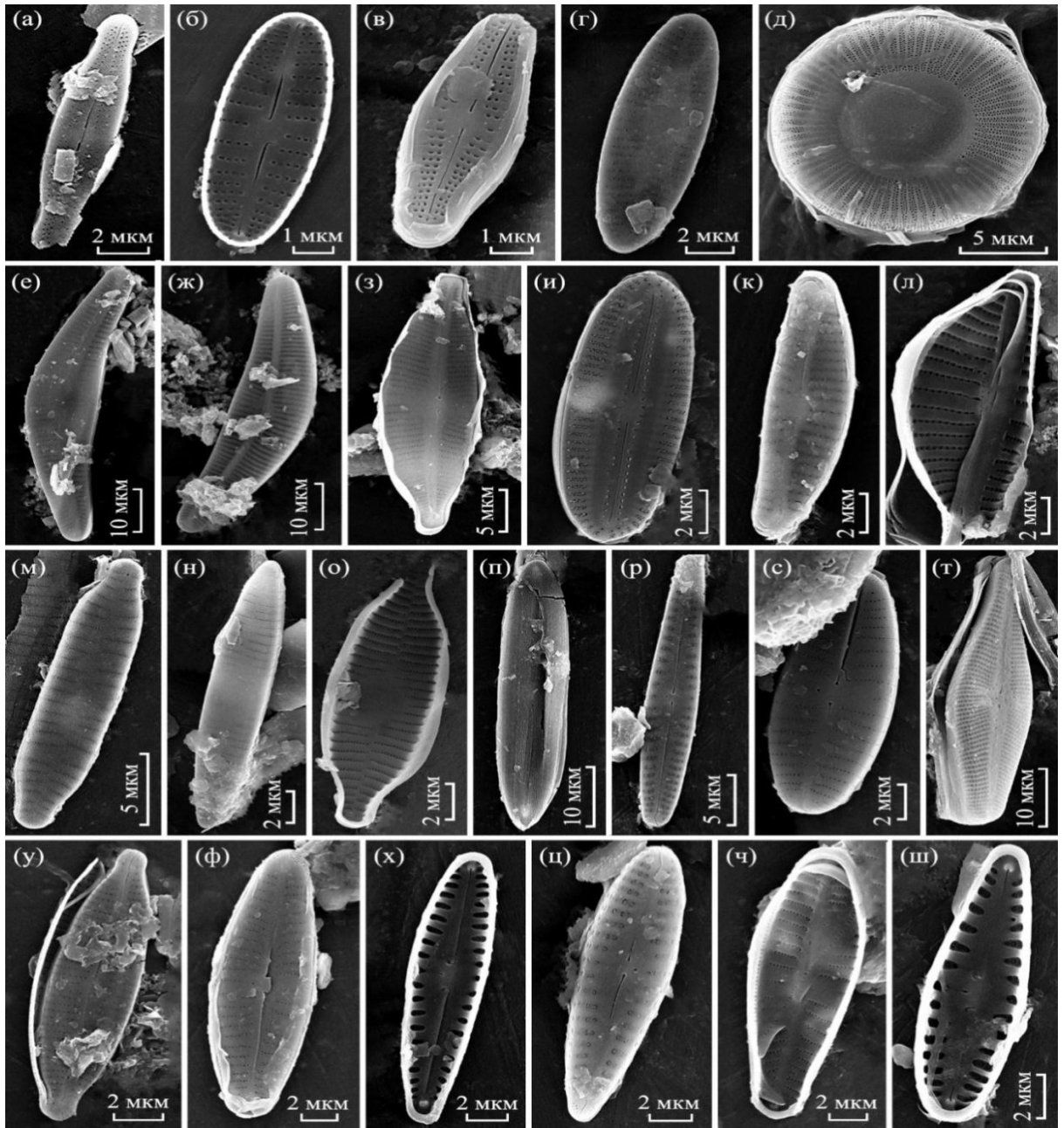


Рисунок 15. Электронные микрофотографии створок (СЭМ):

а – *Achnantidium minutissimum* f. *inconspicuum*; б – *A. rivulare*; в – *A. sp. 1*;
 г – *A. sp. 2*; д – *Cyclotella sp.*; е – *Cymbella nepalensis*; ж – *C. sp.*;
 з – *Cymbopleura sp.*; и – *Diploneis minuta*; к – *Encyonema reichardtii*; л – *E. sp.*; м –
Fragilaria recapitellata; н – *F. sp. 1*; о – *F. sp. 2*; п – *Frustulia sp.*;
 р – *Gomphonema* cf. *angustivalva*; с – *G. innocens*; т – *G. olivaceolacua*; у – *G. sp. 1*;
 ф – *G. sp. 2*; х – *G. sp. 3*; ц – *G. sp. 4*; ч – *G. sp. 5*; ш – *G. sp. 6*.

(фото С.И. Генкала)

Отдел зеленых водорослей (Chlorophyta) играет значительную роль в формировании видового разнообразия фитопланктона водных объектов национального парка, занимая второе место по этому показателю. В составе фитопланктона идентифицировано 50 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) зеленых водорослей, что составляет 16,96 % от общего числа идентифицированных ВВТ. Максимальные значения отмечены в малых ручьях – 27,42 % (см. рисунок 13), тогда как в более крупных системах наблюдается тенденция к снижению их вклада (до 14,63–19,38 %).

Присутствие зеленых водорослей из классов Trebouxiophyceae и Ulvophyceae указывает на разнообразие экологических ниш в обследованных водотоках и наличие как планктонных, так и перифитонных форм. Семейства Oocystaceae и Chlorellaceae представлены соответственно 7 ВВТ каждое. В таксономической структуре фитопланктона Chlorophyta занимают вторую позицию на уровне классов и третью – на уровне порядков. На уровне семейств Chlorophyta занимают последние места в таксономическом спектре, располагаясь на восьмой и десятой позициях. На уровне родов Chlorophyta практически не представлены в таксономическом разнообразии фитопланктона исследуемых водоемов. Большинство представителей зеленых водорослей относится к группе мелкоклеточных видов (*Monoraphidium*, *Coenococcus*, *Tetrastrum* и др.). Наибольшее видовое богатство присуще родам *Monoraphidium* (5 ВВТ), *Treubaria* (4), *Desmodesmus* (3), *Scenedesmus* (3) и *Oocystis* (3) (см. Приложение Б). В фитопланктоне всех исследованных объектов встречаются мелкоклеточные хлорококковые водоросли *Monoraphidium contortum* и *M. minutum* (рисунок 16).

Хлорококковые водоросли являются значимым компонентом крупных северных речных систем на территории России планктонных сообществ (Науменко, 1996; Габышев, 2015). Максимальная доля Chlorophyta в общей численности фитопланктона обычно наблюдается в реках с невысокой скоростью течения, развитой пойменной зоной и при наличии мелководных, интенсивно прогреваемых притоков. Данные условия в полной мере реализуются в нижнем

течении таких рек НП, как Мана и Базаиха, где зеленые водоросли демонстрируют наиболее интенсивное развитие.



Рисунок 16. *Monoraphidium contortum* и *M. minutum*
(фото автора)

В таксономической структуре фитопланктона водных объектов НП эвгленовые водоросли не обладают доминирующим положением, значительно уступая по видовому богатству лидирующим отделам. Эвглениды занимают третье место по количеству классов и седьмое – по количеству порядков, семейств и родов. Разнообразие видов эвгленовых водорослей в водоемах национального парка небольшое, среди них обнаружены представители родов *Trachelomonas* (7 ВВТ), *Euglena* (2), *Phacus* (3 вида), *Lepocinclis* (2), *Eutreptia* (1).

Специфика экологических требований эвгленовых водорослей, таких как потребность в высоком содержании органики и биогенных элементов, а также в замедленном течении воды, является причиной их ограниченного распространения в водных объектах национального парка. Эвгленовые водоросли были найдены только устьях рек Мана и Базаиха и их старицах. Как известно, эвглениды обычно достигают значительного развития в небольших равнинных реках с низкой скоростью течения, протекающих по заболоченным низменностям. В крупных реках они характеризуются низким обилием и уступают место

диатовым, зеленым и цианопрокариотам, а в северных водотоках – нередко и золотистым водорослям (Сафонова, 1987; Rosowski, 2003; Габышев, Габышева, 2018).

Невысоким разнообразием характеризуются цианопрокариоты. Из этого отдела повсеместно распространены мелкоклеточные виды рода *Aphanocapsa* (*A. holsatica* и *A. incerta*), но большинство найденных цианопрокариот (*Chroococcus minimus*, *Cyanothece aeruginosa*, *Merismopedia tranquilla*, *Spirulina major*, *Synechocystis aquatilis*) встречаются единично. Осенью в фитопланктоне р. Маны, ручьях Большой и Средний Индей, Большой Инжул и Веселый массового развития достигала цианопрокариота *Pleurocapsa minor* (Эйхвальд, Баженова, 2023б, 2023г), являющаяся типичным обитателем горных ручьев и рек (Komárek, 1998).

В таксономической структуре фитопланктона горных рек цианопрокариоты не играют существенной роли. Это доказано многими исследованиями фитопланктона горных рек, например, Алтае-Саянской горной области (Возженникова, 1958), бассейна реки Енисей (Левадная, 1986; Пономарева, 2015), Кузнецкого Алатау (Сафонова, 1981), Салаирского края (Сафонова, 1993), Восточной Сибири (Габышев, 2015). Эти исследования указывают на ограниченное значение цианопрокариот в формировании фитопланктонных сообществ в указанных географических зонах.

Золотистые водоросли являются обычным компонентом фитопланктона различных водных объектов Сибири (Бондаренко, 2006), но не достигают в них высокого развития. В формировании видового богатства фитопланктона водотоков НП золотистые водоросли занимают предпоследнее место (2,08 % от общего числа ВВТ). В таксономическом спектре они заметны только на уровне классов (6–7 место) и на уровне порядков, где делят последние места с диатомеями пор. *Stephanodiscales*. Золотистые водоросли представлены истинно планктонными видами порядка *Chromulinales* (*Dinobryon sociale*, *Kephyrion francevii*, *K. ovum*, *K. rubri-claustri*, *Pseudokephyrion conicum*), а также эпифитом *Epiyxis epiplanctica*. Наибольшее обилие наблюдается у хризифитов рода

Kephyrion, которые в отдельных ручьях входят в состав доминантов. Золотистые водоросли, как правило, обитают в пресной воде, предпочитая планктонный образ жизни и холодные условия. Оптимальная температура для них находится в диапазоне 12–17 °С, рН близка к нейтральной, а содержание гуминовых веществ варьируется от низкого до умеренного (Волошко, 2017). Принято считать, что эти водоросли играют существенную роль в формировании флоры северных рек и водоемов. Их адаптация к низким температурам и специфическим химическим условиям делает их важным компонентом экосистем северных широт (Бондаренко, 2006; Щур, 2006).

Харовые водоросли в водных объектах НП представлены 4 видами из класса Conjugatophyceae (*Cosmarium undulatum*, *C. subprotumidum*, *Closterium leibleinii* и *C. tumidulum*) и по одному виду из классов Zygnematomphyceae (*Spirogyra insignis*) и Klebsormidiophyceae (*Elakatothrix pseudogelatinosa*). В таксономическом спектре представители конъюгат занимают предпоследнее место на уровне классов. Найдены харовые водоросли только в двух реках НП: Мане – *Closterium* и *Cosmarium* (Эйхвальд, Баженова, 2025б), Базаихе – *Spirogyra* и *Elakatothrix*. Обилие этих видов незначительное и в число доминантов они не входят. Харовые водоросли заселяют преимущественно пресные водоемы разного типа, обычно это обитатели равнин, но нередко обильно населяют водоемы предгорий и гор. Все харовые водоросли предпочитают чистую спокойную воду, для многих из них необходимо повышенное содержание в воде извести, пределы рН воды для этих водорослей широкие (5,2–9,8) (Паламарь-Мордвинцева, 1998; Свириденко, Свириденко, 2017).

Динофитовые водоросли – группа преимущественно одноклеточных планктонных водорослей, играющих важную роль в пресноводных экосистемах, но в речном планктоне динофиции обычно не достигают значительного видового богатства и развития. В планктоне водных объектов НП динофиции представлены одним видом *Peridinium cinctum*, найденным в только в р. Мане (Эйхвальд, Баженова, 2025б). Этот вид относится к числу наиболее распространенных в

водных объектах Западной и Восточной Сибири (Бондаренко, 2006; Щур, 2006; Габышев, Габышева, 2015; Фитопланктон Омского Прииртышья, 2019).

Сравнительный анализ водотоков различного размера позволяет выявить градиентную изменчивость таксономической структуры фитопланктона. По мере увеличения размера водотока наблюдается усиление доминирования диатомовых водорослей и снижение вклада водорослей других отделов, что указывает на стабилизацию гидрологического режима и усиление влияния факторов.

Таким образом, в фитопланктоне водных объектов НП за время исследований было идентифицировано 290 ВВТ, представленных 13 классами, 31 порядком и 63 семействами. Из них 10 таксонов диатомовых водорослей являются новыми для России. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона рек и ручьев НП имеют черты, типичные для горных водотоков. Преобладание диатомовых водорослей в таксономической структуре фитопланктона указывает на их повышенную адаптивность и устойчивость к широкому спектру экологических факторов среды обитания.

Проведенный анализ значений индекса Чекановского–Серенсена, отражающего степень сходства видового состава фитопланктона различных водотоков, показал варьирование коэффициента в диапазоне от 0,42 до 0,78, что свидетельствует о неоднородности исследуемых экосистем (таблица 5).

Наибольшее сходство отмечено между реками Калтат и Большая Слизнева (0,78), что указывает на близость гидрологических и гидрохимических условий. Минимальные значения индекса (0,42) зафиксированы между р. Мана и малыми ручьями, что свидетельствует о различиях в структуре фитопланктонных сообществ этих водотоков. Выявленные различия обусловлены комплексом биотических, абиотических и антропогенных факторов. Ключевую роль играют гидрологические характеристики водотоков (скорость течения, размер водотока и объемы стока). Крупные реки характеризуются более интенсивным перемешиванием водных масс, что ограничивает развитие некоторых групп фитопланктона, тогда как малые водотоки и ручьи обладают более стабильными условиями, способствующими формированию специфических сообществ.

Таблица 5. Индекс Чекановского-Серенсена фитопланктона водотоков
НП «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Объект	Мана	Базаиха	Калтат	Бол. Слизнева	Большие ручьи	Средние ручьи	Малые ручьи
Мана		0,61	0,50	0,50	0,51	0,51	0,42
Базаиха			0,60	0,64	0,59	0,58	0,50
Калтат				0,78	0,62	0,62	0,61
Бол. Слизнева					0,63	0,63	0,67
Большие ручьи						0,59	0,60
Средние ручьи							0,62
Малые ручьи							

Дополнительными факторами выступают освещенность (затененность лесным покровом), температурный режим и особенности субстрата. Ручьи характеризуются пониженной освещенностью и более выраженной температурной динамикой, что ограничивает развитие одних таксономических групп и способствует доминированию других.

Таким образом, различия в значениях индекса Чекановского–Серенсена обусловлены совокупным воздействием гидрологических, гидрохимических и экологических факторов, определяющих условия формирования фитопланктонных сообществ в водотоках различного типа.

4.2 Эколого-географическая характеристика идентифицированных видов водорослей

Основным этапом биоиндикации качества поверхностных вод суши в настоящее время является анализ видового состава водорослевых сообществ. Ранее система биоиндикации была основана только на наличии или отсутствии вида в определенных условиях окружающей среды (Барина и др., 2019).

При изучении эколого-географических аспектов идентифицированных видов водорослей, необходимо, чтобы доля водорослей с известными эколого-

географическими показателями составляла не менее половины от общего числа таксонов. Лишь в этом случае анализ может быть признан достоверным (Барина и др., 2006, 2019).

При изучении фитопланктона водных объектов НП данное требование соблюдалось только в отношении показателей, характеризующих условия обитания, географическое распространение, галобность и сапробность идентифицированных ВВТ. Процентное содержание видов водорослей с известными параметрами по отношению к активной реакции среды (ацидофильности) оказалось менее 50 %.

Общая эколого-географическая характеристика видов водорослей из планктона водотоков НП «Красноярские Столбы» за исследуемый период представлена в таблице 6. Анализ этих данных позволяет выявить основные закономерности распределения водорослей в различных водотоках и оценить экологическое состояние исследуемых водных экосистем.

Наибольшее количество видовых и внутривидовых таксонов водорослей зарегистрировано в реке Мана (183 таксона). Несколько меньшие показатели отмечены для реки Базаиха (129 таксонов), наименее богат видовой состав фитопланктона в реках Калтат (82) и Большая Слизнева (66). Среди ручьев максимальное разнообразие выявлено в средних и крупных водотоках (111 и 108 таксонов соответственно), тогда как малые ручьи характеризуются наименьшим видовым богатством (62 таксона).

Таким образом, видовое богатство фитопланктона существенно зависит от размера водотока. Это явление связано с более стабильными гидрологическими условиями, большей площадью местообитаний и разнообразием экологических ниш в средних и крупных водотоках.

Анализ распределения идентифицированных видов водорослей по экологическим группам, выделяемых по месту обитания, показывает, что наиболее значительную долю среди видов с известным местообитанием составляют планктонно-бентосные формы, доля которых колеблется в пределах 27–32 %. Наиболее высокая доля планктонно-бентосных форм отмечена в

крупных ручьях (32,41 %) и в реке Калтат (31,71 %). Существенная часть представлена бентосными видами (12–21 %), тогда как истинно планктонные виды водорослей, проводящие всю жизнь в толще воды, встречаются реже и составляют около 8–12 %.

В условиях интенсивного течения горных водотоков доля обрастателей составляет 0–1,55 %, а эпибионтных видов 0–1,85 %.

Анализ географической структуры идентифицированных видов водорослей с известным географическим распространением показывает явное преобладание космополитных видов, что в целом характерно для фитопланктоценозов различных водных объектов Сибири (Фитопланктон..., 2019). Доля космополитов составляет 48–56 % в различных водотоках НП. Наибольший процент космополитов отмечен в реках Большая Слизнева (56,06 %) и Базаиха (55,81 %).

В значительно меньшем количестве представлены голарктические (0–2 %), бореальные (1–3 %) и северо-альпийские виды (около 1 %), что отражает северный и горный характер исследуемой флоры. К голарктическим видам относятся: *Chroococcus minimus*, *Trachelomonas cylindracea*, *T. rotunda*, *Phacus arnoldii*, *Treubaria planctonica*, *Pseudocharacium obtusum*; к бореальным видам относятся *Kephyrion rubri-claustri*, *Didymosphenia geminata*, *Nitzschia sublinearis*, *Achnantheidium cf. affine*, северо-альпийским – *Navicula radiosa*, *Cymbopleura lata*.

По отношению к минерализации воды в фитопланктоне водных объектов НП преобладают индифферентные виды, доля которых составляет 45–53 % от общего числа таксонов с известной галобностью. Галофилы составляют около 3–5 %, олигогалобы – около 1–2 %, галофобы – около 1–2 %, а мезогалобы встречаются менее чем у 2 % видов. К индифферентам относятся организмы, принадлежащие ко всем отделам, обнаруженным в составе планктона, включая Cyanoprokaryota (4 ВВТ), Chrysophyta (3), Dinophyta (1), Euglenophyta (7), Bacillariophyta (86), Chlorophyta (26) и Charophyta (2). Индифферентные виды демонстрируют толерантность к широкому диапазону минерализации воды, что позволяет им успешно существовать в различных водных экосистемах.

Таблица 6. Общая эколого-географическая характеристика видов водорослей из планктона водотоков
НП «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Характеристика вида	Число видовых и внутривидовых таксонов в отдельных водотоках						
	реки				ручьи		
	Мана 183	Базаиха 129	Калтат 82	Бол. Слизнева 66	Большие 108	Средние 111	Малые 62
1	2	3	4	5	6	7	8
Экологические группы (местообитание)							
Планктонный вид (П)	20 (10,93 %)	15 (11,63 %)	7 (8,54 %)	6 (9,09 %)	13 (12,04 %)	12 (10,80 %)	5 (8,06 %)
Бентосный вид (Б)	38 (20,77 %)	28 (21,78 %)	17 (20,73 %)	12 (18,18 %)	14 (12,96 %)	18 (16,22 %)	9 (14,52 %)
Обрастатель (О)	1 (0,55 %)	2 (1,55 %)	1 (1,22 %)	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	-
Эпибионтный (Э)	1 (0,55 %)	2 (1,55 %)	-	-	2 (1,85 %)	2 (1,80 %)	1 (1,61 %)
П-Б	52 (28,42 %)	39 (30,23 %)	26 (31,71 %)	20 (30,30 %)	35 (32,41 %)	30 (27,03 %)	18 (29,03 %)
О-П/П-О	10 (5,46 %)	6 (4,65 %)	4 (4,87 %)	6 (9,09 %)	6 (5,56 %)	6 (5,41 %)	2 (3,23 %)
всего	122 (66,68%)	92 (71,32 %)	55 (67,07 %)	45 (68,18 %)	71 (65,75 %)	69 (62,16 %)	35 (56,45 %)
Географическое распространение							
Космополитный (к)	92 (50,27 %)	72 (55,81 %)	42 (51,22 %)	37 (56,06 %)	55 (50,93 %)	54 (48,65 %)	31 (50,00 %)
Голарктический (г)	4 (2,19 %)	2 (1,55 %)	-	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	-
Бореальный (б)	2 (1,09 %)	3 (2,33 %)	2 (2,44 %)	2 (3,03 %)	2 (1,85 %)	1 (0,90 %)	1 (1,61 %)
Северо-альпийский (с-а)	1 (0,55 %)	2 (1,55 %)	1 (1,22 %)	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	1 (1,61 %)
всего	99 (54,10 %)	79 (61,24 %)	45 (54,88 %)	41 (62,13 %)	59 (54,64 %)	57 (51,35 %)	33 (53,22 %)
Галобность							
Индифференты (И)	91 (49,73 %)	66 (51,16 %)	41 (50,00 %)	35 (53,03 %)	56 (51,85 %)	51 (45,95 %)	28 (45,17 %)
Галофилы (Гл)	9 (4,92 %)	7 (5,43 %)	4 (4,87 %)	3 (4,55 %)	4 (3,70 %)	4 (3,60 %)	1 (1,61 %)
Олигогалобы (Ог)	3 (1,64 %)	2 (1,55 %)	2 (2,44 %)	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	1 (1,61 %)
Галофобы (Гб)	2 (1,09 %)	1 (0,78 %)	2 (2,44 %)	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	2 (1,80 %)	1 (1,61 %)
Мезогалобы (Мг)	3 (1,64 %)	2 (1,55 %)	1 (1,22 %)	-	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	1 (1,61 %)
всего	108 (59,02 %)	78 (60,47 %)	50 (60,97 %)	40 (60,62 %)	63 (58,34 %)	59 (53,15 %)	32 (51,61 %)

Окончание таблицы 6

1	2	3	4	5	6	7	8
Ацидофильность (отношение к pH)							
Индифференты (Ин)	44 (24,04 %)	22 (17,05 %)	15 (18,29 %)	11 (16,67 %)	25 (23,15 %)	16 (14,41 %)	7 (11,29 %)
Алкалифилы + алкалибионты (Ал)	37 (20,22 %)	31 (24,03 %)	21 (25,61 %)	15 (22,73 %)	21 (19,44 %)	24 (21,63 %)	10 (16,13 %)
Ацидофилы + ацидобионты (Ац)	4 (2,19 %)	1 (0,78 %)	1 (1,22 %)	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	3 (2,70 %)	-
Алкалибионты (Аб)	-	2 (1,55 %)	-	-	1 (0,93 %)	-	-
всего	85 (46,45 %)	56 (43,41 %)	37 (45,12 %)	27 (40,92 %)	48 (44,45 %)	43 (38,74 %)	17 (27,42 %)
Сапробность							
Ксеносапробы (χ)	2 (1,09 %)	1 (0,78 %)	-	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	-
Олигосапробы (о)	16 (8,74 %)	14 (10,85 %)	10 (12,20 %)	8 (12,12 %)	12 (11,11 %)	13 (11,71 %)	8 (12,90 %)
о- χ , χ -о-олигосапробы	10 (5,46 %)	8 (6,20 %)	5 (6,10 %)	4 (6,06 %)	5 (4,63 %)	4 (3,60 %)	1 (1,61 %)
χ - β -мезосапробы	4 (2,19 %)	4 (3,10 %)	3 (3,66 %)	2 (3,03 %)	1 (0,93 %)	5 (4,50 %)	1 (1,61 %)
о- α / α -о-мезосапробы	13 (7,10 %)	8 (6,20 %)	4 (4,88 %)	3 (4,55 %)	7 (6,48 %)	6 (5,40 %)	2 (3,23 %)
о- β / β -о-мезосапробы	25 (13,66 %)	12 (9,30 %)	8 (9,75 %)	6 (9,09 %)	14 (12,96 %)	14 (12,62 %)	5 (8,06 %)
α -мезосапробы	2 (1,09 %)	-	-	-	-	-	-
β -мезосапробы	29 (15,85 %)	22 (17,05 %)	13 (15,85 %)	9 (13,64 %)	14 (12,96 %)	14 (12,62 %)	10 (16,13 %)
β - α , α - β -мезосапробы	4 (2,19 %)	5 (3,88 %)	3 (3,66 %)	2 (3,03 %)	3 (2,78 %)	2 (1,80 %)	1 (1,61 %)
α -р-мезосапробы	2 (1,09 %)	2 (1,55 %)	-	1 (1,52 %)	1 (0,93 %)	1 (0,90 %)	-
всего	107 (58,46 %)	76 (58,91 %)	46 (56,10 %)	36 (54,56 %)	58 (53,71 %)	60 (54,05 %)	28 (45,15 %)

Таксономическое разнообразие индифферентов подчеркивает сложную структуру фитопланктоценоза и его адаптацию к изменяющимся условиям окружающей среды. Подобная структура характерна для пресноводных экосистем с низкой минерализацией воды, что соответствует природным условиям горных рек и ручьев.

При экологической характеристике фитопланктона немаловажное значение имеет анализ их отношения к активной реакции среды (рН). Активная реакция водной среды в обследованных объектах НП колеблется от слабокислой до слабощелочной. Поэтому здесь доминируют алкалофильные и алкалобионтные виды (16–26 %), а также рН-индифферентные формы (11–24 %). Доля ацидофильных видов крайне мала (до 2–3 %). Наиболее разнообразен состав индифферентов, к ним относятся цианопрокариоты (2 ВВТ), эвгленовые (7), диатомовые (33), зеленые (10), харовые (3) водоросли. К алкалофилам относилось диатомовых (59) и эвгленовых (1) водорослей, что соответствует условиям обитания гидробионтов при указанных выше колебаниях рН. Такое распределение видов-индикаторов ацидофильности соответствует установленной реакции водной среды для водотоков НП, и в целом типично для рек горно-таежных территорий.

В фитопланктоне исследованных водных объектов НП идентифицировано 157 ВВТ водорослей, являющихся индикаторами сапробности, что составляет 54,33 % от общего числа обнаруженных водорослей. Анализ соотношения групп сапробионтов показывает преобладание олигосапробных и β -мезосапробных видов, являющихся индикаторами слабозагрязненных или умеренно чистых вод. Основные группы: β -мезосапробы – 12–17 %, α - β и β - α мезосапробы – 8–14 %, олигосапробы – 9–12 %. Такое распределение видов-индикаторов сапробности свидетельствует о благоприятном экологическом состоянии исследованных водотоков НП.

Таким образом, эколого-географическая характеристика ВВТ водорослей, идентифицированных в фитопланктоне водных объектов НП, весьма разнообразна, что отражает сложность структуры фитопланктоценозов.

Преобладание среди водорослей представителей определенных экологических групп – космополитов, планктонно-бентосных видов, индифферентов по отношению к солености, алкалифилов по отношению к рН среды, олиго- и β -мезосапробов – корректно отражает сложившиеся в водных объектах условия.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ»

5.1. Доминирующий комплекс фитопланктона

При изучении фитопланктона ключевое значение имеет идентификация и исследование доминирующих видов. Общая продуктивность водной экосистемы обусловлена именно составом доминирующего комплекса фитопланктона. Виды-доминанты играют решающую роль в формировании структуры сообщества и определении экологического статуса исследуемого водного объекта (Михеева, 1983; Баженова, 2005; Баринаова, 2006; Корнева, 2009).

За время исследований доминирующий комплекс фитопланктона рек и ручьев НП характеризовался значительным разнообразием и сложной структурой. В состав доминирующего комплекса входил 31 ВВТ, относящихся к четырем отделам, в том числе: Cyanoprokaryota (4 вида), Bacillariophyta (8 видов), Chlorophyta (15 ВВТ) и Chrysophyta (4 вида) (Приложение В). Доминирующие виды составляли 10,68 % от общего числа ВВТ, найденных в водных объектах НП.

Среди доминантов преобладали представители отдела Chlorophyta, доля которых достигала 48,39 % от общего количества доминирующих видов. Этот факт подчеркивает важную роль зеленых водорослей в формировании структуры фитопланктонного сообщества в водных экосистемах НП. Усложнение структуры фитопланктонного сообщества и преобладание различных видов в водотоках, как правило, указывают на его полидоминантность (Охапкин, 1997; Баженова, 2005).

Состав доминирующего комплекса фитопланктона различных водных объектов существенно меняется по сезонам года.

В летний период 2021 г. в доминирующем комплексе наблюдалось низкое видовое разнообразие и отсутствие диатомовых водорослей (см. Приложение В). В фитопланктоне рек и ручьев преобладали одноклеточные цианопрокариоты рода *Aphanocapsa*. Эти организмы формировали I и II категории доминантов, характеризующуюся наиболее частой и частой встречаемостью соответственно. В ручьях, помимо цианопрокариот, в состав доминантов третьей категории, включающей редко встречающиеся виды, входили также зеленые и золотистые водоросли. Преобладание безгетероцистных цианопрокариот в составе фитопланктона, как правило, наблюдается при дефиците азота (Zevenboom, 1980), обилие цианопрокариот приводит к повышению трофности водных объектов (Корнева, Глущенко, 2020; Bazhenova, Mikhailov, 2021).

В доминирующем комплексе фитопланктона в 2022 г. характерной особенностью стало отсутствие доминантов I категории. В структуре доминирующего комплекса произошли значительные изменения, его состав увеличился и достиг 19 ВВТ водорослей. В летний сезон 2022 г. частота встречаемости цианопрокариот рода *Aphanocapsa* заметно сократилась, они относились лишь ко II и III категориям доминантов. При этом активное развитие цианопрокариот наблюдалось в реках Мана и Базаиха, а также в ручье Намурт. Заметно возросло в 2022 г. число доминантов из III категории, их состав формировали 20 ВВТ, в том числе цианопрокариоты (2), золотистые (3), диатомовые (6) и зеленые (8) водоросли. Характерной особенностью осеннего сезона 2022 г. является доминирование цианопрокариот *Aphanocapsa holsatica* и *Pleurocapsa minor*.

Весной 2023 г. в доминирующем комплексе отсутствовали виды I категории, но летом к этой категории доминантов относился *Cocconeis euglypta*. В состав доминантов в 2023 г. II категории вошли 5 видов, а в III – 14 видов. Роль цианопрокариот рода *Aphanocapsa* снизилась, они переместились в III категорию доминирования. Одновременно зафиксировано увеличение значимости случайно-планктонных видов диатомовых водорослей, которые перешли в I и II категории доминантов в реках Мана и Калтат, а также в большинстве ручьев. Сохранилось

высокое разнообразие видового состава доминирующих видов из III категории. В эту группу вошли диатомовые, зеленые и золотистые водоросли, а также цианопрокариоты, что указывает на стабильность структуры данной категории в фитопланктоне рек и ручьев НП.

В 2024 г. состав доминирующего комплекса уменьшился по сравнению с 2023 г., и в него вошло всего 12 видов. Весной и осенью в составе комплекса отсутствовали доминанты I категории, а летом в состав этой категории вошел *Cocconeis placentula*. В составе II категории преобладали цианопрокариоты и диатомовые водоросли (см. Приложение В). Видовой состав доминантов из III категории более разнообразен, его формировали диатомовые (1 вид), зеленые (5 видов), золотистые (2 вида) водоросли и цианопрокариоты (1 вид).

Межгодовые различия в доминирующих комплексах фитопланктона являются обычным явлением, наблюдаемым во многих водных экосистемах. Установление точных причин этих изменений представляет собой сложную задачу, поскольку сукцессия видов в фитопланктоне определяется множеством как абиотических, так и биотических факторов (Михеева, 1983) и требует комплексного подхода к изучению водных экосистем, включая многолетние наблюдения и эксперименты, которые помогут лучше понять закономерности изменений и механизмы, влияющие на фитопланктонные сообщества (Остапеня и др., 2006; Абакумов, Гиричева, 2009; Засыпкин и др., 2018). Настоящее исследование подчеркивает важность системного анализа экологических условий и факторного воздействия для более глубокого понимания процессов, происходящих в водных экосистемах, что в свою очередь может иметь значительные последствия для управления водными ресурсами и биоразнообразием.

Анализ доминирующего комплекса фитопланктона, выполненный с использованием методики Е. Л. Любарского, подтвердил закономерности, установленные выше – полидоминантный характер, существенные межгодовые и сезонные различия в составе и структуре, доминирование безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот и случайно-планктонных видов диатомей,

значительную долю мелкоклеточных хлорококковых водорослей среди второстепенных доминантов (таблица 7).

Таблица 7. Доминирующие виды фитопланктона водотоков НП по методике Е. Л. Любарского (Баженова и др., 2025а, с изм. и доп.)

Группа доминантов			
Абсолютный доминант	Доминант	Субдоминант	Второстепенный вид
Лето 2021			
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	–	<i>A. incerta</i>	<i>Actinastrum hantzschii</i> , <i>Hydrocytium acuminatum</i> , <i>Kephyrion ovum</i>
Весна 2022			
–	–	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Cocconeis placentula</i> , <i>Meridion circulare</i>	<i>Aphanocapsa incerta</i> , <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Kephyrion ovum</i> , <i>K. rubri-claustri</i> , <i>K. francevi</i> , <i>Pseudokephyrion conicum</i> , <i>Fragilaria vaucheriae</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Characium acuminatum</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>Oocystis submarina</i> , <i>Tetraedron minimum</i>
Лето 2022			
–	<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>subtile</i> , <i>Aphanocapsa incerta</i> , <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Melosira undulata</i> , <i>Meridion circulare</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>M. griffithii</i> , <i>Oocystis lacustris</i>
Осень 2022			
–	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	<i>Pleurocapsa minor</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>M. contortum</i>	<i>Aphanocapsa incerta</i> , <i>Pseudokephyrion conicum</i> , <i>Cocconeis placentula</i> , <i>Ulnaria ulna</i>
Весна 2023			
–	–	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Cocconeis placentula</i> , <i>Meridion circulare</i> , <i>Monoraphidium contortum</i> , <i>M. minutum</i>	<i>Oocystis lacustris</i> , <i>Kephyrion ovum</i> , <i>Pseudokephyrion conicum</i>

Абсолютный доминант	Доминант	Субдоминант	Второстепенный вид
Лето 2023			
—	<i>Cocconeis euglypta</i>	<i>Meridion circulare</i>	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Coenococcus planctonicus</i> , <i>Kephyrion rubri-claustri</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>M. contortum</i> , <i>Oocystis marssonii</i> , <i>Planothidium lanceolatum</i> , <i>Scenedesmus ellipticus</i> , <i>S. obtusus f. disciformis</i>
Весна 2024			
—	<i>Meridion circulare</i>	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i>	<i>Kephyrion ovum</i> , <i>Pseudokephyrion conicum</i> , <i>Cocconeis placentula</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>M. contortum</i> , <i>Oocystis marssonii</i>
Лето 2024			
<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Meridion circulare</i>	—	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Didymogenes anomala</i> , <i>Oocystis lacustris</i>
Осень 2024			
	<i>Meridion circulare</i>	<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Pleurocapsa minor</i>

Основную роль в доминирующем комплексе играют мелкоклеточные безгетероцистные цианопрокариоты рода *Aphanocapsa* и случайно-планктонные диатомовые водоросли *Meridion circulare* и виды рода *Cocconeis*. Причем, в число абсолютных доминантов входят, только *Aphanocapsa holsatica* и *Cocconeis placentula*. Среди второстепенных доминантов значительную долю составляют хлорококковые водоросли, включая их мелкоклеточные формы, а также случайно-планктонные диатомеи, мелкоклеточные золотистые и цианопрокариоты.

Был проведен анализ доминирующего комплекса фитопланктона в водотоках НП с использованием показателей доминирования: частоты встречаемости (pF), общей частоты (DF) и порядка доминирования (Dt). В рамках этой работы устанавливались границы диапазонов упомянутых показателей, основываясь на их минимальных и максимальных значениях. Показатели частоты встречаемости доминирующих видов (pF) предоставили информацию о

регулярности появления отдельных групп, что в свою очередь помогает понять экосистемные процессы и взаимодействия в водной среде.

Данные о порядке доминирования видов (Dt) позволяют оценить их место в экосистеме (Кожова, 1970, Горбулин, 2012).

В доминирующем комплексе фитопланктона водотоков национального парка высокая встречаемость ($pF=70-100$) отмечена исключительно для диатомовых водорослей – *Cocconeis placentula*, *C. euglypta* и *Meridion circulare*. Средняя частота встречаемости ($pF=40-70$) характерна для цианопрокариоты *Aphanocapsa holsatica*, а также для представителей золотистых (*Kephyrion ovum*) и зеленых (*Monoraphidium minutum*, *M. contortum*) водорослей.

Для большинства представителей доминирующего комплекса отмечен низкий ($pF=0-40$) уровень встречаемости. Сюда относятся: цианопрокариоты *Aphanocapsa incerta*, *Cyanothece aeruginosa*, *Pleurocapsa minor*; золотистые водоросли *Kephyrion francevi*, *K. rubri-claustri*, *Pseudokephyrion conicum*; диатомовые водоросли *Fragilaria vaucheriae*, *Melosira varians*, *M. undulata*, *Planothidium lanceolatum*, *Ulnaria ulna*; зеленые водоросли *Actinastrum hantzschii* var. *hantzschii*, *A. hantzschii* var. *subtile*, *Characium acuminatum*, *Coenococcus planctonicus*, *Didymogenes anomala*, *Hydrocytium acuminatum*, *Monoraphidium griffithii*, *Oocystis lacustris*, *O. marssonii*, *O. submarina*, *Tetraedron minimum*, *Scenedesmus ellipticus*, *S. obtusus* f. *disciformis*.

Наибольшие значения частоты встречаемости (DF) отмечены у цианопрокариоты *Aphanocapsa holsatica* (68,75), а также у диатомовых водорослей *Cocconeis placentula* (68), *C. euglypta* (59,09) и *Meridion circulare* (47). Наименьшие значения частоты встречаемости зафиксированы у следующих видов из различных отделов: *Pleurocapsa minor*, *Kephyrion ovum*, *Pseudokephyrion conicum*, *Monoraphidium contortum*, *Oocystis lacustris*, *Scenedesmus obtusus* f. *disciformis* (5,56), а также у *Melosira varians*, *Planothidium lanceolatum*, *Kephyrion rubri-claustri*, *Coenococcus planctonicus*, *Oocystis marssonii* (4,55).

Максимальный показатель порядка доминирования (Dt=100) достигают виды-доминанты из трех отделов: цианопрокариоты *Aphanocapsa holsatica*,

A. incerta, *Cyanothece aeruginosa*, *Pleurocapsa minor*; диатомеи *Fragilaria vaucheriae*, *Melosira varians*, *M. undulata*; зеленые водоросли *Actinastrum hantzschii*, *Actinastrum hantzschii* var. *subtile*, *Characium acuminatum*, *Tetraedron minimum*, *Oocystis submarina*, *Scenedesmus ellipticus*, *S. obtusu* sf. *disciformis*. Минимальный показатель порядка доминирования ($Dt=16,67$) присущ зеленым водорослям *Monoraphidium contortum* и *Oocystis marssonii*.

Лидирующие позиции по показателям порядка и частоты доминирования, а также по частоте встречаемости по-прежнему занимает цианопрокариота *Aphanocapsa holsatica*. На втором месте располагаются диатомовые водоросли *Cocconeis placentula*, *C. euglypta* и *Meridion circulare*, которые уступают *Aphanocapsa holsatica* лишь по частоте встречаемости (pF).

Таким образом, доминирующий комплекс фитопланктона водных объектов НП является полидоминантным, обладает сложной структурой и высоким разнообразием. Ведущая роль мелкоклеточных безгетероцистных цианопрокариот в их структуре указывает на наличие негативных процессов в экосистемах отдельных водотоков.

5.2. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона водотоков

5.2.1. Реки

Основными параметрами, характеризующими структуру фитопланктонного сообщества, являются численность и биомасса слагающих его видов. Эти показатели, часто описываемые как обилие фитопланктона, позволяют анализировать особенности организации фитопланктоценозов в изучаемых водных экосистемах, их пространственно-временную динамику, а также оценивать воздействие на них различных экологических факторов (Оксиюк и др., 1993; Абакумов, 1997; Шитиков и др., 2003).

Исследование обилия и пространственно-временной динамики фитопланктона позволяет оценить их текущее экологическое состояние и дать прогноз направления его изменения.

Мана относится к числу наиболее крупных рек НП. Общая численность и биомасса фитопланктона в р. Мана колебалась в различные годы исследований. Их значения изменялись в широком диапазоне, что обусловлено сезонными особенностями, температурой и гидрологическим режимом (Приложение Г, рисунок 17).

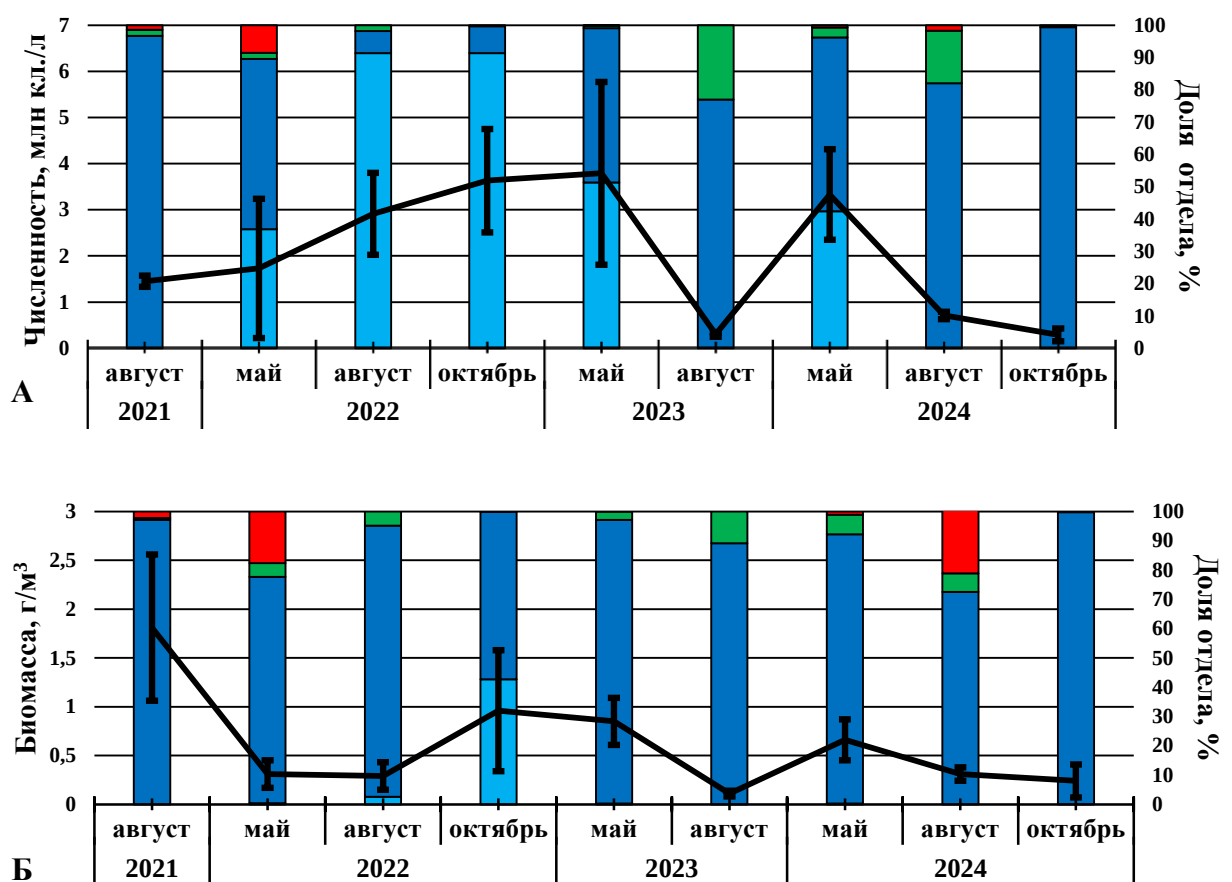


Рисунок 17. Сезонная и межгодовая динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона р. Маны, 2021–2024 гг. (Эйхвальд, Баженова, 2025б с изм. и доп.)

Условные обозначения: — — средняя общая численность (млн кл./л) или средняя биомасса (г/м³); средний вклад (%) отделов водорослей: — Cyanoprokaryota, — Bacillariophyta, — Chlorophyta, — прочие.

Основную долю общей численности фитопланктона формировали представители диатомовых водорослей и колониальные формы мелкоклеточных цианопрокариот рода *Aphanocapsa* (Эйхвальд, Баженова, 2023в, 2025).

Весной 2022 и 2024 гг. доминирующими компонентами в составе фитопланктонного сообщества по численности являлись диатомовые водоросли, на долю которых приходилось в среднем 52,69 % и 53,81 % соответственно. В 2023 г. ситуация изменилась, и ведущую роль стали играть цианопрокариоты, составляя 51,28 % от общей численности. Максимальная численность фитопланктона была зарегистрирована весной 2023 года и составила $3,79 \pm 1,98$ млн кл./л, при биомассе $0,85 \pm 0,24$ г/м³. Несмотря на колебания в численности различных групп, основу биомассы фитопланктона весной во все годы проведения исследований неизменно составляли диатомовые водоросли, обеспечивая от 77,36 % до 96,74 % общей биомассы.

Летом численность фитопланктона в р. Мана варьировалась в пределах от $0,30 \pm 0,05$ до $2,91 \pm 0,89$ млн кл./л, а биомасса – от $0,11 \pm 0,03$ до $1,81 \pm 0,75$ г/м³. Основная доля летнего фитопланктона приходилась на диатомовые водоросли, чья относительная значимость достигала 96,70 % и 97,09 % соответственно. В 2021 г. ключевую роль в образовании общей биомассы и численности фитопланктона играли случайно-планктонные виды диатомовых водорослей, представленные широко распространенными видами, такими как *Meridion circulare*, *Ulnaria ulna*, *Cocconeis lineata* и *C. placentula*. Значение водорослей других отделов было незначительным, и только летом 2022 г. было зафиксировано активное развитие цианопрокариот рода *Aphanocapsa*, которые составили 91,36 % от общего количества фитопланктона. Наибольшая плотность фитопланктона была зарегистрирована в устье реки и составила 5,20 млн кл./л (Эйхвальд, Баженова, 2023в).

В течение летнего сезона 2023–24 гг. наблюдается уменьшение количества клеток и общей массы фитопланктонных водорослей в речной экосистеме относительно весеннего периода. Влияние факторов среды зачастую является не непосредственным, а косвенным, и его проявление может происходить с

определенной задержкой во времени (Девяткин и др., 2001; Минеева, 2004; Abba, 2019; Chang et al., 2021; Bushi, Nimasow, 2024).

В 2022 г. осенний сезон характеризовался пиковыми значениями численности ($3,63 \pm 1,12$ млн кл./л) и общей биомассы ($0,96 \pm 0,62$ г/м³) фитопланктона в р. Мана (см. рисунок 17). В указанный период времени доминирующим видом, формирующим основу общей численности фитопланктонного сообщества, являлась цианопрокариота *Pleurocapsa minor*, тогда как в 2024 г. лидирующие позиции заняли диатомовые водоросли. Диатомовые водоросли сохранили свое влияние в формировании общей биомассы фитопланктона, обеспечивая до 99,76 % ее объема.

Базаиха – вторая по значимости, после Маны, река на территории НП. Фитопланктон р. Базаихи имеет как общие черты с описанным выше фитопланктоном Маны, так и отличия, обусловленные некоторыми особенностями гидрологического режима реки, в частности – меньшими расходами воды, более выраженным равнинным характером, отличающими ее от р. Маны.

Общая численность и общая биомасса фитопланктона р. Базаихи существенно колеблются в течение различных лет исследований. Общая численность изменялась в диапазоне от 0,06 до 9,74 млн кл./л, а биомасса – от 0,06 до 1,32 г/м³, при этом наблюдалась зависимость от сезона, в которое производился отбор проб (см. приложение Г, рисунок 18).

Весной 2022 г. наибольший вклад в формирование общей численности фитопланктона р. Базаихи вносили диатомовые водоросли (около 60 %), а в последующие года – цианопрокариоты (92,02 % и 83,87 % соответственно). Максимальные показатели численности ($6,00 \pm 0,84$ млн кл./л) и биомассы ($0,85 \pm 0,48$ г/м³) фитопланктона были зафиксированы в 2024 г. Биомассу весеннего фитопланктона в р. Базаихе, как и в р. Мане, на протяжении всех лет исследований, формировали диатомовые водоросли.

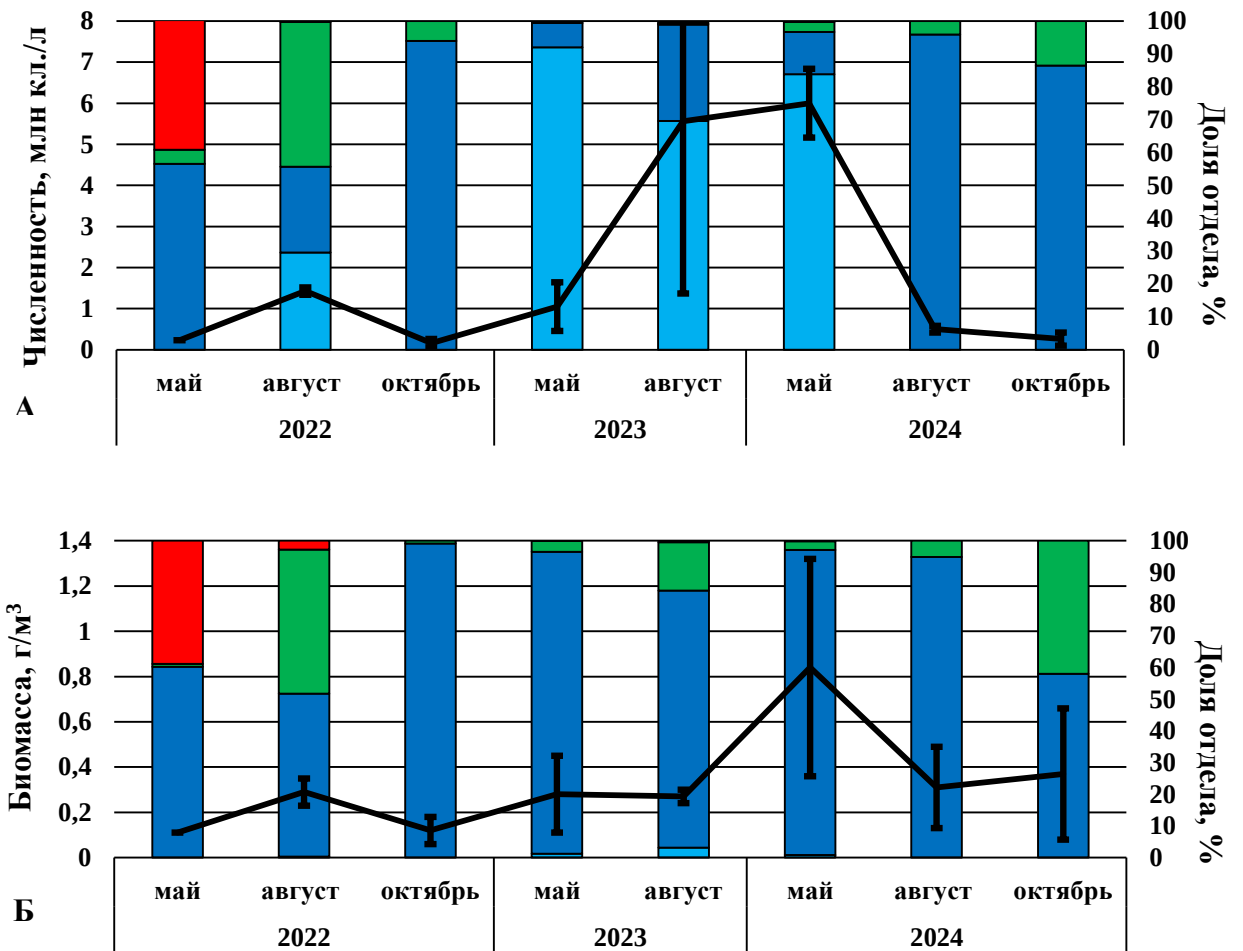


Рисунок 18. Сезонная и межгодовая динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона р. Базаиха, 2022–2024 гг.

Условные обозначения: см. рис. 17

В летний сезон общая численность фитопланктона р. Базаихи колебалась от $0,50 \pm 0,08$ до $5,56 \pm 4,19$ млн кл./л, а биомасса от $0,27 \pm 0,03$ до $0,31 \pm 0,18$ г/м³. Максимальный вклад в общую численность летнего фитопланктона в 2022 г. вносили зеленые водоросли родов *Actinastrum*, *Monoraphidium* и *Oocystis*, в 2023 г. – цианопрокаримы рода *Aphanocapsa* (около 70 %), а в 2024 г. – диатомовые водоросли (95,90 %). Общую биомассу, как и в весенний сезон формируют, главным образом (98,94 %), диатомовые водоросли.

В осенний сезон основу общей численности и биомассы фитопланктона (до 99 %) р. Базаиха по-прежнему создавали диатомовые водоросли.

Таким образом, в р. Базаиха основную долю в формировании общей численности и биомассы фитопланктона, вносят представители диатомовых водорослей.

Река Большая Слизнева – третья по значимости на территории НП. Фитопланктон реки имеет как общие черты с описанным выше фитопланктоном более крупных рек НП Маной и Базаиха, так и отличия.

Общая численность фитопланктона в р. Большая Слизнева варьировала в разные годы в диапазоне от 0,06 до 3,6 млн кл./л. Биомасса фитопланктона в тот же период изменялась от 0,06 до 0,55 г/м³ (рисунок 19).

В летний сезон общая численность фитопланктона р. Большая Слизнева колебалась от 0,71 до 3,6 млн кл./л, а биомасса от 0,06 до 0,55 г/м³.

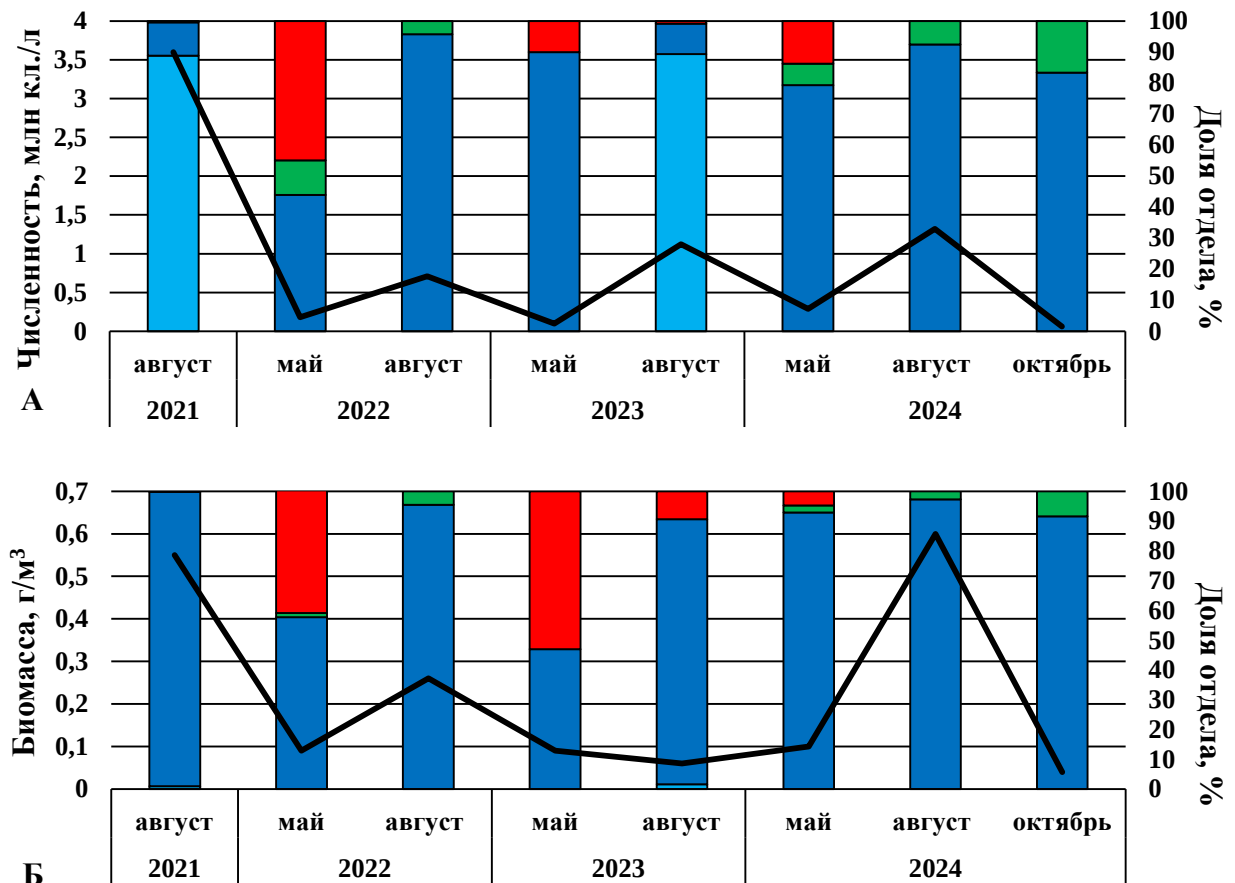


Рисунок 19. Сезонная и межгодовая динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона р. Большая Слизнева, 2021–2024 гг.

Условные обозначения: см. рис. 17.

Максимальная численность и биомасса фитопланктона реки наблюдалась в 2021 г. Наибольший вклад в формирование общей численности вносили цианопрокариоты рода *Aphanocapsa* (88,80 %), а биомассы – диатомовые водоросли (98,72 %). Общую численность в 2021 и 2023 гг. формируют цианопрокариоты, достигая значительного развития (1–3,2 млн кл./л), а в 2022 и 2024 гг. – диатомеи, которые формируют общую биомассу на протяжении всего времени исследований (Эйхвальд, Баженова, 2024, 2025а).

Основу общей численности и биомассы фитопланктона р. Большая Слизнева весной во все годы исследований формируют диатомеи.

Осенью 2024 г. общую численность и биомассу формируют диатомовые (83,33 % и 91,60 %) и зеленые водоросли (16,67 % и 8,40 %). Основную долю общей численности и биомассы фитопланктона р. Большая Слизнева формировали представители диатомовых водорослей.

Река Калтат – левый приток р. Базаиха и четвертая по величине река НП, протекающая по заболоченной местности, пересекая горно-таежный ландшафт. В р. Калтат показатели общей численности и общей биомассы фитопланктона в разные годы исследований значительно варьировали: общая численность от 0,24 до 12,27 млн кл./л, а биомасса от 0,06 до 4,45 г/м³ в зависимости от сезона отбора проб (рисунок 20).

Наибольший вклад в формирование общей численности фитопланктона р. Калтат весной 2023 и 2024 гг. вносили цианопрокариоты (в среднем 52,69 и 53,81 %), а в 2022 г. – диатомовые водоросли (100 %). Основу биомассы весеннего фитопланктона во все годы исследований формируют диатомовые водоросли (до 100 %) (Эйхвальд, Баженова, 2024б).

Летом в период с 2022–2024 гг. общую численность и биомассу фитопланктона р. Калтат формируют диатомовые водоросли (до 100 %). Максимальная численность фитопланктона р. Калтат (12,27 млн кл./л) наблюдалась летом 2021 г., и была сформирована видами рода *Aphanocapsa* (11,80 млн кл./л). Интенсивная вегетация этих видов происходит при усилении процесса антропогенного эвтрофирования (Эйхвальд, Баженова, 2022б).

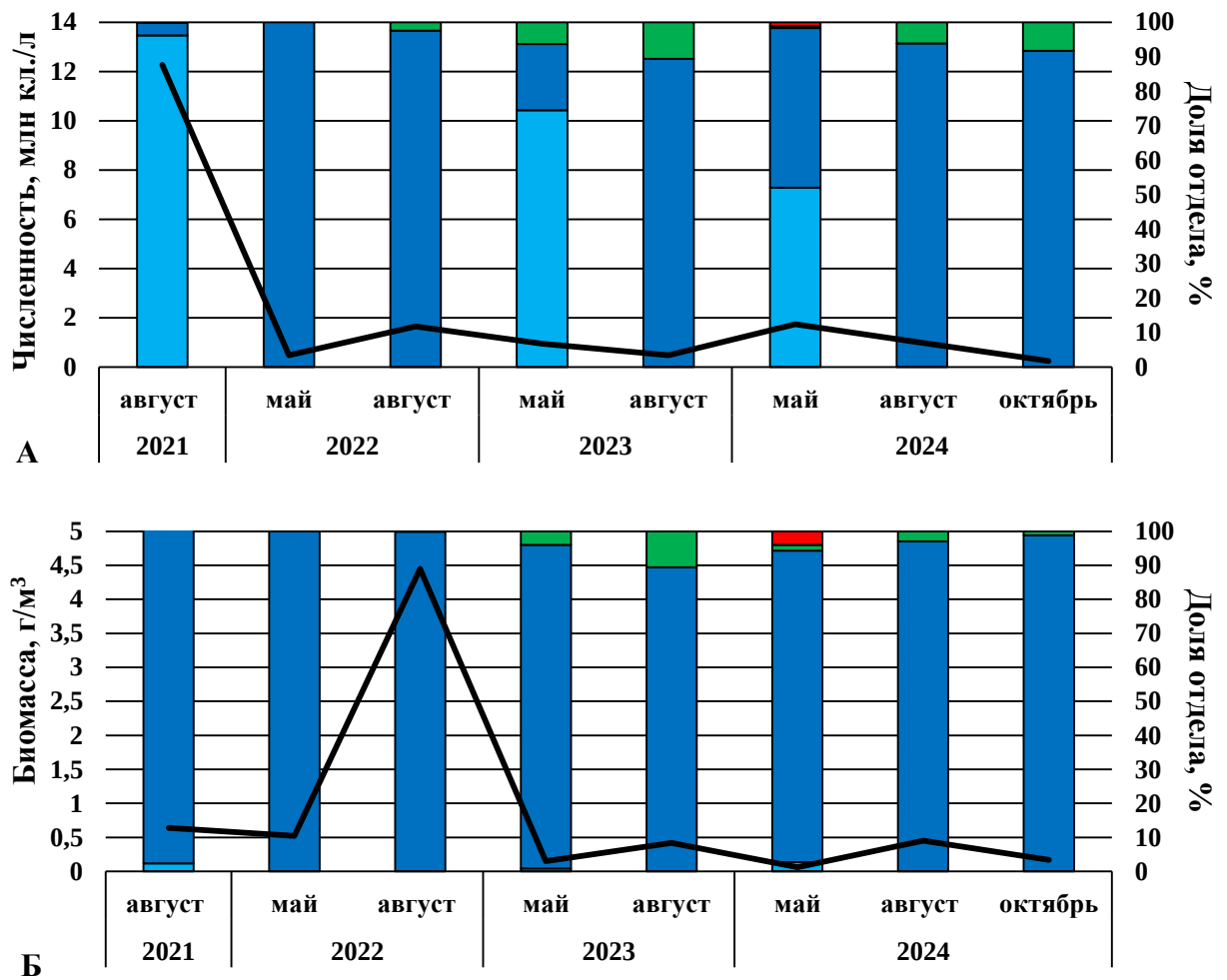


Рисунок 20. Сезонная и межгодовая динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона р. Калтат, 2021–2024 гг.

Условные обозначения: см. рис. 17

В августе 2022 г. наблюдалась максимальная биомасса реки ($4,45 \text{ г/м}^3$), что было обусловлено высокой численностью крупноклеточных видов случайно-планктонных диатомей, смытых в толщу воды интенсивными дождями, прошедшими накануне отбора проб (Эйхвальд, Баженова, 2024, Эйхвальд и др., 2024б).

Осенью 2024 г. общую численность и биомассу формируют диатомовые (91,67 % и 98,83 %) и зеленые водоросли (8,33 % и 1,17 %).

Основную долю общей численности и биомассы фитопланктона р. Калтат формировали представители диатомовых водорослей.

Таким образом, в формирование общей численности фитопланктона рек НП основной вклад вносили мелкоклеточные колониальные цианопрокариоты и диатомовые водоросли. Сразу после схода ледового покрова в начале мая 2023 и 2024 гг. наблюдались вспышки численности фитопланктона, обусловленные интенсивной вегетацией безгетероцистных цианопрокариот и диатомовых водорослей. На ведущую роль диатомовых водорослей в определении общей численности и биомассы фитопланктона речных экосистем, особенно в весенний сезон, указывают многие исследования (Митрофанова, 2009; Габышев, Габышева, 2018; Фитопланктон Омского Прииртышья, 2019). Что касается цианопрокариот, то известно, что многие из них проводят зиму в покоящемся состоянии в грунтах и донных отложениях (Скабичевский, 1954; Экологическое состояние..., 2023), поэтому высокая численность цианопрокариот в реках НП весной может быть обусловлена началом их вегетации после выхода из состояния зимнего покоя и изменением освещенности (Talling, 1971; Wang L. et al., 2023).

В целом, межгодовые и сезонные колебания численности и биомассы фитопланктона в реках НП определяются пространственно-временными различиями в гидрометеорологических и гидрологических условиях, возрастающим влиянием деятельности человека и следуют общим принципам функционирования экосистем горных рек умеренных и высоких широт.

5.1.2. Ручьи

Показатели численности и биомассы фитопланктона ручьев НП весной 2022–2024 гг. колебались в широких пределах – численность от 0,06 до 3,65 млн кл./л, биомасса от 0,005 до 0,37 г/м³ (приложение Г, рисунок 21).

Весной 2022 г. общую численность ручьев Большой Инжул, Кривопохвальный, Большой и Средний Индей формируют диатомовые водоросли от 77,70 % до 96,43 % (см. приложение Г). Высокая численность цианопрокариоты рода *Aphanocapsa* характерна для ручья Берлы и Родника, которая формирует их общую численность (93,34 % и 76,93 %) (Эйхвальд и др., 2024а). Роль золотистых водорослей в формировании общей численности

фитопланктона заметна только в ручьях Сынжул и Маслянка (77,27 % и 43,75 %), а зеленых водорослей в Маслянке и Веселый (50,00 % и 33,33 %).

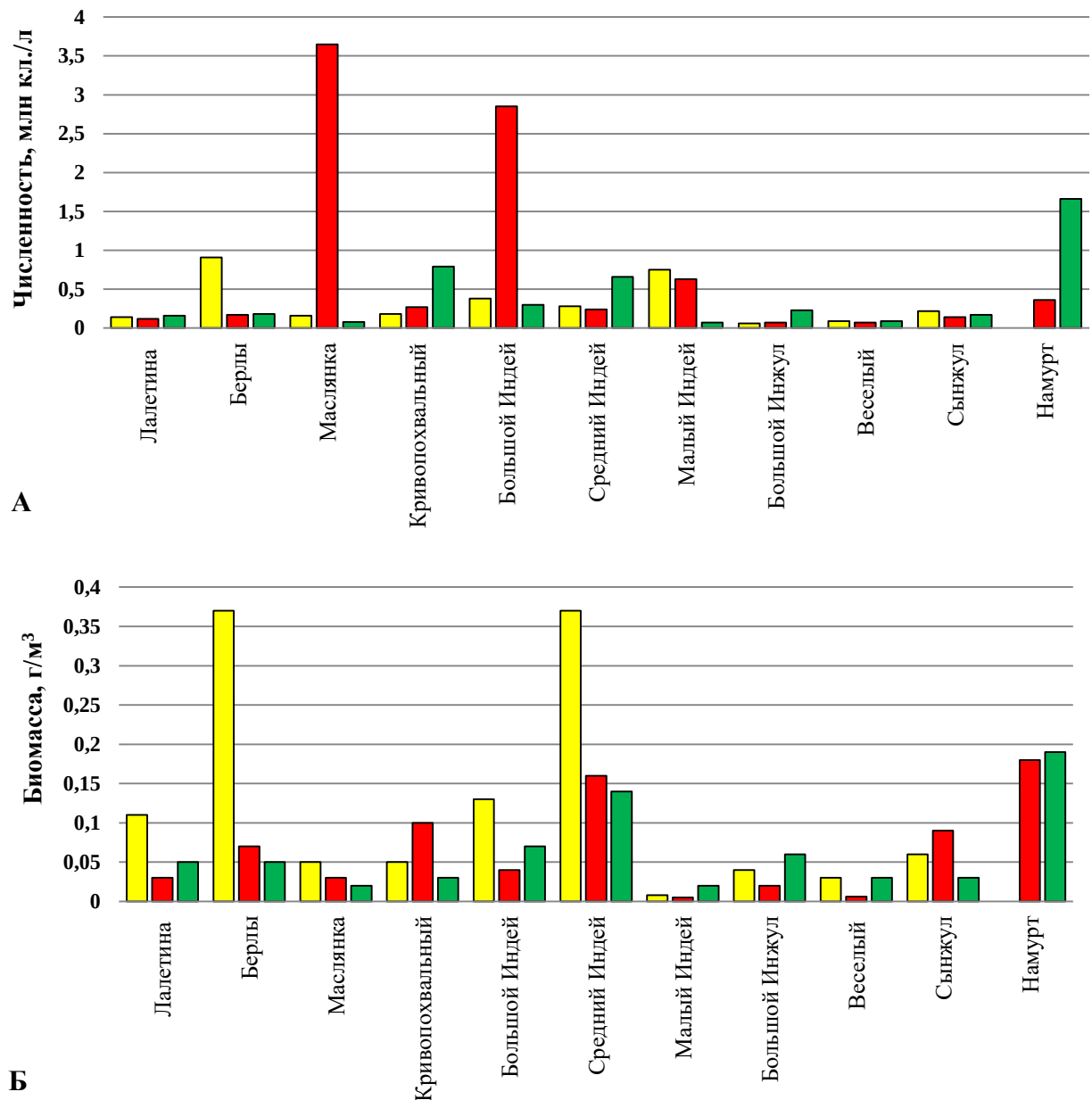


Рисунок 21. Динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона ручьев НП, весна 2022–2024 гг.

Условные обозначения: ■ – 2022 г., ■ – 2023 г., ■ – 2024 г.

Общую биомассу ручьев НП формируют диатомовые водоросли 46,51–98,24 %, за исключением ручья Лалетина, где общую биомассу формируют зеленые водоросли (65,97 %).

Весной 2024 г. основную долю общей численности и биомассы фитопланктона большинства ручьев формируют диатомовые водоросли (до 91,82 %), за исключением ручья Веселый, где основу общей численности образуют зеленые водоросли (77,78 %). Интенсивная вегетация мелкоклеточных цианопрокариот рода *Aphanocapsa* в весенний сезон 2024 г. наблюдалась в ручьях Кривопохвальный и Намурт, в которых их численность составила 75,95 % и 60,24 % соответственно.

В летний сезон показатели численности и биомассы фитопланктона ручьев НП 2021–2024 гг. колебались в широких пределах в зависимости от места отбора проб – численность от 0,05 до 4,09 млн кл./л, биомасса от 0,03 до 0,9 г/м³ (рисунок 22).

Лето 2021 г. имеет отличительную черту по отношению к другим исследованным годам, общую численность большинства ручьев НП формируют цианопрокариоты (до 98,31 %), а в ручье Маслянка – зеленые водоросли.

Летом 2022–2024 гг. наибольшую долю в формирование общей численности ручьев НП вносили диатомовые водоросли (от 36,36 % до 100 %), исключение составил только ручей Лалетина в 2024 г., где наблюдалась вегетация мелкоклеточных цианопрокариот *Aphanocapsa holsatica*.

Лидирующие позиции в создании общей биомассы летнего фитопланктона ручьев Лалетина, Сынжул, Намурт, Большой Индей, Берлы, Кривопохвальный и Веселый занимают диатомовые водоросли (до 100 %). Зеленые водоросли вносили незначительный вклад в формирование биомассы фитопланктона, за исключением ручьев Большой Инжул, Маслянка и Средний и Родник (до 65,58 %).

Осенью 2022 и 2024 гг. показатели численности фитопланктона заметно возрастают, во многих ручьях отмечается повышенная вегетация цианопрокариот родов *Aphanocapsa* и *Pleurocapsa*. Показатели численности и биомассы фитопланктона колебались в широких пределах в зависимости от места отбора проб – численность от 0,05 до 11,62 млн кл./л, биомасса от 0,01 до 2,9 г/м³ (рисунок 23).

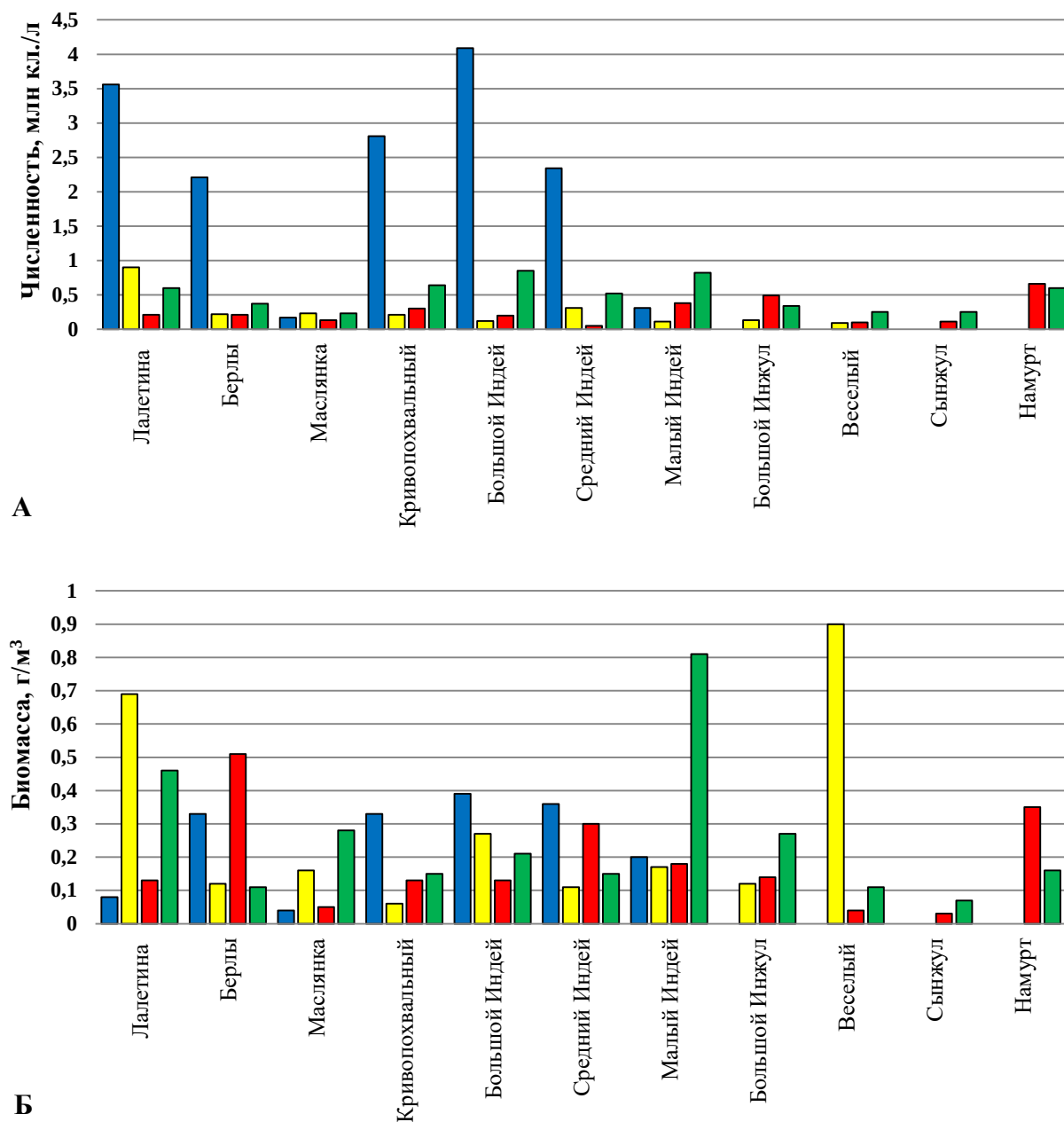


Рисунок 22. Динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона ручьев НП, лето 2021–2024 гг.

Условные обозначения: ■ – 2021 г., ■ – 2022 г., ■ – 2023 г., ■ – 2024 г.

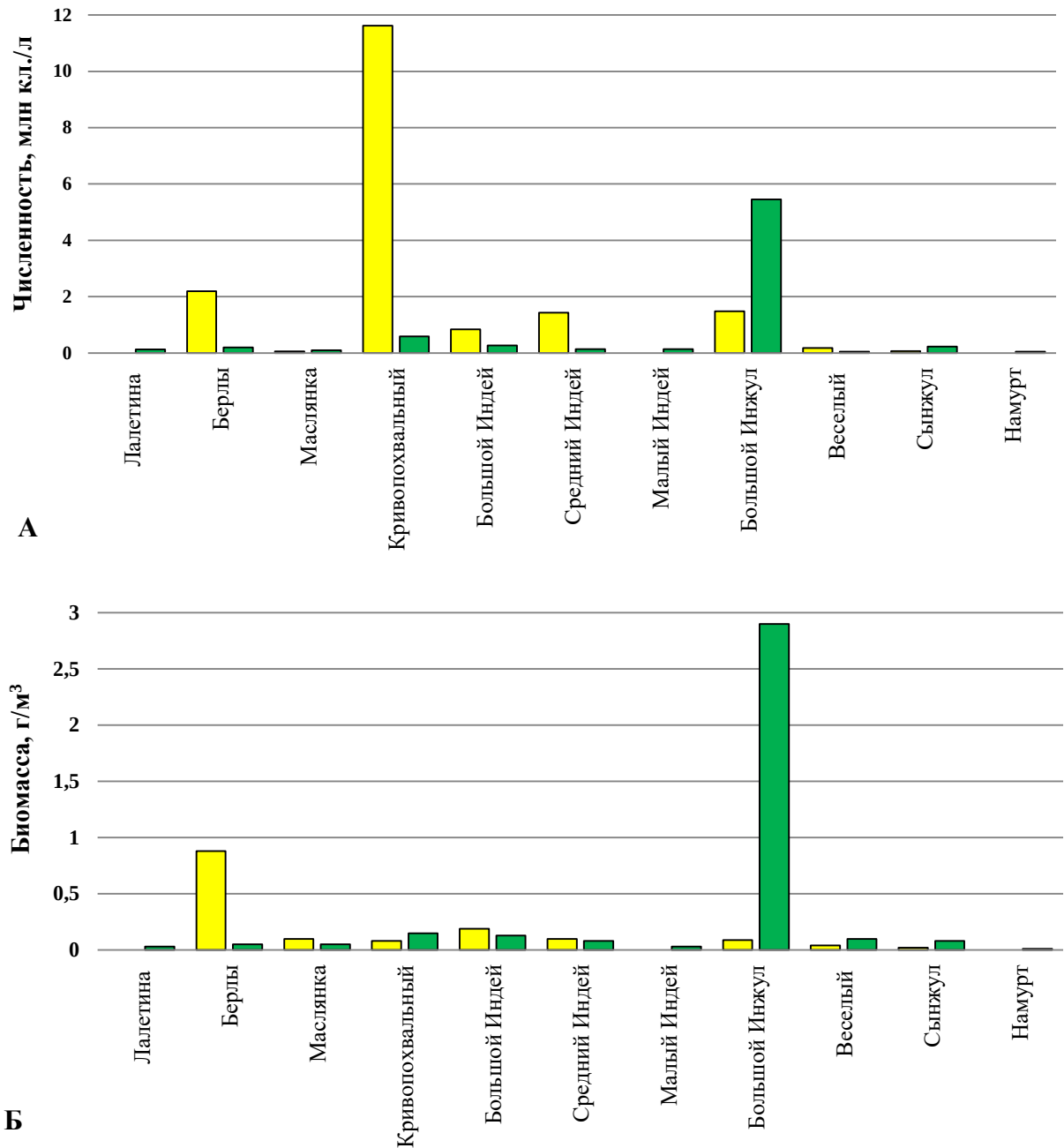


Рисунок 23. Динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) фитопланктона ручьев НП, осень 2022 и 2024 гг.

Условные обозначения: ■ – 2022 г., ■ – 2024 г.

Основной вклад в общую численность и биомассу осеннего фитопланктона большинства ручьев (Лалетина, Сынжул, Намурт, Кривопохвальный, Маслянка, Большой, Средний и Родник) вносили диатомовые водоросли (до 100 %). И только в некоторых ручьях (Большой Инжул, Сынжул и Веселый) общую

численность осеннего фитопланктона в 2022 г. формируют зеленые водоросли (97,30 %, 57,14 % и 55,56 % соответственно).

Характерной особенностью осеннего фитопланктона является повышенная вегетация цианопрокариоты *Pleurocapsa minor* и ручьях Берлы и Большой Инжул (от 1,40 до 5,37 млн кл./л).

Таким образом, общую численность фитопланктона ручьев НП формируют цианопрокариоты, диатомовые и зеленые водоросли, а биомассу – диатомовые водоросли (до 100 %). Характерной особенностью осеннего фитопланктона является повышенная вегетация цианопрокариоты *Pleurocapsa minor* в ручьях Большой Инжул и Берлы.

5.3. Кластеризация исследованных водотоков

Фитопланктон является чувствительным индикатором состояния водных экосистем. Одним из ключевых этапов анализа флористических данных является оценка различий в видовом составе фитопланктоценозов. Такие различия позволяют выявить влияние факторов среды на структуру фитопланктоценозов. Кластерный анализ, основанный на индексе Брэя–Кертиса, позволяет выявлять сходство сообществ и оценивать влияние экологических факторов на их структуру. Анализ основан на дендрограммах кластеризации, построенных по таксономическому составу фитопланктона.

Сравнение проводилось по двум факторам – сезонность (весна и лето) и межгодовая изменчивость (2022–2024 гг.). Дендрограммы весеннего сезона демонстрируют более гомогенную структуру кластеров и меньшую дифференциацию сообществ, летние дендрограммы характеризуются большей фрагментацией кластеров и усилением различий между водотоками (рисунок 24, 25).

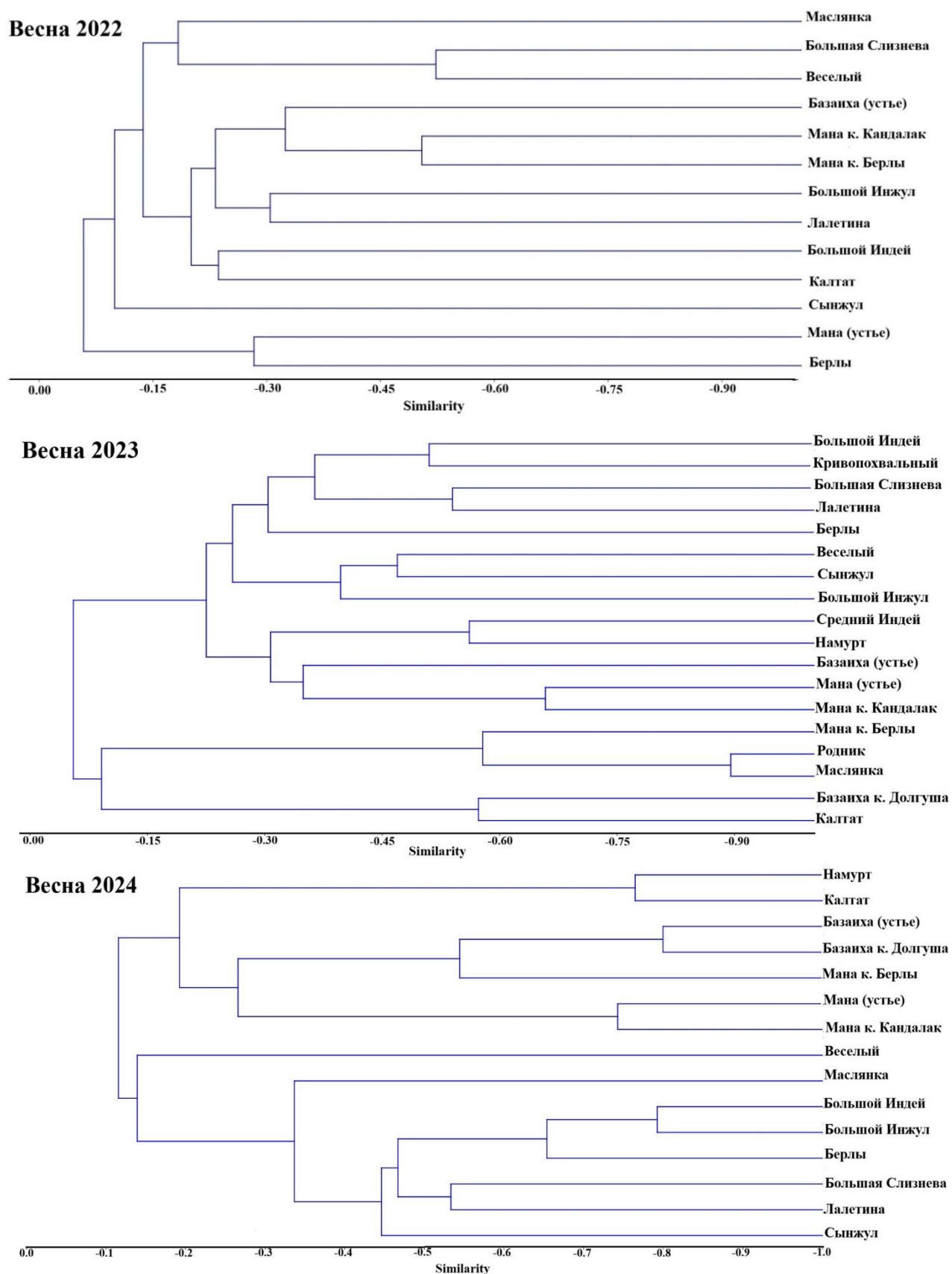
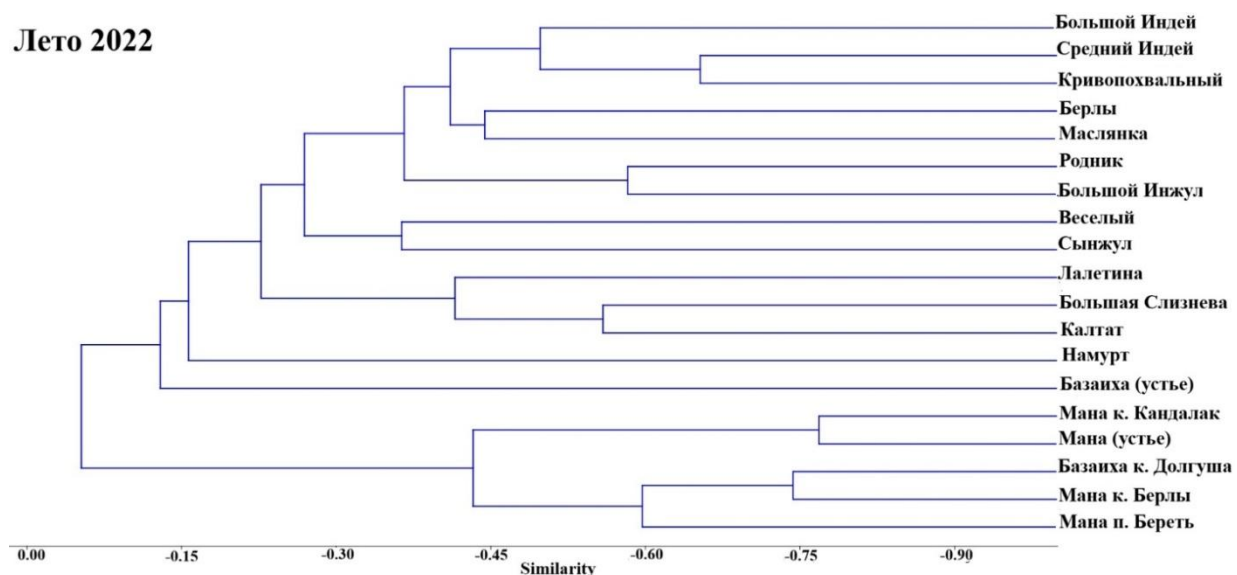
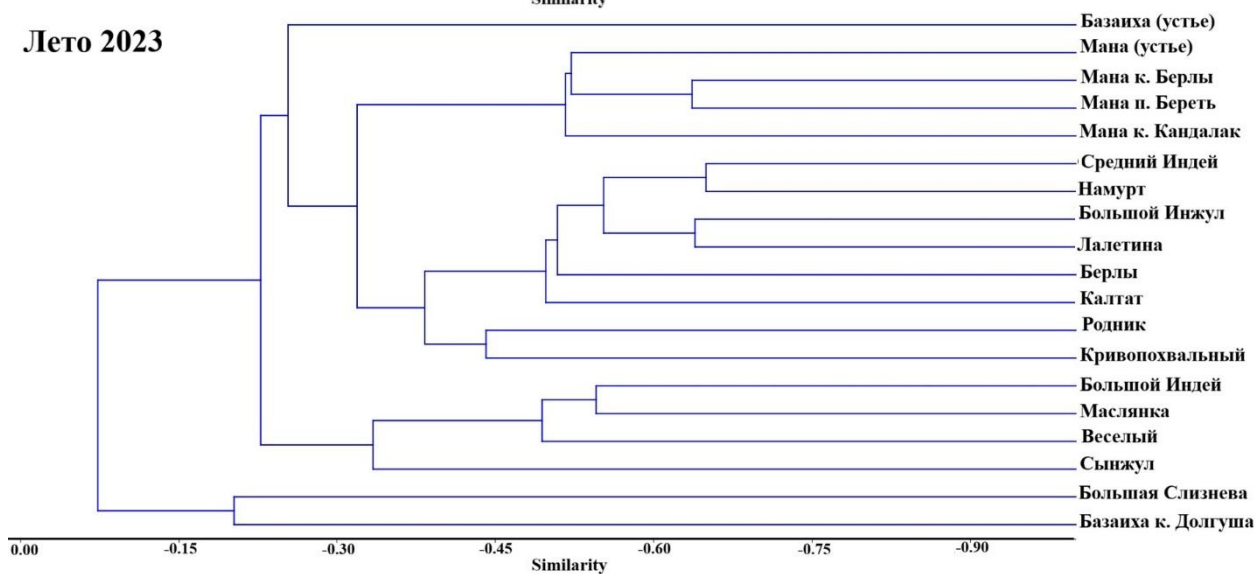


Рисунок 24. Дендрограмма иерархической кластеризации водотоков по индексу
Брэя–Кертиса НП «Красноярские Столбы», весна 2022–2024 гг.

Лето 2022



Лето 2023



Лето 2024

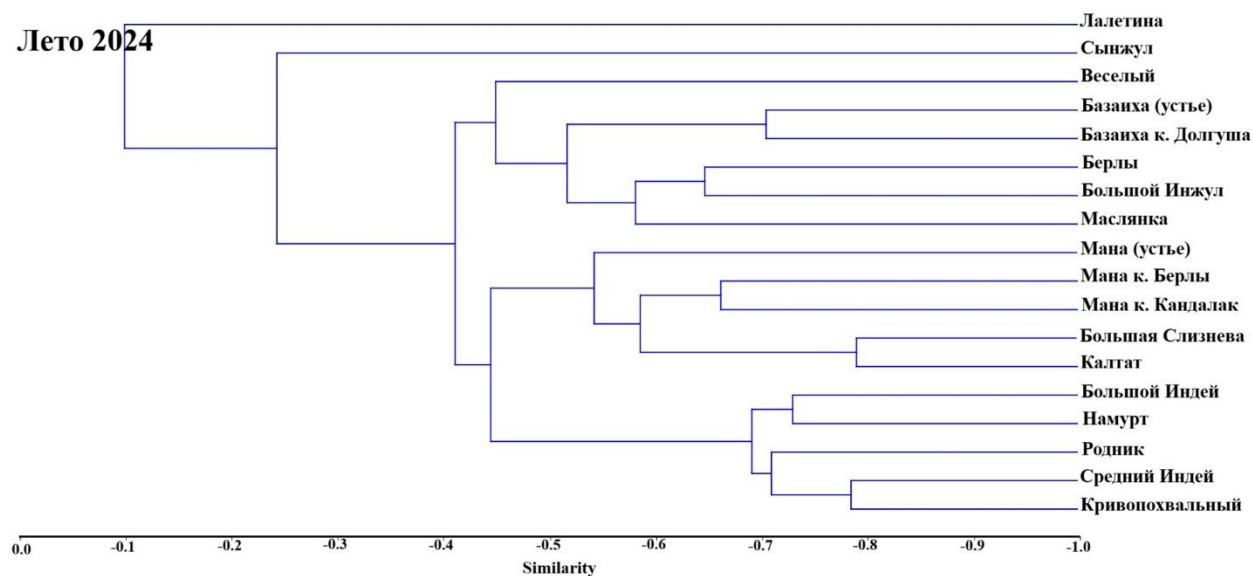


Рисунок 25. Дендрограмма иерархической кластеризации водотоков по индексу
Брэя–Кертиса НП «Красноярские Столбы», лето 2022–2024 гг.

Одной из причин, обуславливающих разницу сезонных кластеров является температура воды. Весной низкая температура воды ограничивает развитие фитопланктона, а летом, с повышением температуры воздуха и, как следствие, воды, возрастают как численность водорослей, так и биоразнообразие, различия между водотоками становятся более выраженными. Кроме того, таяние снега весной способствует перемешиванию воды, что приводит к выравниванию условий водной среды. Летом снижение стока приводит к формированию условий, которые усиливают пространственную неоднородность. Выявленные различия в дендрограммах кластеризации фитопланктона водотоков НП обусловлены совокупным действием сезонных и межгодовых факторов: сезонность определяет общий уровень гомогенности сообществ (весна – более однородна, лето – более дифференцировано). Межгодовая изменчивость связана с климатическими и гидрохимическими различиями этих лет.

Таким образом, структура фитопланктона является динамичной системой, чувствительной к изменениям внешней среды, что отражается в вариабельности кластеризации. В работе также проведен сравнительный анализ видового состава летнего фитопланктона водотоков НП различного размера за время исследований (таблица 8, рисунок 26).

Таблица 8. R-значения и уровень статистической достоверности (p-value) для пяти групп водотоков НП «Красноярские Столбы» при попарных сравнениях по процедуре ANOSIM

p-value					
	1	2	3	4	5
1		0,46	0,12	0,01	0,04
2	0,46		0,14	0,34	0,08
3	0,12	0,14		0,95	0,32
4	0,01	0,34	0,95		0,52
5	0,04	0,08	0,32	0,52	
R					
1		-0,01	0,10	0,105	0,26
2	-0,01		0,09	0,03	0,23
3	0,10	0,09		-0,16	0,06
4	0,11	0,03	-0,16		-0,02
5	0,26	0,23	0,06	-0,02	

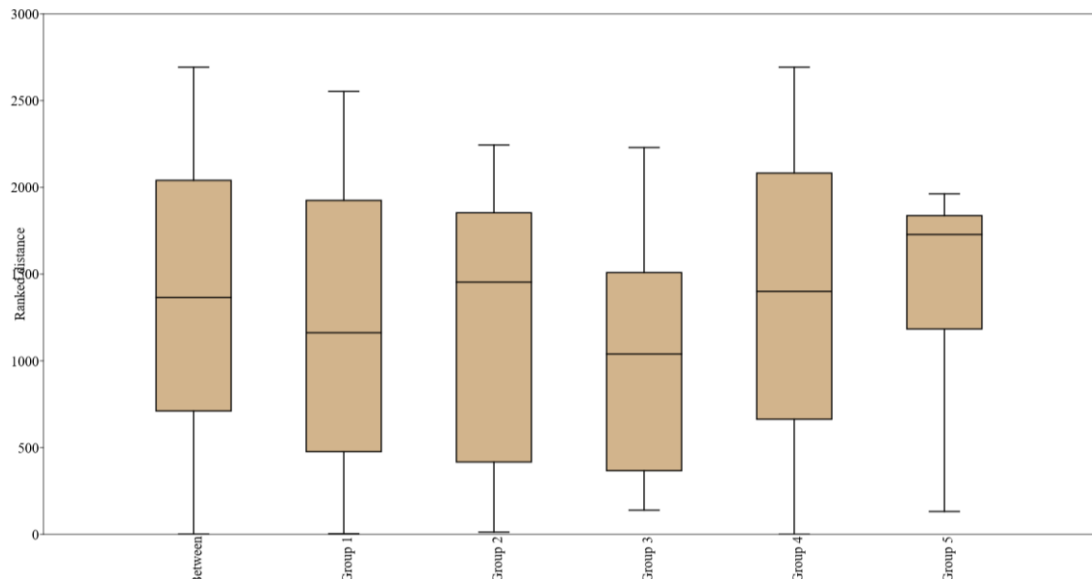


Рисунок 26. Боксплот различий (расстояние Брея-Кертиса) видового состава фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» различного размера в летнюю межень 2021–2024 гг.

Примечание: Group 1 – Крупные реки (Мана, Базаиха); Group 2 – средние реки (Большая Слизнева, Калтат); Group 3 – большие ручьи длиной 9–20 км; Group 4 – средние ручьи длиной 1–9 км; Group 5 – малые ручьи и родники ≤ 1 км).

Исследуемые водотоки были разделены на пять групп: 1 – Крупные реки (Мана, Базаиха), 2 – средние реки (Большая Слизнева, Калтат), 3 – большие ручьи длиной 9–20 км, 4 – средние ручьи длиной 1–9 км, 5 – малые ручьи и родники ≤ 1 км.

Статистика (R) в тесте ANOSIM (Analysis of Similarities) показывает, насколько сильно различаются заданные группы многомерных данных. Ее значения лежат в диапазоне от -1 до $+1$. Для интерпретации этого значения в экологии и биологии можно использовать следующие стандарты:

- $R > 0,75$ отличная (высокая) степень различия, группы практически не пересекаются в пространстве признаков.
- $0,50 < R \leq 0,75$ хорошее разделение, группы четко дифференцируются, но имеют определенное сходство.
- $0,25 < R \leq 0,50$ умеренное (среднее) разделение, группы заметно перекрываются, различия выражены слабо.

- $R \leq 0,25$ различия практически отсутствуют или группы идентичны по своему составу.

Анализ попарных сравнений указывает на преимущественно низкие значения R (в большинстве случаев $< 0,25$), что свидетельствует о высокой степени сходства фитопланктонных сообществ. Отдельные статистически значимые различия ($p \leq 0,05$) выявлены в двух случаях: между крупными реками и ручьями 1–9 км и между крупными реками и родниками.

При этом значения R в этих случаях остаются низкими (до 0,26), что говорит о слабовыраженных различиях, несмотря на статистическую значимость.

Низкое значение статистики ANOSIM ($R=0,04$) при отсутствии значимости ($p > 0,05$) указывает на высокую степень сходства видового состава фитопланктоценозов за счет гидрологической связанности водотоков в единую водную систему.

Низкие значения R могут быть обусловлены не только реальным сходством сообществ, но и высокой внутригрупповой вариабельностью, связанной с гетерогенностью условий среды (Anderson, Walsh, 2013). В данном случае это предположение подтверждается изменчивостью видового состава внутри выделенных групп водотоков. Отсутствие выраженных различий между крупными и малыми водотоками может объясняться концепцией континуума реки (River Continuum Concept), предложенной (Vannote et al., 1980). В рамках этой концепции речные экосистемы рассматриваются как непрерывный градиент, где изменения биоты происходят постепенно, а не дискретно. Это приводит к тому, что соседние участки водотоков, даже различающиеся по размеру, могут иметь сходный видовой состав.

При оценке с помощью теста SIMPER (Similarity of Percentage) вариабельности видового состава фитопланктона установлено, что наибольший вклад в различие видового состава фитопланктона в водотоках разного размера обусловлен вкладом цианопрокариот (таблица 9).

Таблица 9. Вариабельность видового состава водотоков
НП «Красноярские Столбы» (overall multi-group SIMPER)

Taxon	Average dissimilarity – среднее различие	Вклад в различия в %
Крупные и средние реки		
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	29,31	39,77
<i>Aphanocapsa incerta</i>	9,25	12,55
<i>Cocconeis sp.</i>	5,81	7,88
<i>Gomphonema sp.</i>	5,58	7,56
навикулоидные	3,40	4,62
<i>Navicula sp.</i>	3,27	4,43
<i>Nitzschia sp.</i>	2,89	3,92
<i>Meridion circulare</i>	2,45	3,33
<i>Melosira varians</i>	1,74	2,36
<i>M. undulata</i>	1,66	2,25
<i>Fragilaria sp.</i>	1,42	1,93
Крупные реки и большие/средние ручьи		
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	22,99	29,58
<i>Cocconeis sp.</i>	10,98	14,14
<i>Aphanocapsa incerta</i>	9,15	11,77
<i>Gomphonema sp.</i>	6,93	8,92
<i>Navicula sp.</i>	5,14	6,61
<i>Meridion circulare</i>	3,94	5,07
навикулоидные	3,64	4,69
<i>Cymbella sp.</i>	2,38	3,06
<i>Fragilaria sp.</i>	2,20	2,83
<i>Nitzschia sp.</i>	1,68	2,16
<i>Oocystis lacustris</i>	1,20	1,54
Крупные реки и малые ручьи/родники		
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	20,18	23,92
<i>Cocconeis sp.</i>	14,53	17,23
<i>Meridion circulare</i>	8,15	9,66
<i>Aphanocapsa incerta</i>	7,28	8,63
<i>Navicula sp.</i>	5,84	6,92
<i>Gomphonema sp.</i>	5,36	6,36
навикулоидные	4,44	5,27
<i>Cymbella sp.</i>	2,44	2,90
<i>Planothidium sp.</i>	2,21	2,62
<i>Fragilaria sp.</i>	1,94	2,30
<i>Nitzschia sp.</i>	1,78	2,11
<i>Oocystis lacustris</i>	1,13	1,34
Объединенная выборка		
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	25,03	31,86
<i>Cocconeis sp.</i>	9,07	11,55
<i>Aphanocapsa incerta</i>	8,47	10,78
<i>Gomphonema sp.</i>	6,91	8,80
<i>Meridion circulare</i>	5,16	6,57

Taxon	Average dissimilarity – среднее различие	Вклад в различия в %
<i>Navicula</i> sp.	4,23	5,38
навикулоидные	3,84	4,88
<i>Fragilaria</i> sp.	2,26	2,88
<i>Nitzschia</i> sp.	2,04	2,60
<i>Cymbella</i> sp.	1,54	1,96
<i>Planothidium</i> sp.	0,99	1,26
<i>Oocystis lacustris</i>	0,92	1,17
<i>Melosira varians</i>	0,76	0,97
<i>Kephyrion ovum</i>	0,73	0,93
<i>Monoraphidium minutum</i>	0,63	0,80
<i>Melosira undulata</i>	0,53	0,67
<i>Pinnularia</i> sp.	0,48	0,61
<i>Monoraphidium contortum</i>	0,48	0,61
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,39	0,50
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	0,35	0,45
<i>Schroederia setigera</i>	0,33	0,42
<i>Oocystis marssonii</i>	0,31	0,40
<i>Chlorococcum</i> sp.	0,28	0,35
<i>K.rubri-claustri</i>	0,27	0,34
<i>Ulnaria acus</i>	0,26	0,33
<i>Cyanothece aeruginasa</i>	0,22	0,28
<i>Nitzschia dissipata</i>	0,22	0,28
<i>Psammothidium</i> sp	0,18	0,23
<i>Achnanthidium</i> sp.	0,17	0,21
<i>Ulnaria ulna</i>	0,16	0,21
<i>Crucigenia quadrata</i>	0,16	0,21
<i>Ulnaria</i> sp.	0,11	0,14
<i>Tetraedron minimum</i>	0,10	0,13
<i>Chroococcus minimus</i>	0,08	0,10
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	0,07	0,08
<i>Oocystis submarina</i>	0,05	0,07
<i>Pseudokephyron conicum</i>	0,04	0,05
<i>Monoraphidium tortile</i>	0,02	0,03
<i>Gyrosigma exilis</i>	0,02	0,02
<i>Characium ornithocephalum</i> var. <i>ornithocephalum</i>	0,02	0,02

Различия в видовом составе фитопланктона в первой выборке – между крупными и средними реками – формируются, преимущественно, за счет цианопрокариот рода *Aphanocapsa* (52,32 %), второе место в различиях обуславливают случайно-планктонные виды диатомовых водорослей.

Во второй выборке, между крупными реками и большими/средними ручьями в формировании различий видового состава роль цианопрокариот

уменьшается, а значение случайно-планктонных видов диатомовых водорослей, характерных для более мелких водотоков, возрастает. Второе место по вкладу в различия в этой группе водотоков уже занимает типичный обитатель бентоса диатомея *Cocconeis sp.* Для этой группы характерно, хотя и на последней позиции, появление зеленых водорослей (*Oocystis lacustris*).

В фитопланктоценозах третьей группы водотоков – крупных реках и малых ручьях/родниках – так же, как и во второй группе, закономерно возрастает значение прикрепленных и бентосных форм диатомей и уменьшается – цианопрокариот. Например, цианопрокариота *Aphanocapsa incerta* перемещается уже на 4-е место, а третье место уже принадлежит диатомее *Meridion circulare*. Такое изменение хорошо отражает специфику фитопланктона родниковых экосистем, для которых характерно преобладание случайно-планктонных видов диатомей.

В то же время результаты SIMPER-анализа показывают, что различия между видовым составом фитопланктоценозов водотоков разного размера формируются за счет изменения вклада отдельных доминирующих видов, а не полной смены флоры. В своих работах Clarke (1993) подчеркивал, что SIMPER эффективен для выявления видов-индикаторов, формирующих различия между группами при общем сходстве сообществ.

Доминирование цианопрокариот рода *Aphanocapsa*, в первую очередь *Aphanocapsa holsatica*, во всех сравниваемых группах водотоков указывает на широкую экологическую пластичность этих видов. Высокая доля цианопрокариот рода *Aphanocapsa* в формировании различий в видовом составе фитопланктоценозов может быть связана с быстрым откликом этих видов на изменения трофического состояния и гидродинамики водотоков. Значительный вклад случайно-планктонных диатомовых водорослей (*Cocconeis sp.*, *Gomphonema sp.*, *Navicula sp.* и др.) особенно заметен при сравнении видового состава фитопланктона крупных водотоков с малыми ручьями/родниками. Установленный факт согласуется с литературными данными, согласно которым диатомовые водоросли играют ключевую роль в перифитонных сообществах и особенно

характерны для участков с твердым субстратом и высокой скоростью течения (Round et al., 1990). Увеличение их вклада в малых водотоках отражает большую роль бентосных и прикрепленных форм в формировании видового состава фитопланктона. Необходимо отметить вклад диатомеи *Meridion circulare*, которая является обычным обитателем холодных и хорошо аэрированных вод (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Присутствие этого вида в числе доминантов фитопланктона водотоков подтверждает значимое влияние гидрологических и температурных факторов на структуру гидробиоценозов.

Несмотря на выявленные статистически значимые различия видового состава фитопланктона между отдельными группами водотоков, их экологическая значимость остается ограниченной. Низкие значения R ($<0,3$) указывают на то, что эти различия носят количественный, а не качественный характер. Такие различия в структуре сообществ пресноводных экосистем, обусловлены изменением численности доминирующих видов, а не появлением уникальных таксонов (Legendre, Legendre, 2012).

Полученные результаты хорошо согласуются с современными представлениями о функционировании речных экосистем как динамичных и слабо дискретных систем, в которых границы между сообществами носят условный характер.

5.4. Влияние гидрологических и гидрохимических параметров на видовую структуру и численность фитопланктоценозов

В водотоках структура фитопланктона формируется под воздействием комплекса факторов, включающих как гидрологические характеристики (скорость течения, падение русла и пр.), так и гидрохимические показатели (температура, pH, концентрации биогенных элементов). Особый интерес представляет изучение фитопланктона в горно-таежных водотоках, где высокая динамика гидрологических процессов сочетается с относительно низкой антропогенной нагрузкой. Однако значительная сезонная вариабельность абиотических условий среды обуславливает сложность интерпретации полученных данных.

Проведенный комплексный анализ влияния гидрологических и гидрохимических факторов на таксономическую структуру фитопланктона (рассматриваемую как соотношение численности разных отделов водорослей) водотоков НП методом RDA на базе матрицы, объединяющей все водотоки и все сезоны, показал, что суммарная доля объясненной дисперсии структуры фитопланктона составляет 19,61 % ($R^2=0,196$; $R^2_{adj}=0,095$) (рисунок 27, таблица 10).

Низкое значение этого показателя указывает на относительно слабую объясняющую способность включенных факторов среды на таксономическую структуру фитопланктона. Основной вклад в объяснение вариабельности вносит первая ось (18,71 %), тогда как вклад второй оси составляет лишь 0,88 %. Это свидетельствует о слабой объясняющей способности модели при объединении данных о численности отделов фитопланктона в разные сезоны.

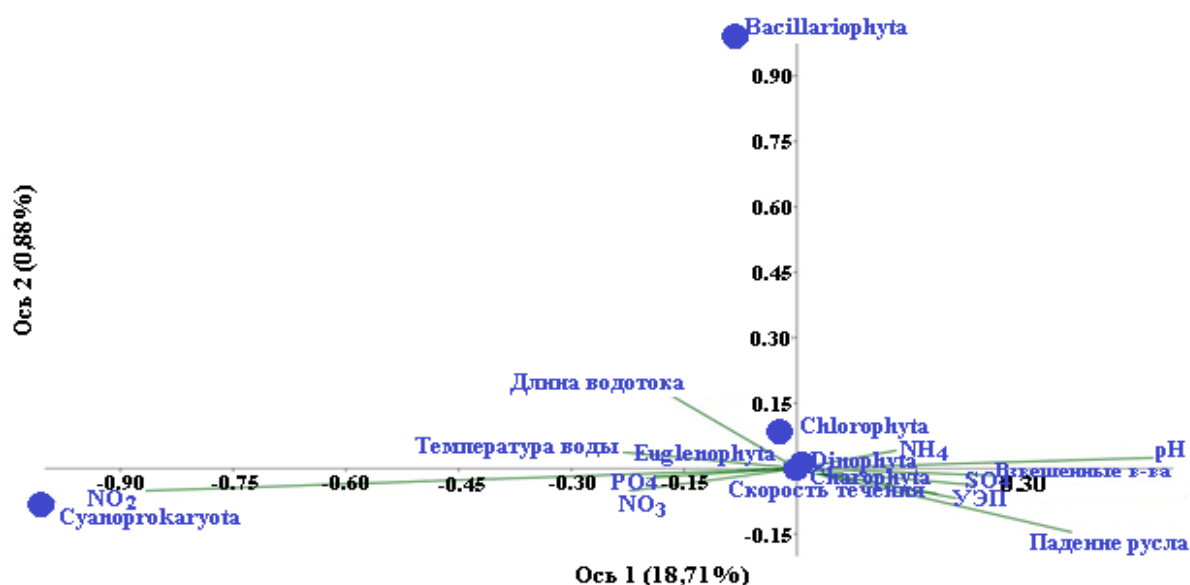


Рисунок 27. Ординационный биplot отделов фитопланктона в пространстве факторов среды НП «Красноярские Столбы» 2021–2024 гг.

Таблица 10. Вклад объясненной дисперсии в общую дисперсию численности отдельных групп фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды

Axis	Eigenvalue	%	Cumulative %	XY corr. (R)
Canonical				
1	$6,72 \times 10^5$	18,710	18,71	0,44
2	31677	0,880	19,59	0,48
3	742,99	0,020	19,61	0,26
4	27,24	0,001	19,61	0,28
5	0,23	$6,36 \times 10^{-6}$	19,61	0,22
6	0,04	$1,15 \times 10^{-6}$	19,61	0,10
7	$8,62 \times 10^{-30}$	$2,40 \times 10^{-34}$	19,61	0,14
Residual				
8	$2,79 \times 10^6$	77,6300	97,24	
9	88832	2,4700	99,71	
10	10193	0,2800	99,99	
11	273,22	0,0080	100	
12	3,96	0,0001	100	
13	3,27	$9,11 \times 10^{-5}$	100	
14	$1,38 \times 10^{-28}$	$3,84 \times 10^{-33}$	100	

Анализ факторных нагрузок показал, что численность Cyanoprokaryota тесно связана с первой осью ($r=-0,997$), а Bacillariophyta – со второй ($r=0,994$) (таблица 11). Остальные отделы водорослей не демонстрируют значимых связей. Это свидетельствует о том, что первая ось отражает градиент условий, значимых для цианопрокариот, а вторая ось – специфический, но очень слабый градиент для диатомовых.

Таблица 11. Факторные нагрузки, основанные на корреляциях для зависимых переменных (численность отдельных групп фитопланктона)

Отдел водорослей	Axis 1	Axis 2
Bacillariophyta	-0,0700	0,994
Chrysophyta	0,0020	-0,010
Dinophyta	$9,18 \times 10^{-21}$	$3,10 \times 10^{-19}$
Cyanoprokaryota	-0,9970	-0,070
Chlorophyta	-0,0100	0,080
Charophyta	-0,0002	0,001
Euglenophyta	$-8,11 \times 10^{-5}$	0,001

Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на таксономическую структуру фитопланктона показал, что наибольший вклад в первую ось вносят нитриты ($r=-0,35$) (таблица 12).

Таблица 12. Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на таксономическую структуру фитопланктона

Фактор среды	Axis 1	Axis 2
Длина водотока, км	-0,07	0,07
Среднее падение русла	0,15	-0,06
Скорость течения, м/с	0,04	-0,02
Температура воды, °C	-0,09	0,06
pH	0,19	0,01
Удельная электропроводность, мСм/см	0,08	-0,03
Сухой остаток	0,07	-0,02
NO ₂ ⁻	-0,35	-0,02
NO ₃ ⁻	-0,09	-0,02
NH ₄	0,05	0,01
SO ₄ ²⁻	0,09	-0,02
PO ₄ ³⁻	-0,09	-0,01
Взвешенные вещества, г/л	0,10	-0,01

Таким образом, цианопрокариоты наиболее чувствительны к биогенной нагрузке, прежде всего к соединениям азота, что хорошо согласуется с общей характеристикой этих водорослей (Корнева, Глущенко, 2020; Vazhenova, Mikhailov, 2021). В то же время диатомовые водоросли не демонстрируют выраженного отклика на определяемые условия, что свидетельствует об их высокой приспособленности к жизни в таких водотоках и значительной экологической толерантности ко всем варьирующим параметрам среды.

Значительная сезонная динамика факторов и структуры фитопланктона сильно снижает процент объясненной дисперсии. В качестве гипотезы предположим, что значительный вклад в вариабельность факторов среды может вносить именно сезон исследования и особенности каждого водотока. Далее выясним, какие факторы среды больше всего влияют на структуру фитопланктона на уровне отделов и функциональных групп в различные сезоны года.

Рассмотрим, какие факторы окружающей среды влияют на структуру фитопланктона на уровне отделов. Общая объясненная дисперсия в весенний паводок равна 23,4 % ($R^2=0,66$), в летнюю межень – 65,8 % ($R^2=0,66$). Факторная нагрузка на первую ось 20,76 %, на вторую – 2,59 % весной, летом – на первую ось 58,49 %, на вторую – 7,27 % (таблица 13, 14).

Таблица 13. Вклад объясненной дисперсии в общую дисперсию численности отделов фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Весенний паводок (май 2022–2024 гг.)				
Axis	Eigenvalue	%	Cumulative %	XY corr. (R)
Canonical				
1	$4,48 \times 10^5$	20,760	20,76	0,48
2	55816	2,590	23,35	0,52
3	195,05	0,010	23,36	0,30
4	65,80	0,003	23,36	0,36
Residual				
5	$1,58 \times 10^6$	73,410	96,77	5
6	67526	3,130	99,90	6
7	1883,50	0,090	99,99	7
8	276,80	0,010	100	8
Летняя межень (август 2022 и 2024 гг.)				
Canonical				
1	$9,69 \times 10^5$	58,490	58,49	0,80
2	$1,21 \times 10^5$	7,270	65,76	0,91
3	695,60	0,040	65,81	0,42
Residual				
4	$5,44 \times 10^5$	32,830	98,64	-
5	19850	1,200	99,84	-
6	2693,80	0,160	100	-

Таблица 14. Факторные нагрузки, основанные на корреляциях для зависимых переменных (численность отделов фитопланктона) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Отдел	Весенний паводок		Летняя межень	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Bacillariophyta	0,270	-0,961	-0,060	0,998
Цианопрокариоты	0,961	0,270	0,998	0,060
Chlorophyta	0,010	0,010	0,020	0,020
Chrysophyta	-0,005	-0,006	-	-

Цианопрокариоты и весной и летом связаны с первой осью, диатомовые водоросли – со второй (рисунок 28).

Весной в водотоках НП наблюдается большое количество факторов, вносящих помехи в оценку статистической значимости воздействия внешних параметров. В первую очередь, как мы уже оценили, это высокая скорость течения во всех водотоках. Вариабельность скоростей весной между различными водотоками невелика. Именно поэтому этот показатель и не виден на биплоте. Летом 2023 г., накануне отбора проб с водотоков НП, прошел дождь, после которого наблюдались высокие уровни воды и повышенные скорости течения, которые также оказали значимое влияние на статистические параметры, вследствие чего показатели 2023 года исключены из анализа, как аномальные.

Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на таксономическую структуру (на уровне отделов) фитопланктоценозов водотоков в весенний паводок и летнюю межень, показал, что положительное влияние на развитие цианопрокариот оказывают повышенные показатели температуры воды. Чем крупнее водоток, тем более вероятно в нем появление цианопрокариот в период весеннего паводка и летней межени. Диатомовые водоросли вновь не показали отклик на измеренные факторы среды, что говорит об их высокой экологической толерантности к условиям горных водотоков (таблица 15).

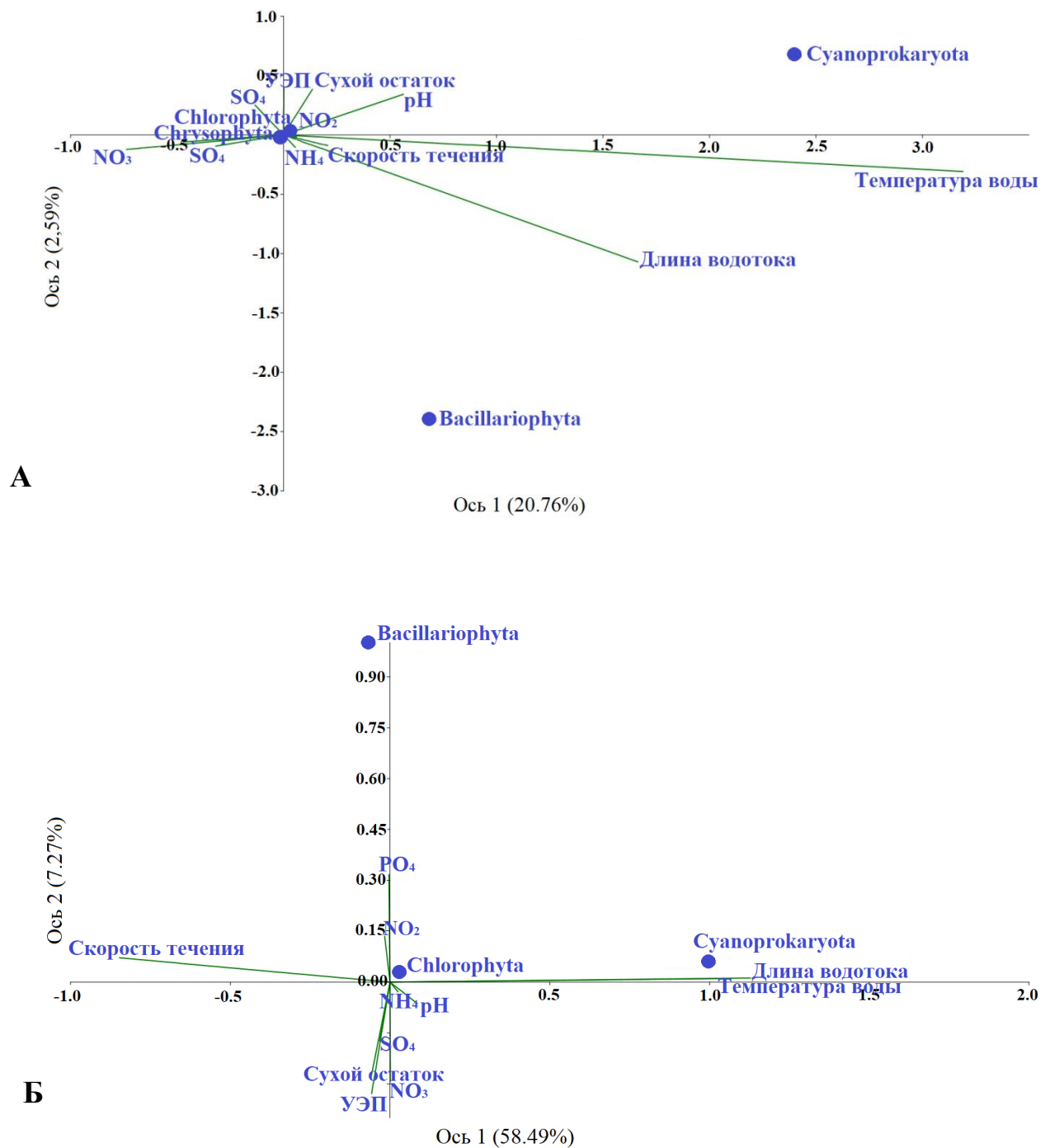


Рисунок 28. Ординационный биplot отделов фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» в пространстве факторов среды: А – весенний паводок (май 2022–2024 гг.); Б – летняя межень (август 2022 и 2024 гг.).

Таблица 15. Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на таксономическую структуру фитопланктона (на уровне отделов) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Фактор среды	Весенний паводок		Летняя межень	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Длина водотока	0,750	0,008	0,210	-0,130
Скорость течения	-0,560	0,050	0,036	-0,010
Температура воды	0,680	0,007	0,400	-0,040
pH	0,060	-0,040	0,070	0,040
УЭП	-0,040	-0,220	0,001	0,050
Сухой остаток	-0,040	-0,180	0,017	0,050
NO ₂ ⁻	-0,010	0,090	0,013	-0,004
NO ₃ ⁻	0,001	-0,190	-0,090	-0,020
NH ₄	0,020	-0,020	0,007	-0,013
SO ₄ ²⁻	-0,020	-0,120	-0,016	0,030
PO ₄ ³⁻	-0,002	0,210	-0,040	-0,010
Взвешенные вещества	-	-	-0,060	-0,007

Далее рассмотрим с применением того же метода RDA, какие из измеренных нами факторов окружающей среды влияют на структуру фитопланктона на уровне функциональных групп. Общая объясненная дисперсия весной равна 26,64 %, летом – 57,28 %. В весенний паводок факторная нагрузка на первую ось составила 21,48 %, на вторую – 5,16 %, в период летней межени – на первую ось 46,44 %, на вторую – 10,83 % (таблица 16, 17).

Истинно планктонные виды (прежде всего цианопрокариоты) связаны с первой осью, случайно-планктонные (диатомеи) – со второй (рисунок 29).

Положительное влияние на развитие фитопланктона оказывают повышенные температуры воды и замедление течения, определяемое в данном случае по уровню падения русла. Чем крупнее водоток (длина водотока), тем более вероятно в нем развитие истинно планктонных видов в период весеннего паводка и летней межени.

Таблица 16. Вклад объясненной дисперсии в общую дисперсию численности функциональных групп фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Весенний паводок				
Axis	Eigenvalue	%	Cumulative %	XY corr. (R)
Canonical				
1	$4,04 \times 10^5$	21,48	21,48	0,51
2	97120	5,16	26,64	0,57
Residual				
3	$1,21 \times 10^6$	64,30	90,94	-
4	$1,71 \times 10^5$	9,06	100	-
Летняя межень				
Canonical				
1	$3,95 \times 10^5$	46,44	46,44	0,79
2	92036	10,83	57,28	0,65
Residual				
3	$2,43 \times 10^5$	28,63	85,91	-
4	$1,20 \times 10^5$	14,09	100	-

Таблица 17. Факторные нагрузки, основанные на корреляциях для зависимых переменных (численность функциональных групп фитопланктона) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Функциональная группа	Весенний паводок		Летняя межень	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Истинно планктонные виды	0,93	-0,38	0,996	0,090
Случайно-планктонные виды	0,38	0,93	0,090	-0,996

Уровень влияния факторов в весенний паводок на численность случайно-планктонных видов значительно ниже, однако можно отметить положительную связь с размером водотока и отрицательную – с удельной электропроводностью и жесткостью воды (таблица 18).

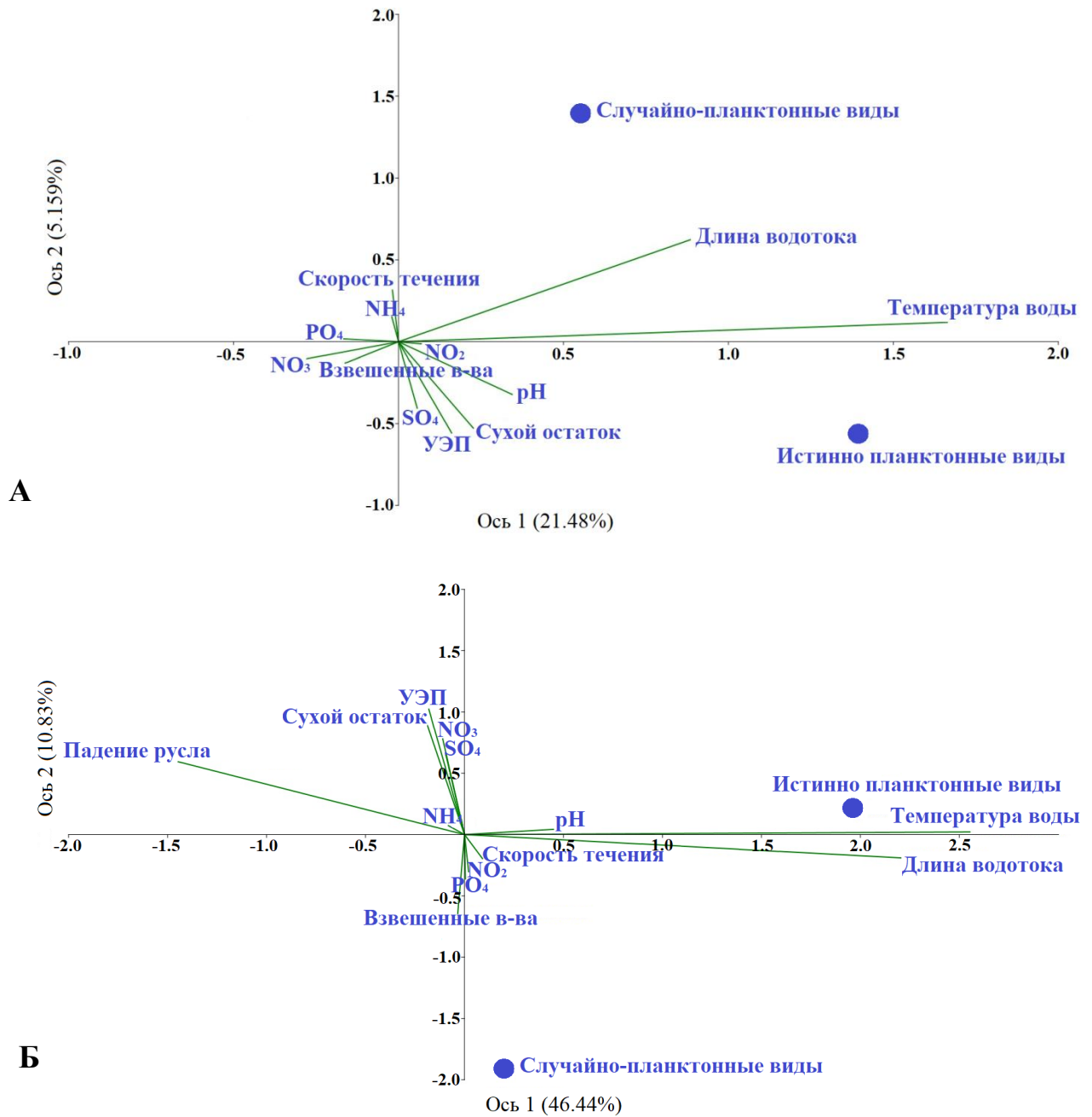


Рисунок 29. Ординационный биplot функциональных групп фитопланктона водотоков НП «Красноярские Столбы» в пространстве факторов среды: А – весенний паводок (май 2022–2024 гг.); Б – летняя межень (август 2022 и 2024 гг.).

Таблица 18. Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на структуру сообществ фитопланктона (на уровне функциональных групп) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период весеннего паводка (май 2022–2024 гг.) и летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Факторы среды	Весенний паводок		Летняя межень	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Длина водотока, км	0,220	0,160	0,550	-0,050
Среднее падение русла	-	-	-0,360	0,150
Скорость течения, м/с	-0,004	0,080	0,020	-0,050
Температура воды, °С	0,420	0,030	0,640	0,005
pH	0,090	-0,080	0,110	0,010
Удельная электропроводность, мСм/см	0,040	-0,140	-0,050	0,260
Сухой остаток	0,060	-0,140	-0,050	0,220
NO ₂ ⁻	0,020	-0,003	0,006	-0,080
NO ₃ ⁻	-0,070	-0,030	-0,030	0,200
NH ₄	-0,005	0,040	-0,020	0,020
SO ₄ ²⁻	0,010	-0,100	-0,020	0,170
PO ₄ ³⁻	-0,040	0,004	0,001	-0,090
Взвешенные вещества, г/л	-0,040	-0,030	-0,008	-0,160

В летнюю межень можно отметить отрицательную связь и истинно планктонных и случайно-планктонных видов с падением русла (высокие скорости течения в целом снижают численность фитопланктона в потоке) и с содержанием взвеси, положительную связь истинно планктонных видов с температурой, концентрацией нитратов и сульфатов, с удельной электропроводностью и жесткостью воды.

Поскольку наибольшее развитие фитопланктона в исследованных водотоках наблюдается в летний сезон, влияние факторов окружающей среды на структуру фитопланктона (на уровне видов) рассмотрим на примере летней межени с применением метода RDA. Общая объясненная дисперсия при учете численности каждого вида равна 56,85 %. Факторная нагрузка на первую ось 52,79 %, на вторую – 1,69 % (таблица 19). Большинство видов сконцентрировалось в начале координат (рисунок 30).

Таблица 19. Вклад объясненной дисперсии в общую дисперсию численности отдельных видов водорослей водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Axis	Eigenvalue	%	Cumulative %	XY corr. (R)
Canonical				
1	$4,04 \times 10^5$	52,790	52,79	0,79
2	12941	1,690	54,48	0,79
3	7181,10	0,940	55,42	0,65
4	5435,90	0,710	56,13	0,68
5	2909,60	0,380	56,51	0,46
6	1105,90	0,140	56,65	0,22
7	634,35	0,080	56,74	0,32
8	438,05	0,060	56,79	0,21
9	223,76	0,030	56,82	0,67
10	81,41	0,010	56,83	0,27
11	60,14	0,008	56,84	0,16
12	38,54	0,005	56,85	0,09
13	13,52	0,002	56,85	0,21

Большинство видов сконцентрировано в центре ординационного пространства, что указывает на слабую дифференциацию экологических ниш. Заметный отклик дали только 7 видов, которые являются структурообразующими по доминированию (таблица 20).

Предполагаем, что значительный вклад в вариабельность факторов вносит именно сезон исследования и особенности каждого водотока. Сезонная динамика факторов и структуры фитопланктона сильно снижает процент объясненной дисперсии. Выясняем, какие факторы больше всего влияют на структуру фитопланктона на уровне групп.

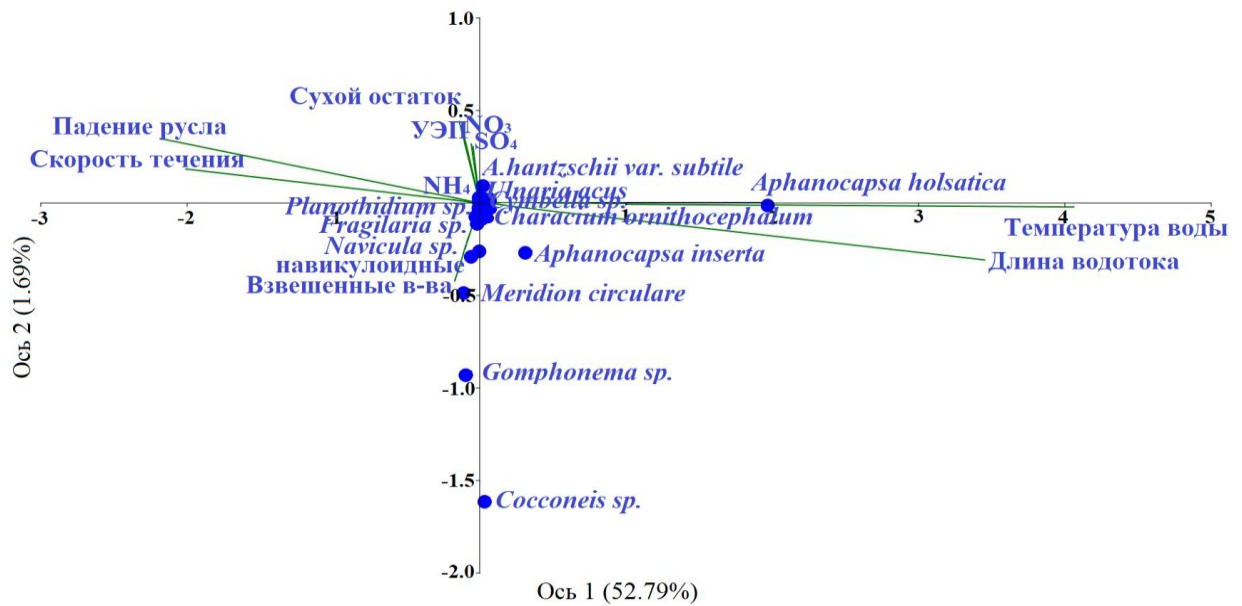


Рисунок 30. Ординационный биplot видов водорослей водотоков НП «Красноярские Столбы» в пространстве факторов среды в летнюю межень (август 2022 и 2024 гг.)

Таблица 20. Факторные нагрузки, основанные на корреляциях для зависимых переменных (численность отдельных видов водорослей) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период летней межени (август 2022 и 2024 гг.)

Таксон	Axis 1	Axis 2
<i>Cocconeis sp.</i>	0,017	-0,810
<i>Gomphonema sp.</i>	-0,050	-0,470
навикулоидные	-0,030	-0,150
<i>Navicula sp.</i>	-0,002	-0,130
<i>Meridion circulare</i>	-0,060	-0,240
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	0,980	-0,007
<i>Aphanocapsa incerta</i>	0,160	-0,140

Анализ различий в таксономической и видовой структуре фитопланктона по методу NMDS с применением метрики Брея-Кертиса был проведен на примере р. Калтат, поскольку эта река относится к числу крупных и для нее имеется

максимальное количество данных как по фитопланктону, так и по частоте измеренных параметров внешней среды (рисунок 31).

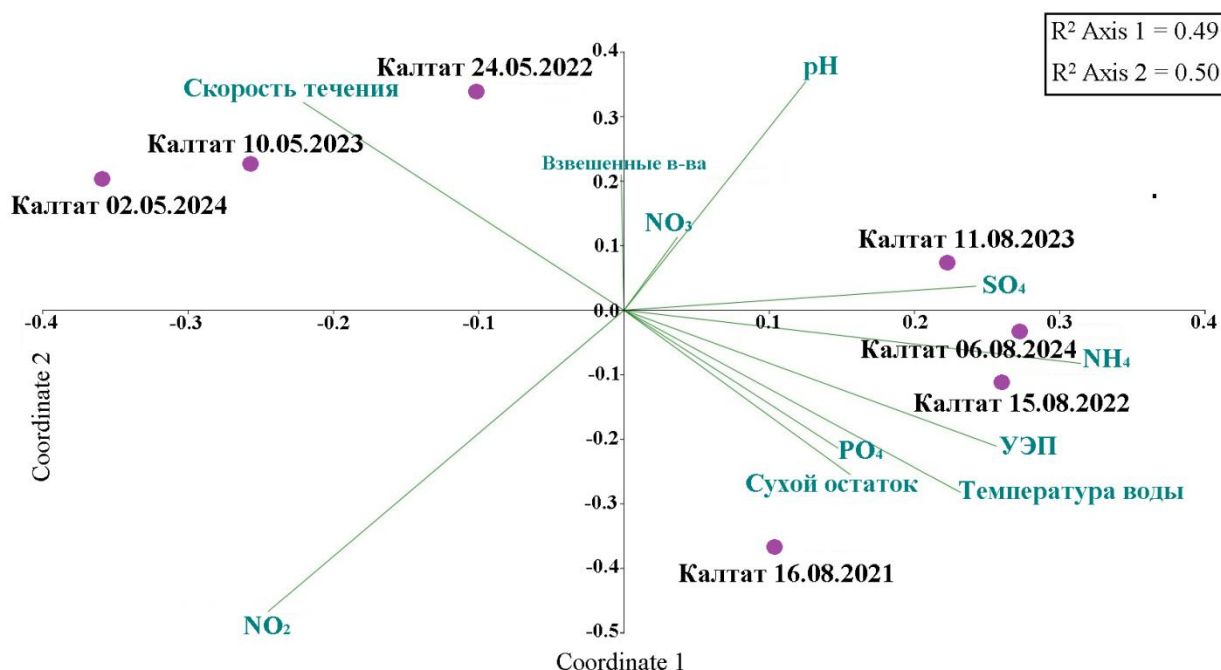


Рисунок 31. Ординация сообществ фитопланктона р. Калтат в различные даты отбора проб по видовой структуре на уровне сообществ

С высокой достоверностью показано, что весной структура фитопланктона определяется в первую очередь скоростью течения, а в летние месяцы демонстрирует зависимость от ряда других измеренных факторов, в том числе от температуры воды и от концентрации фосфатов и аммонийного азота. Соответственно, необходимо проводить факторный анализ отдельно для периода высокой воды и для летней межени.

Наиболее чувствительными являются цианопрокариоты *Aphanocapsa holsatica* и *A. incerta*, которые положительно реагируют на температуру воды и предпочитают наиболее крупные водотоки, но отрицательно относятся к скоростям течения (таблица 21).

Таблица 21. Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на структуру фитопланктона (на уровне отдельных видов) водотоков НП «Красноярские Столбы» в зависимости от факторов окружающей среды в период летней межени (август 2022, 2024 гг.)

Фактор среды	Axis 1	Axis 2
Длина водотока, км	0,580	-0,050
Среднее падение русла	-0,360	0,060
Скорость течения, м/с	-0,330	0,036
Температура воды, °С	0,680	-0,004
pH	0,120	-0,010
Удельная электропроводность, мСм/см	-0,020	0,070
Сухой остаток	-0,020	0,070
NO ₂ ⁻	-0,001	-0,020
NO ₃ ⁻	-0,010	0,050
NH ₄	-0,020	0,002
SO ₄ ²⁻	-0,008	0,050
PO ₄ ³⁻	-0,003	-0,002
Взвешенные вещества, г/л	-0,030	-0,070

При анализе связи истинно планктонных и случайно-планктонных (фитобентосных) видов в планктоне с сезонными изменениями факторов среды получили следующее:

Общая объясненная дисперсия 55,72 %, факторная нагрузка на первую ось 55,36 %, на вторую – 0,37 % (таблица 22, рисунок 32). Истинно планктонные виды связались с первой осью, а случайно-планктонные – со второй.

Таблица 22. Вклад объясненной дисперсии в общую дисперсию численности функциональных групп фитопланктона р. Калтат в весенний паводок и летнюю межень 2022–2024 гг. в зависимости от факторов окружающей среды

Axis	Eigenvalue	%	Cumulative %	XY corr. (R)
Canonical				
1	1,87×10 ⁸	55,36	55,36	0,55
2	1,23×10 ⁶	0,37	55,72	0,74
Residual				
3	1,49×10 ⁸	44,12	99,84	-
4	5,30×10 ⁵	0,16	100	-

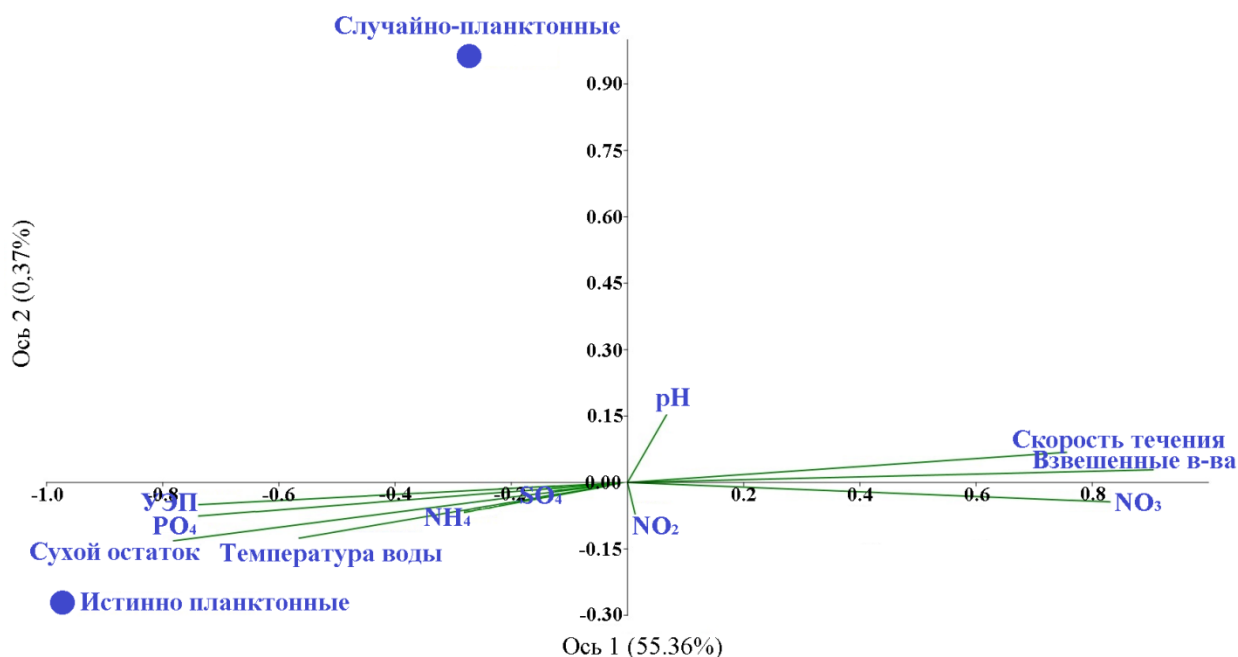


Рисунок 32. Ординация сообществ фитопланктона р. Калтат в различные даты отбора проб по видовой структуре на уровне функциональных признаков видов (результат неметрического MDS шкалирования).

Выясняем вклад отдельных факторов в объясненную дисперсию по каждой оси (таблица 23).

Таблица 23. Факторные нагрузки, основанные на корреляциях для зависимых переменных (численность отдельных функциональных групп фитопланктона)

Функциональная группа	Axis 1	Axis 2
Истинно планктонные виды	-0,86	- 0,21
Случайно-планктонные виды	-0,21	0,86

Истинно планктонные виды положительно реагируют на температуру воды и на содержание биогенных веществ и отрицательно – на повышенные скорости течения. Случайно-планктонные виды водорослей не дают отклик на изменение внешних условий, скорее всего по причине того, что эти изменения не выходят за границы толерантности для данных водорослей. Случайно-планктонные виды водорослей хорошо приспособлены в жизни в горных водотоках, а высокие

скорости течения в р. Калтат способствуют их постоянному присутствию в фитопланктоне (таблица 24).

Таблица 24. Статистический анализ значимости влияния гидрологических и гидрохимических параметров на таксономическую структуру фитопланктона р.

Калтат в весенний паводок и летнюю межень 2022–2024 гг. на уровне функциональных групп

Факторы среды	Axis 1	Axis 2
Скорость течения, м/с	0,36	0,040
Температура воды, °C	-0,50	-0,040
pH	0,19	0,070
Удельная электропроводность, мСм/см	-0,73	-0,040
Сухой остаток	-0,77	0,080
NO ₂ ⁻	0,05	-0,060
NO ₃ ⁻	0,83	-0,002
NH ₄	-0,31	0,030
SO ₄ ²⁻	-0,26	-0,020
PO ₄ ³⁻	-0,70	-0,050
Взвешенные вещества, г/л	0,85	0,040

Проведенный анализ показывает, что ключевым ограничением интерпретации полученных данных является высокая сезонная и межгодовая вариабельность условий среды. Объединение данных гидрологических и гидрохимических параметров по сезонам и годам исследований приводит к резкому снижению объясняющей способности моделей.

Исследования показали, что цианопрокариоты выступают как индикаторы изменения условий среды в горных водотоках, в первую очередь температуры воды и биогенной нагрузки. В то же время диатомовые водоросли демонстрируют устойчивость к изменениям факторов среды, что связано с их высокой экологической толерантностью. Функциональный подход оказался более информативным, поскольку отражает экологические стратегии организмов, а не только их таксономическую принадлежность.

5.5. Индексы альфа-биоразнообразия фитопланктоценозов рек

Одной из ключевых целей в экологических исследованиях является определение биоразнообразия сообществ. Значимой характеристикой для анализа биоразнообразия при известном количестве составляющих ее видов и численности особей, служит видовое альфа-разнообразие (Терещенко и др., 1994).

В настоящее время существует свыше сорока различных индексов, используемых для определения уровня биоразнообразия. Согласно критериям, сформулированным Ю. А. Песенко (1982), индексы, предназначенные для анализа разнородности биологических сообществ, должны соответствовать определенным условиям.

Во-первых, степень разнообразия в рамках сообщества прямо пропорциональна числу представленных в нем видов. Иными словами, чем больше видовое богатство сообщества, тем выше показатель его разнообразия.

Во-вторых, разнообразие сообщества увеличивается по мере роста его выравнинности. Выравнинность, в данном контексте, отражает равномерность распределения численности особей между различными видами. Следовательно, более сбалансированное соотношение численности видов свидетельствует о более высоком уровне разнообразия (Песенко, 1982).

Существующие индексы, оценивающие биоразнообразие, отличаются преимущественно тем, как они расставляют акценты между равномерностью распределения видов и их общим числом. Иными словами, различия в подходах к оценке биоразнообразия в значительной мере сводятся к тому, как алгоритмы этих индексов взвешивают относительную важность выравнинности и видового богатства. Это ключевой момент, определяющий специфику каждого индекса и его чувствительность к различным аспектам биоразнообразия (География и мониторинг биоразнообразия, 2002).

При оценке альфа-разнообразия принимаются во внимание два фактора: видовое богатство и выравнинность обилия видов. Для расчета видового

богатства идеально подходит индекс Маргалефа и Шеннона, меры доминирования – индекс доминирования Симпсона, а для расчета выравненности – одноименный индекс выравненности Симпсона. Индекс Маргалефа отражает плотность видов на определенной территории, т.е. чем выше значение этого индекса, тем большим видовым богатством характеризуется данная территория (География и мониторинг биоразнообразия, 2002). С другой стороны, по мнению С. С. Бариновой (2006) применение индекса Шеннона, обычно варьирующего в пределах от 1 до 5, по сравнению с индексом Маргалефа углубляет оценку альфа-биоразнообразия. Лучшим среди индексов доминирования считается индекс Симпсона, который варьирует от 0 до 1 и является весьма чувствительным индикатором доминирования одного или нескольких видов. Низкие значения индексов Симпсона характерны для сообществ с невыраженными доминантами и выравненностью структуры (Розенберг, 2007).

Вычисление индексов альфа-разнообразия осуществлялось исключительно для рек, характеризующихся максимальным обилием фитопланктона и имеющим существенное значение в глобальных биосферных процессах. Данный подход обусловлен стремлением акцентировать внимание на водных объектах, проявляющих наиболее выраженное биоразнообразие. Анализ сосредоточен на реках, где фитопланктон представлен в наибольшем количестве, что, в свою очередь, оказывает влияние на функционирование экологических систем.

Параметры альфа-разнообразия фитопланктоценозов рек НП имеют невысокие значения, варьируя в широких пределах в зависимости от времени и места отбора (таблица 25). По значению индекса Маргалефа фитопланктоценоз рек Мана, Калтат, Большая Слизнева характеризуется невысоким видовым богатством, что связано, прежде всего, с воздействием такого лимитирующего фактора как скорость течения. Невысокое значение индекса Шеннона для фитопланктоценозов рек Мана, Калтат, Большая Слизнева, так же, как и индекс Маргалефа, характеризует низкое разнообразие и выравненность их структуры. Это связано с неблагоприятными условиями для развития планктона, характерными для горных водотоков (Bushi, Nimasow, 2024).

Таблица 25. Индексы альфа-разнообразия фитопланктона рек
НП «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Река	Индексы альфа-разнообразия			
	Маргалефа	Шеннона	доминирования Симпсона	выравненности сообщества Симпсона
Мана	1,32±0,08	1,30±0,11	0,44±0,05	0,56±0,05
Базаиха	2,28±0,13	2,30±0,14	0,36±0,06	0,64±0,06
Калтат	1,32±0,14	1,54±0,20	0,34±0,08	0,66±0,08
Большая Слизнева	1,11±0,15	1,45±0,21	0,35±0,09	0,65±0,09

Примечание: после $\pm$ указана стандартная ошибка среднего арифметического

Для фитопланктоценоза р. Базаихи значение индекса Шеннона и Маргалефа выше, чем в других реках, что связано с преобладанием зеленых водорослей в численности фитопланктона, имеющих положительную корреляцию со значениями индекса Шеннона (Орлова, 2013). Средние значения индексов Симпсона соответствуют благополучному состоянию фитопланктоценозов рек НП, но высокие значения верхних пределов этих индексов в устьях рек Базаиха 0,88 и Мана 0,97 могут указывать на наличие негативной тенденции в состоянии фитопланктоценозов этих рек. Об этом же свидетельствует присутствие в составе доминирующих комплексов фитопланктона рек Базаиха и Мана безгетероцистных цианопрокариот рода *Aphanocapsa*.

Таким образом, показатели альфа-биоразнообразия фитопланктоценозов рек НП указывают на невысокий или умеренный уровень видового богатства (индекс Маргалефа варьирует от 1,11 до 2,28) и невысокую сложность структуры большинства фитопланктоценозов по значению индекса Шеннона (от 1,30 до 2,30). Средние значения индексов доминирования (0,34–0,44) и выравнимости Симпсона (0,56–0,66) соответствуют благополучному состоянию фитопланктоценозов рек, но высокие значения верхних пределов этих индексов (0,88 и 0,97) в устьях рек Базаиха и Мана) указывают на наличие негативной тенденции в их состоянии.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ ВОДОТОКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ»

6.1. Реки

Водная экосистема, как природный объект, является единством взаимосвязанных среды и обитающей в ней биоты. На формирование водных экосистем влияет множество процессов природного и антропогенного характеров, происходящих на территории водосбора. Для достоверной оценки качества вод необходимо знание как гидрохимических, так и биологических характеристик исследуемых водотоков и водоемов (Михеева, 1983; Трифонова, 1990; Абакумов, 2009, 2012).

Актуальность и перспективность использования водорослей как индикаторных организмов при изучении изменений среды, в которой они обитают, не вызывает сомнения. Использование водорослей в биомониторинге уже много лет составляет часть государственных мониторинговых систем окружающей среды в России. В силу своей восприимчивости к параметрам окружающей среды, водоросли имеют существенное значение в биоиндикации. В совокупности с другими аналитическими процедурами, биоиндикация широко применяется для мониторинга качества воды и экологической оценки различных водных объектов (Шитиков и др., 2003; Баженова, 2005; Барина и др., 2006, 2019).

Оценка экологического состояния водотоков НП проводилась на основе показателей индекса сапробности, биомассы фитопланктона и трофического состояния водных экосистем за период 2021–2024 гг.

Исследования сапробности водных объектов имеют важное значение в биомониторинге и наряду с другими методами биоиндикации широко

используется для контроля качества вод. Индекс сапробности, обоснованный в главных трудах этого направления (Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1963; Zelinka, Marvan, 1968), показывает степень органического загрязнения вод в виде числовых значений, что может быть использовано в сравнительном аспекте при проведении сезонных и многолетних мониторинговых наблюдений.

Целью определения сапробности является оценка качества воды, основанной на толерантности к органическому загрязнению присутствующих в исследуемом водном объекте видов-индикаторов. Степень загрязнения водной среды легко окисляемыми органическими соединениями отражает индекс сапробности, тесно связанный с процессами разложения органического вещества. При этом используются списки видов-индикаторов, разработанные Р. Кольквитцем и М. Марссоном и дополненные В. Сладечком (Sládeček, 1973), которые широко применяются в России и других странах для оценки экологического состояния водных объектов. Зоны толерантности к органическому загрязнению, характеризуются определенным набором видов-индикаторов, соответствующими химическими условиями, а также общим характером дна водоема и самой воды (Шитиков и др., 2003; Баринова и др., 2006, 2019).

В фитопланктоне исследованных водных объектов НП идентифицировано 157 ВВТ (54,33 %) водорослей, являющихся индикаторами сапробности (см. таблицу 6). Среди организмов, предпочитающих чистые воды (χ , α - χ , χ - α , α -сапробионты), в обследованных реках и ручьях выявлено 42 ВВТ, что соответствует 26,75 % от общего числа индикаторов сапробности. Наиболее многочисленную группу индикаторов сапробности – 65 ВВТ, или 41,40 % – составляют виды с широким диапазоном устойчивости к органическому загрязнению (χ - β -, α - α -, α - α -, α - β -, β - α -мезосапробионты), способные вегетировать как в незагрязненных, так и в загрязненных участках водных объектов. Эта группа видов играет важную роль в поддержании высокой способности водных объектов НП к

самоочищению (Баженова, 2005). Индикаторные виды водорослей загрязненных вод (β -, α -, β - α -, α - ρ -мезосапробионты) представлены 50 ВВТ, что составляет 31,85 %.

Таким образом, видовой состав водорослей, обладающих индикаторными свойствами в отношении сапробности, свидетельствует о наличии легко окисляемых органических соединений в водотоках НП. В исследованных реках значения индекса варьируют от 1,20 до 2,09, что соответствует колебаниям от олигосапробной до β -мезосапробной зоны и указывает, что реки находятся в удовлетворительном состоянии (таблица 26).

Значение индекса сапробности в реке Мана охватывает две зоны: нижняя граница (1,37) находится в олигосапробной зоне, верхняя граница (1,63) – в β -мезосапробной зоне. Качество воды по индексу сапробности в р. Мана в целом можно характеризовать как относительно чистую с тенденцией к умеренному загрязнению

Индекс сапробности воды в р. Базаиха также варьирует в широком диапазоне значений от олигосапробной зоны (1,42) до β -мезосапробной зоны (2,09). Загрязнение вод реки Базаиха обусловлено сочетанием природных и антропогенных факторов.

Сравнительный анализ значений индексов сапробности Пантле и Букк воды рек Мана и Базаиха на территории НП (кордоны Берлы, Кандалак и Долгуша) и за его пределами (устье рек, пос. Береть) выявил, что на территории национального парка индекс сапробности ниже, чем за его пределами (рисунок 33). Это свидетельствует о более высокой степени органического загрязнения вод рек Мана и Базаиха в устьевой части, где аккумулируется воздействие на их экосистемы и повышается уровень антропогенной нагрузки.

Таблица 26. Индекс сапробности фитопланктона, УКИЗВ, качество воды и трофический статус по биомассе фитопланктона исследуемых рек НП «Красноярские Столбы» 2021–2024 гг.

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона	Качество воды по УКИЗВ*	Категория трофности
р. Мана							
2021	Август	1,37±0,01	3а	1,81±0,75	3а	4а	мезотрофная
2022	Май	1,48±0,05	2б	0,31±0,14	2а	3б	олиготрофная
	Август	1,51±0,04		0,29±0,14			
	Октябрь	1,51±0,11		0,96±0,62	2б	4а	мезотрофная
2023	Май	1,45±0,10		0,85±0,24			
	Август	1,47±0,06		0,11±0,03	2а	3б	олиготрофная
2024	Май	1,46±0,07	0,66±0,21	2б			
	Август	1,63±0,03	3а	0,31±0,07	2а		
	Октябрь	1,44±0,05	2б	0,24±0,17			
р. Базаиха							
2022	Май	1,93	3а	0,11	2а	2	олиготрофная
	Август	1,86±0,19		0,29±0,06			
	Октябрь	2,09±0,13		0,12±0,06		2	
2023	Май	1,84±0,03		0,28±0,17			
	Август	1,78±0,11		0,27±0,03	2а	3а	мезотрофная
2024	Май	1,61±0,09	0,84±0,48	2б			
	Август	1,42±0,06	2б	0,31±0,18			
	Октябрь	1,77±0	3а	0,38±0,29			

Окончание таблицы 26

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона	Качество воды по УКИЗВ*	Категория трофности
р. Калтат							
2021	Август	1,88	3а	0,64	3а	нет данных	мезотрофная
2022	Май	1,86	3а	0,52	2б		эвтрофная
	Август	1,83	3а	4,45	3б		
2023	Май	1,94	3б	0,15	2а		олиготрофная
	Август	1,68	3а	0,42	2а		
2024	Май	1,81	3а	0,06	1		
	Август	1,55	2б	0,45	2а		
	Октябрь	1,78	3а	0,17	2а		
р. Большая Слизнева							
2021	Август	1,70	3а	0,55	2а	нет данных	олиготрофная
2022	Май	1,95	3а	0,09	1		
	Август	1,53	2б	0,29	2а		
2023	Май	1,20	2б	0,09	1		
	Август	1,37	2б	0,06			
2024	Май	1,52	2б	0,10	2а		
	Август	1,64	3а	0,60			
	Октябрь	1,55	2б	0,04	1		

Примечание:

*УКИЗВ (удельный комбинаторный индекс загрязненности воды) приведен по данным Государственного доклада «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае» и Министерства экологии Красноярского края 2021, 2022, 2023, 2024 гг.

Класс качества воды: 1 – предельно чистая, 2а – чистая, 2б – чистая, 3а – удовлетворительной чистоты, 3б – удовлетворительной чистоты, 4а – грязная

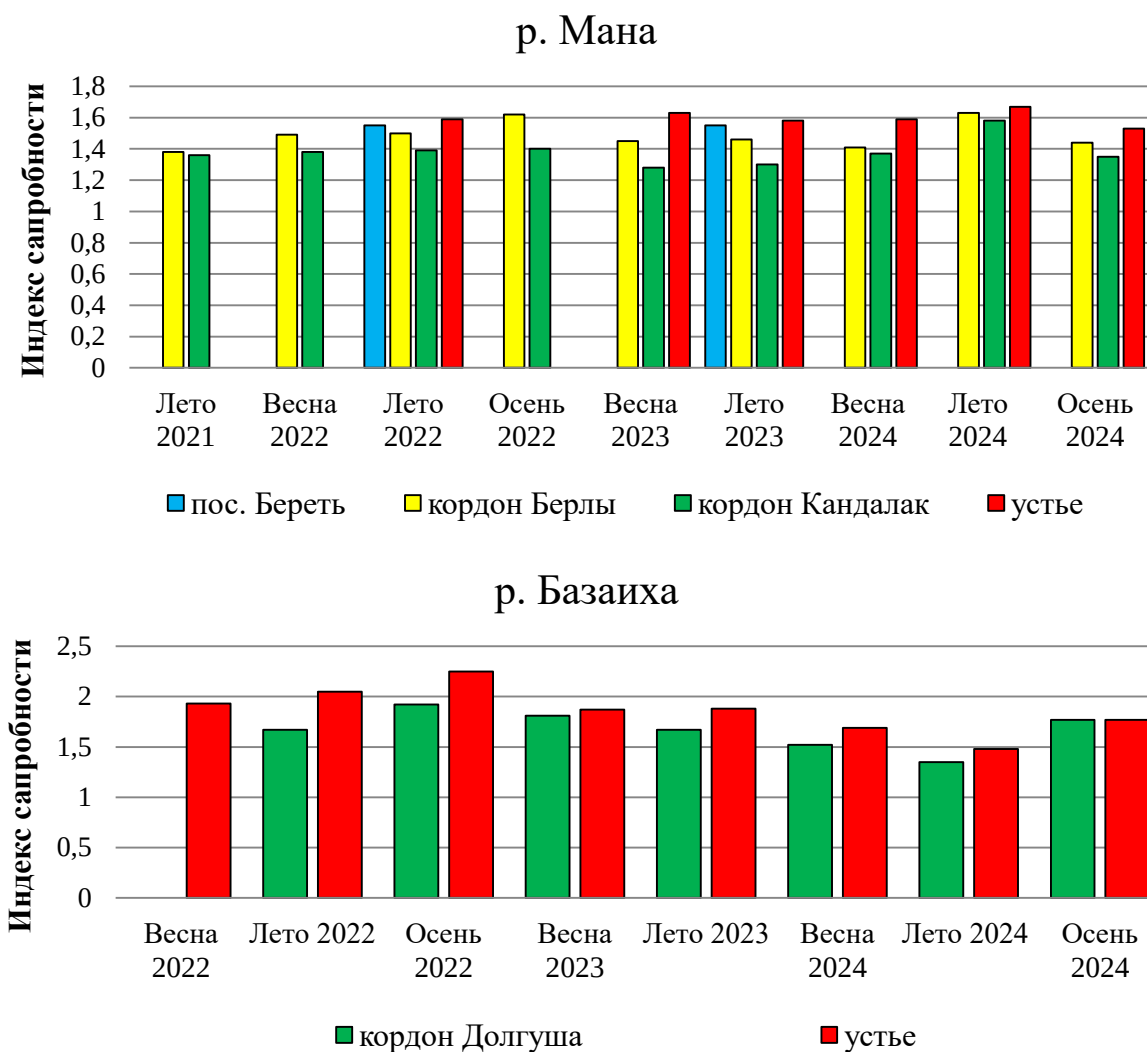


Рисунок 33. Индексы сапробности Пантле и Букк по показателям фитопланктона воды рек Мана и Базаиха на территории НП «Красноярские Столбы» и за ее пределами 2021–2024 гг.

Снижение показателей индекса сапробности в реке Мана вниз по течению от пос. Береть на территории НП свидетельствует о значительном потенциале самоочищения реки.

К числу основных индикаторных видов водорослей в водотоках НП относятся следующие группы:

- диатомовые водоросли родов *Nitzschia*, *Melosira*, *Ulnaria*, характерные обитатели β -мезосапробных вод;

- цианопрокариоты рода *Aphanocapsa*, развитие которых связано с высоким уровнем эвтрофирования и загрязнения легко окисляемыми органическими веществами.

Особенно значимым для биоиндикации является увеличение доли цианопрокариот рода *Aphanocapsa* в устьевых зонах рек, что непосредственно приводит к росту значений индекса сапробности. В то же время на участках рек в пределах национального парка в фитопланктоне преобладают диатомовые водоросли родов *Cocconeis* и *Meridion*, характерные обитатели более чистых вод.

Таким образом, уровень антропогенной нагрузки оказывает существенное влияние на качество воды в реках Мана и Базаиха, что отражается в повышении индекса сапробности и изменении структуры фитопланктона на участках рек за пределами территории НП.

Относительно стабильными значениями индекса сапробности характеризуется вода реки Калтат (1,55–1,94). Значения индекса соответствуют в основном β -мезосапробной зоне (удовлетворительной чистоты) и только в августе 2024 г. индекс снижается до верхней границы олигосапробной зоны (1,55). Диапазон колебаний значений индекса относительно узкий, что указывает на постоянство уровня загрязнения. В реке Калтат поддерживается устойчивый режим умеренного загрязнения легко окисляемыми органическими веществами.

Наиболее низкие показатели индекса сапробности воды среди исследованных рек НП присущи р. Большая Слизнева (1,20–1,95). Именно здесь был отмечен самый низкий показатель индекса – 1,20, что соответствует олигосапробной зоне. Река Большая Слизнева характеризуется устойчивым режимом с преобладанием чистых и умеренно загрязненных участков.

Важным индикатором трофического состояния водоемов и уровня поступления биогенных веществ является общая биомасса фитопланктона. Известно, что для холодных и быстро текущих горных рек, к которым относятся исследованные водотоки НП, характерен низкий или средний уровень продуктивности их экосистем (Возженникова, 1958; Митрофанова, 2009; Габышев, 2015).

В р. Мана общая биомасса фитопланктона варьирует в широких пределах от 0,11 (лето 2023 г.) до 1,81 г/м³ (лето 2021 г.), что соответствует колебаниям от олиготрофной до мезотрофной категории, причем максимальный показатель биомассы ближе к верхнему пределу мезотрофной категории – мезо-эвтрофному разряду трофности. Чередование олиготрофных и мезотрофных условий указывает на высокую сезонную изменчивость продуктивности исследованных рек.

Показатели общей биомассы фитопланктона в р. Базаиха колеблются в более узких пределах (0,11–0,84 г/м³), что также соответствует колебаниям от олиготрофной до мезотрофной категории вод. Максимальный показатель общей биомассы фитопланктона в р. Базаиха ниже, чем в р. Мана и соответствует мезотрофному разряду.

Наиболее высокая изменчивость показателей общей биомассы фитопланктона наблюдалась в р. Калтат – от 0,06 весной 2024 г. до 4,45 г/м³ летом 2022 г. Максимальный показатель биомассы фитопланктона был обусловлен высокой численностью крупноклеточных видов случайно-планктонных диатомей, смытых в толщу воды интенсивными дождями, прошедшими накануне отбора проб. Категория трофности этой реки колебалась от олиготрофной до эвтрофной.

Река Большая Слизнева характеризуется минимальными значениями общей биомассы фитопланктона: от 0,04 осенью 2024 г. до 0,60 г/м³ летом 2024 г., что соответствует олиготрофной категории трофности.

Полученные данные демонстрируют разнообразие трофического статуса исследованных рек НП – от олиготрофной категории р. Большая Слизнева до мезотрофной категории рек Мана и Базаиха. Интенсивные осадки способствуют смыву с прибрежной территории горных рек крупноклеточных видов диатомовых водорослей и временному повышению общей биомассы фитопланктона до эвтрофной категории, как например в р. Калтат. Следует отметить, что случайно-планктонные виды водорослей в реках обладают низкой фотосинтетической активностью и существенной роли в общей продуктивности не играют (Баженова,

1992), поэтому повышение продуктивности р. Калтат летом 2022 г. до эвтрофной категории носит временный характер.

Класс качества воды по биомассе фитопланктона исследованных рек НП колебался от 1 до 3 класса. Несколько раз за время исследований в летний сезон в реках был зафиксирован более низкий класс качества воды (3 класс «удовлетворительной чистоты») – в реках Мана и Калтат в августе 2021 г., и в р. Калтат в августе 2022 г. Снижение качества воды было обусловлено значительным повышением биомассы фитопланктона в этих реках из-за обилия крупноклеточных видов случайно-планктонных диатомей, смытых в толщу воды интенсивными дождями, прошедшими накануне отбора проб.

Результаты наших исследований демонстрируют, что класс качества воды в реках Мана и Базаиха, основанный на биомассе фитопланктона, значительно выше оценки, полученной с использованием УКИЗВ (см. таблицу 26). Особенно заметно это различие в р. Мане, где расхождения в оценках достигают двух-трех порядков. По-нашему мнению, данный факт еще раз подтверждает, что системы оценки качества воды, опирающиеся исключительно на гидрохимические показатели, не обеспечивают научно обоснованной и объективной оценки экологического состояния водных объектов (Шитиков и др., 2003).

Таким образом, исследованные реки на территории НП характеризуются преимущественно β -мезосапробным типом вод, что соответствует зоне удовлетворительной чистоты. Большинство водотоков относится к чистым или слабо загрязненным водам. Трофический статус рек соответствует преимущественно олиготрофной или мезотрофной категории вод. В целом исследованные реки сохраняют достаточно высокий уровень устойчивости, однако их состояние требует постоянного экологического мониторинга, ввиду наблюдающихся негативных явлений. Полученные данные могут служить базовой точкой для долгосрочного экологического мониторинга и разработки природоохранных мероприятий, направленных на поддержание и улучшение качества водной среды.

6.2. Ручьи

Большинство исследованных ручьев НП «Красноярские Столбы» за исследуемый период наблюдений 2021–2024 гг. характеризуются хорошим или удовлетворительным экологическим состоянием (Приложение Д).

Значения индекса сапробности, отражающего степень загрязнения воды легко окисляемыми органическими веществами колеблются в диапазоне 0,9–2,20, что указывает на удовлетворительное экологическое состояние водотоков. Большинство ручьев относится к β -мезосапробной зоне, что может сигнализировать как о признаках антропогенного воздействия, так и об естественных вариациях гидрохимического режима.

Биомасса фитопланктона в ручьях в большинстве случаев низкая и колеблется в диапазоне от 0,005 в весенний сезон в Роднике до 0,46 г/м³ в летний сезон в руч. Лалетина, что характерно для олиготрофных водных объектов. Наибольшие значения биомассы зафиксированы в отдельных случаях: в ручье Лалетина (0,69 г/м³) (летом 2022 г.), ручье Берлы (0,88 г/м³) (в октябре 2022 г.) и роднике (0,81 г/м³) (летом 2024 г.). Максимальный показатель биомассы отмечен в ручье Большой Инжул (2,90 г/м³) в октябре 2024 г., что соответствует эвтрофной категории вод.

Ручьи Большой Инжул и Берлы протекают в заболоченной зоне НП. Благодаря высокому увлажнению и богатым почвам, здесь по сырым берегам и урезу воды развивается крупное гигрофильное разнотравье (средняя высота растений около 1,5 м, максимальная – более 2,5 м) (Зарубина и др., 2025). Разложение этой фитомассы способствует повышению трофности водотоков в осенний период.

Ручей Лалетина находится в наиболее рекреационно нагруженной зоне НП. Непосредственно вдоль ручья проложена экологическая тропа и основной подъем к центральной группе Столбов.

Весной значения индекса сапробности и биомассы фитопланктона ручьев минимальны, что связано с интенсивным поступлением талых вод и повышенным водообменом. В летний период (август) в ручьях наблюдается увеличение биомассы фитопланктона и некоторое повышение индекса сапробности. Это обусловлено снижением скоростей течения, повышением температуры воды, активным развитием водорослей и усилением процессов фотосинтеза. Осенью показатели снова снижаются вследствие охлаждения воды и уменьшения освещенности.

Трофический статус большинства исследованных ручьев соответствовал олиготрофной категории вод, и только в ручье Лалетина и в роднике летом была зафиксирована мезотрофная категория вод. Единичный случай эвтрофного состояния отмечен осенью 2024 г. в ручье Большой Инжул из-за вегетации цианопрокариоты *Pleurocapsa minor* (5,37 млн кл./л) (Баженова, Эйхвальд, 2025б).

Таким образом, олиготрофный трофический статус ручьев обусловлен тем, что в них складываются неблагоприятные условия для развития фитопланктона.

Качество воды в исследованных ручьях НП достаточно высокое во все сезоны года и колеблется в пределах от 1 класса «предельно чистая» до 2 класса «чистая». Класс 3б – удовлетворительной чистоты был зафиксирован только один раз – в ручье Большой Инжул.

Некоторые ручьи НП демонстрируют относительно стабильные показатели качества воды (например, Маслянка, Большой Индей, Намурт). Другие характеризуются более выраженными колебаниями показателей, что может быть связано с гидрологическими особенностями, локальными источниками органических веществ или сезонными изменениями условий среды.

Для более точной индикации антропогенной, в том числе рекреационной нагрузки на реки и ручьи НП была сделана попытка вычленивать структурные показатели фитопланктона. Было установлено, что видовой состав фитопланктона ручьев заповедной зоны НП «Красноярские Столбы» и ручья Лалетина в летнюю межень 2024 г., значительно различаются (рисунок 34).

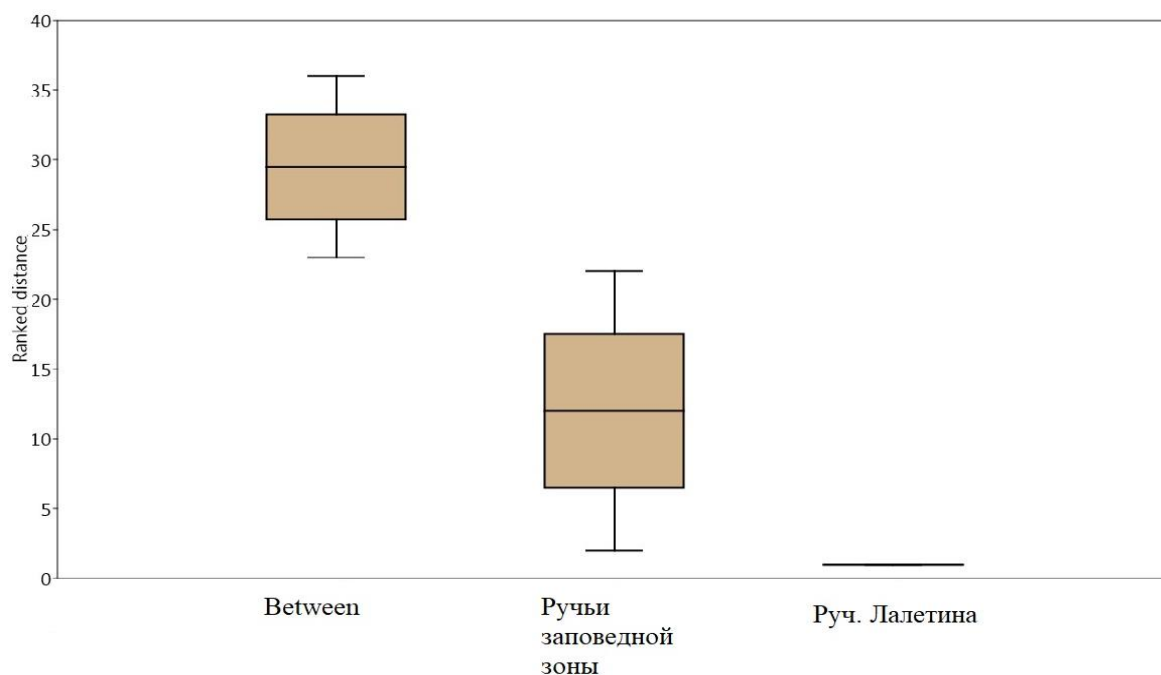


Рисунок 34. Боксплот различий (расстояние Брея-Кертиса) видового состава фитопланктона ручьев заповедной зоны НП «Красноярские Столбы» и ручья Лалетина в летнюю межень 2024 г. ($p=0,0293$, $R=1$)

Основной вклад в различия видового состава фитопланктона ручьев вносит цианопрокариота *Aphanocapsa holsatica*, являющаяся монодоминантом в ручье Лалетина. При этом из фитопланктона ручья Лалетина исчезли случайно-планктонные виды диатомей *Cocconeis* sp., *Meridion circulare*, *Gomphonema* sp. и другие навикулоидные, характерные для всех малых и средних ручьев в особо охраняемой зоне НП (таблица 27).

Аналогичная картина характерна для фитопланктона родника, в котором в летнюю межень 2024 года также доминировали безгетероцистные мелкоклеточные цианопрокариоты.

Таким образом, экосистемы водотоков НП «Красноярские Столбы» в целом находятся в удовлетворительном экологическом состоянии. В структуре фитопланктоценозов некоторых водотоков отмечены факты, свидетельствующие о наличии негативных процессов, развивающихся в их экосистемах. К ним относятся доминирование безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот рода *Aphanocapsa* и преобладание в составе индикаторов сапробности видов с

широким пределом толерантности к загрязнению легко окисляемыми органическими веществами.

Таблица 27. Вариабельность видового состава фитопланктона ручьев заповедной зоны НП «Красноярские Столбы» и ручья Лалетина в летнюю межень 2024 г.
(overall multi-group SIMPER)

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	52,130	58,43	58,43
<i>Meridion circulare</i>	10,240	11,47	69,91
<i>Gomphonema</i> sp.	6,640	7,45	77,35
навикулоидные	5,530	6,20	83,55
<i>Cocconeis</i> sp.	2,980	3,34	86,89
<i>Planothidium</i> sp.	2,430	2,72	89,61
<i>Oocystis lacustris</i>	1,100	1,23	90,84
<i>Monoraphidium minutum</i>	1,050	1,17	92,01
<i>Fragilaria</i> sp.	0,995	1,12	93,13

В реках Мана и Базаха негативное влияние на состояние их экосистем оказывает повышенная антропогенная нагрузка, обусловленная на Мане неорганизованным отдыхом в устьевой части и ежегодными сплавами туристов по реке в теплый период, а на Базаихе сильное антропогенное влияние фиксируется в нижнем течении, где река проходит через частный сектор Красноярска.

Существенный уровень антропогенного воздействия зафиксирован также в ручьях Лалетина и Моховой, пространственно приуроченных к зоне максимальной рекреационной нагрузки в пределах НП. Дополнительным фактором интенсификации антропогенного влияния выступает наличие обустроенной экологической тропы, проходящей вдоль русел данных водотоков, что обуславливает возрастание риска локального загрязнения, а также реализации механического воздействия на прибрежно-водную растительность и донные субстраты. На участках, расположенных в отдаленных, слабо посещаемых и строго охраняемых зонах НП, уровень антропогенного воздействия оценивается

как минимальный. Фитопланктоценозы водных объектов на данных территориях характеризуются сохранением естественных структурных параметров.

Полученные данные свидетельствуют не только о разнообразии сложившихся в водотоках НП абиотических условий, но и о разном уровне антропогенной нагрузки на их экосистемы. Для оценки уровня уже сложившейся рекреационной нагрузки на ручьи можно рекомендовать биомониторинг на основе оценки содержания в пробах фитопланктона, как в период весеннего паводка, так и в период летней межени, безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот.

Для разработки более точной системы биоиндикации на основании показателей развития фитопланктона для водотоков НП требуется дальнейшее проведение исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведенное исследование водотоков национального парка «Красноярские Столбы» в 2021–2024 гг. позволило установить характерные особенности видового разнообразия, таксономической структуры, межгодовой и сезонной динамики обилия фитопланктона. Работа включала как классические флористические и фитоценотические исследования фитопланктоценозов, так и оценку экологических условий их формирования и существования в различные гидрологические сезоны года. Работа проведена на водотоках различного размера – от родников до крупных рек (Мана и Базаиха) как в заповедных, так и в рекреационно нагруженных зонах национального парка, а также на прилегающих территориях.

Получены первые данные о видовом составе фитопланктона водотоков НП, включая редкие и индикаторные виды, таксономической структуре, составе доминирующих комплексов. Материалы архива, включающие фотографии створок различных таксонов диатомовых водорослей, являются ценным ресурсом для идентификации видов при проведении дальнейших работ в регионе.

Проведен эколого-географический анализ идентифицированных видов, изучено пространственное распределение, численность, биомасса, межгодовая и сезонная сукцессия фитопланктона. На основе натурных наблюдений проведен многофакторный анализ влияния гидролого-гидрохимических факторов на структуру сообществ фитопланктона в водотоках различного масштаба.

Проведенные исследования существенно дополнили ограниченную информацию о фитопланктоне горных водотоков Восточного Саяна, в составе диатомовых водорослей найдено 10 новых для флоры России видов. Структура фитопланктоценозов достаточно корректно отражает степень внешнего воздействия, в том числе и рекреационной нагрузки, на водотоки. Результаты работы могут быть полезны при разработке системы регионального биомониторинга водных объектов.

Сформирована база данных по видовому составу и обилию фитопланктона, которая может служить основой для дальнейшего биомониторинга водных

объектов НП «Красноярские Столбы», что особенно важно в связи с растущей антропогенной нагрузкой на территорию НП и глобальными изменениями климата. Для оценки уровня рекреационной нагрузки на ручьи можно рекомендовать биомониторинг на основе оценки содержания в пробах фитопланктона безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот.

Полученные данные о влиянии гидролого-гидрохимических факторов среды на структуру фитопланктона водотоков НП значительно дополняют информацию об экологических характеристиках сообществ. Дальнейшие исследования фитопланктона водотоков НП и прилегающей территории могут способствовать разработке более точной региональной системы биоиндикации водных экосистем.

ВЫВОДЫ

1. За время исследований в фитопланктоне водотоков НП было выявлено 290 видовых и внутривидовых таксонов (BBT) водорослей, включая номенклатурный ранг вида, из 7 отделов, в том числе: Cyanoprokaryota – 8, Chrysophyta – 6, Dinophyta – 1, Euglenophyta – 15, Bacillariophyta – 204, Chlorophyta – 50, Charophyta – 6. Основу видового богатства фитопланктона формируют диатомовые водоросли, образующие 70,59 % от общего числа идентифицированных BBT, в их составе найдено 10 новых для флоры России таксонов. Остальные отделы водорослей играют подчиненную роль в таксономической структуре фитопланктона. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона рек и ручьев НП имеют черты, типичные для горных водотоков.

2. Эколого-географическая характеристика идентифицированных видов водорослей из планктона водотоков НП весьма разнообразна и отражает сложившиеся в них условия. По месту обитания преобладают планктонно-бентосные виды водорослей, по отношению к минерализации воды – индифференты, pH среды – акалифилы, по географической приуроченности – космополиты. В составе индикаторов сапробности преобладают виды с широким диапазоном толерантности к загрязнению легко окисляемыми органическими веществами (41,4 % от общего числа индикаторов сапробности).

3. Доминирующий комплекс фитопланктона водных объектов НП характеризуется сложной структурой и высоким разнообразием, его формируют 31 BBT из 4 отделов, в том числе: Cyanoprokaryota – 4, Bacillariophyta – 8, Chlorophyta – 15, Chrysophyta – 4. Основную роль в доминирующих комплексах играют цианопрокариоты рода *Aphanocapsa* и случайно-планктонные диатомеи родов *Meridion* и *Cocconeis*. Среди второстепенных доминантов значительную долю составляют мелкоклеточные хлорококковые водоросли.

4. В формирование общей численности фитопланктона рек НП основной вклад вносят диатомовые водоросли и мелкоклеточные колониальные

цианопрокариоты. Общая биомасса фитопланктона рек формируется в основном диатомовыми водорослями.

Общую численность фитопланктона ручьев НП формируют цианопрокариоты, диатомовые и зеленые водоросли, а биомассу – диатомовые водоросли. Характерной особенностью осеннего фитопланктона в некоторых ручьях является повышенная вегетация цианопрокариоты *Pleurocapsa minor*.

5. Межгодовые и сезонные колебания численности и биомассы фитопланктона в водотоках НП определяются вариациями климатических факторов, гидрохимических условий и гидрологического режима. На основании статистического анализа методами RDA, NMDS, ANOSIM и SIMPER установлено, что в фитопланктоценозах водотоков НП цианопрокариоты положительно откликаются на повышение биогенной нагрузки, прежде всего соединений азота ($r=-0,35$, $p=-0,02$) и температуры воды (весной $r=0,68$, $p=0,007$; летом $r=0,40$, $p=-0,04$). Чем крупнее водоток, тем более вероятно в нем появление цианопрокариот в период весеннего паводка ($r=0,75$, $p=0,008$) и летней межени ($r=0,21$, $p=-0,13$). Диатомовые водоросли не демонстрируют выраженного отклика на измеренные условия, что свидетельствует об их высокой толерантности к диагностированным варьирующим параметрам среды.

6. Показатели альфа-биоразнообразия фитопланктоценозов рек НП указывают на невысокий или умеренный уровень видового богатства и невысокую сложность структуры большинства фитопланктоценозов. Индекс Маргалефа варьирует от 1,11 до 2,28, индекс Шеннона – от 1,30 до 2,30, средние значения индексов доминирования (0,34–0,44) и выравненности (0,56–0,66) Симпсона соответствуют благополучному состоянию фитопланктоценозов рек, но высокие значения верхних пределов этих индексов (0,88 и 0,97) указывают на наличие негативной тенденции в состоянии фитопланктоценозов в устьях рек, находящихся вне заповедной зоны.

7. Трофический статус исследованных водотоков НП колеблется от олиготрофной до мезотрофной категории вод, изредка достигая эвтрофной категории. Качество вод в большинстве водных объектов соответствовало

1 классу «предельно чистых» и/или 2 классу «чистых вод», в отдельных случаях был зафиксирован 3 класс «удовлетворительной чистоты».

8. Экологическое состояние исследованных водотоков НП «Красноярские Столбы» оценивается в целом как удовлетворительное, но в структуре фитопланктоценозов отдельных водотоков НП на участках с повышенным уровнем антропогенного воздействия отмечены факты, свидетельствующие о наличии негативных процессов, развивающихся в их экосистемах. К ним относятся доминирование безгетероцистных мелкоклеточных цианопрокариот рода *Aphanocapsa* и преобладание в составе индикаторов сапробности видов с широким пределом толерантности к загрязнению легко окисляемыми органическими веществами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов, В. А. Контроль качества вод по гидробиологическим показателям в системе Гидрометеорологической службы СССР / В. А. Абакумов // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям Труды Советско-английского семинара. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – С. 93–100.
2. Абакумов, В. А. О наблюдениях и сравнительных оценках состояния экологических систем / В. А. Абакумов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экологических систем. Т. 1. – Л., 1978. – С. 64–69.
3. Абакумов, А. И., Многомодельный подход к исследованию водных экосистем / А. И. Абакумов, Е. Е. Гиричева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – №1-7. – С.1399–1403.
4. Абакумов, А. И. Влияние условий среды на распределение фитопланктона в водоеме / А. И. Абакумов, Ю. Г. Израильский // Математическая биология и биоинформатика. – 2012. – Т. 7. № 1. – С. 274–283.
5. Алекин, О. А. Основы гидрохимии / О. А. Алекин. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – 444 с.
6. Алимов, А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А. Ф. Алимов. – СПб.: Наука, 2000. – 147 с.
7. Алимов, А. Ф. Ресурсный потенциал видов, сообществ и экосистем континентальных водоемов / А. Ф. Алимов, В. В. Бульон, С. М. Голубков // Успехи современной биологии. – 2009. – Т. 129. – № 6. – С. 516–527.
8. Ангелова, С. В. Влияние туризма на национальный парк «Красноярские Столбы» / С. В. Ангелова // Экология, окружающая среда и здоровье человека: XXI век: Материалы региональной научной конференции школьников, студентов и молодых ученых: Красноярский государственный аграрный университет. – 2024. – С. 213–215.
9. Андрианова, А. В. Биотические индексы и метрики в оценке качества воды малых рек на территории природного парка «Ергаки» (юг Красноярского

края) / А. В. Андрианова // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22. – № 3. – С. 439–451. DOI :10.15372/SEJ20150311

10. Андрианова, А. В. Индекс биоиндикации качества воды малых рек горного ландшафта Сибири / А. В. Андрианова // Новые методы и результаты исследований ландшафтов в Европе, Центральной Азии и Сибири: Монография. В 5 томах. Под редакцией В. Г. Сычева, Л. Мюллера. – М.: Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии имени Д.Н. Прянишникова, 2018. – С. 382–387.

11. Ануфриева, Т. Н. Гидробиологический мониторинг рек Базаихи, Маны, Качи (бассейн Енисея) / Т. Н. Ануфриева, С. П. Шулепина, Н. Е. Коваленко // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: матер. Всероссийс. конф. с международ. участием, посв. 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории. Красноярск. – 2009. – С. 240–243.

12. Бадмаева С. Э. Мониторинг гидрохимического состояния реки Енисей в г. Красноярске / С. Э. Бадмаева, Ю. А. Соколова // Вестник КрасГАУ. – 2017. – №8. – С. 100–104.

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 / О. П. Баженова. – Омск: Изд-во ОмГАУ, 2005. – 248 с.

15. Баженова, О. П. Первые сведения о фитопланктоне и экологическом состоянии реки Васюган (Томская область) / О. П. Баженова, Н. Н. Барсукова // Сибирский экологический журнал. – 2022. – Т. 29. – № 6. – С. 742–750. DOI: 10.15372/SEJ20220610

16. Баженова, О. П. Видовой состав, таксономическая структура и доминирующие комплексы фитопланктона рек и ручьев национального парка «Красноярские Столбы» / О. П. Баженова, К. А. Эйхвальд, С. И. Генкал,

Е. Ф. Тропина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2025a. – № 70. – С. 157–178. DOI : 10.17223/19988591/70/9

17. Баженова, О. П. Альгологические исследования в национальном парке «Красноярские Столбы» / О. П. Баженова, К. А. Эйхвальд // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: тезисы IV междунар. науч.-практич. конф. – Барнаул, 2025b. – С. 13–14.

18. Балонов, И. М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии / И. М. Балонов // Методика изучения биогеоценозов. – М.: Наука, 1975. – С. 87–90.

19. Баринова, С. С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С. С. Баринова, Л. А. Медведева, О. В. Анисимова. – Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. – 498 с.

20. Баринова, С. С. Простой метод подготовки постоянных препаратов диатомовых и оценка обилия микроводорослей в целях биоиндикации. Водные биоресурсы и среда обитания / С. С. Баринова // Водные биоресурсы и среда обитания. – 2018. – Т.1., №3–4. – С. 56–62. DOI: 10.47921/2619-1024_2018_1_3-4_56

21. Баринова, С. С. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы / С. С. Баринова, Е. П. Белоус, П. М. Царенко. – Хайфа: Изд-во Университета Хайфы, 2019. – 367 с.

22. Безматерных, Д. М. Водные экосистемы: состав, структура, функционирование и использование: учебное пособие / Д. М. Безматерных. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. – 97 с.

23. Березина Н. А. Структурные характеристики биотических сообществ каменистой литорали Выгозерского водохранилища / Н. А. Березина, Ю. И. Губелит, Л. В. Жакова, Т. М. Тимакова, В. А. Петухов, А. Н. Шаров // Труды КарНЦ РАН. – 2013. – № 6. – С. 28–36.

24. Биоиндикация и биотестирование в пресноводных экосистемах: учебное пособие для высших учебных заведений / Н. В. Зуева, Д. К. Алексеев, А. Ю. Куличенко, Е. А. Примаков, Ю. А. Зуев, Е. Ю. Воякина, А. Б. Степанова. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 140 с.

25. Богатов, В. В. Аккумуляция тяжелых металлов пресноводными гидробионтами в горнорудном районе юга Дальнего Востока России / В. В. Богатов, Л. В. Богатова // Экология. – 2009. – Т. 40. – № 3. – С. 202–208.

26. Бондаренко, Н. А. Фитопланктон горных озер Восточной Сибири / Н. А. Бондаренко // Известия Самарского научного центра РАН. – 2006. – Т. 8. – № 1. – С. 176–190.

27. Бондаренко, Н. А. Структура и продукционный потенциал летнего фитопланктона озера Байкал в современный период / Н. А. Бондаренко, И. И. Русанов, С. М. Черницына, О. В. Шубенкова, А. С. Захаренко, Т. В. Погодаева, Н. В. Пименов, Т. И. Земская // Водные ресурсы. – 2022. – Т. 49. – № 1. – С. 66–76. DOI: 10.31857/S0321059622010059

28. Булгаков, Н. Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов / Н. Г. Булгаков // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122. – № 2. – С. 115–135.

29. Бульон, В. В. Новый взгляд на парадигму фосфорного контроля в лимнологии / В. В. Бульон // Успехи современной биологии. – 2016. – Т. 136. – № 3. – С. 311–318. DOI:10.31857/S0321059620030037

30. Водоросли. Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк, Г. М. Паламарь-Мордвинцева, З. И. Ветрова, Е. Л. Кордюм, Н. А. Мошкова, Л. П. Приходькова, О. В. Коваленко, В. В. Ступина, П. М. Царенко, В. П. Юнгер, М. И. Радченко, О. Н. Виноградова, Л. Н. Бухтиярова, Л. Ф. Разумна. – Киев: Наукова Думка, 1989. – 608 с.

31. Возженникова, Т. Ф. Водоросли р. Катунь и ее притоков в районе курорта Чемал / Т. Ф. Возженникова // Известия СО АН СССР. – 1958. – № 8. – С. 114–125.

32. Волосникова, Г. А. Реабилитация антропогенно нарушенных территорий. Практикум / Г. А. Волосникова, О. А. Мищенко. – СПб: Лань, 2024. – 304 с.

33. Волошко, Л. Н. Золотистые водоросли водоемов севера России. Роды *Synuroopsis*, *Uroglena* (Chromulinaceae) / Л. Н. Волошко // Астраханский Вестник экологического образования. – 2017. – № 2 (40). – С. 109–120.

34. Габышев, В. А. Структура фитопланктона р. Чары (Восточная Сибирь) и среда его обитания в начале летнего периода (июнь) / В. А. Габышев, О. И. Габышева // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2012. – № 29. – С. 144–151.

35. Габышев, В. А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.10 / Габышев Виктор Александрович. – М., 2015. – 47 с.

36. Габышев, В. А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири / В. А. Габышев, О. И. Габышева. – Новосибирск: Изд. АНС «СиБАК», 2018. – 416 с.

37. Габышев, В. А. К изучению влияния тяжелых металлов на развитие фитопланктона озер г. Якутска и окрестностей / В. А. Габышев, О. И. Габышева // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2020. – Т. 25. – № 4. – С. 81–91. DOI: 10.31242/2618-9712-2020-25-4-6

38. Генкал, С. И. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири / С. И. Генкал, Н. А. Бондаренко, Л. А. Щур // Отв. ред. В. Г. Девяткин. Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папарина РАН; Лимнологический институт СО РАН; Институт вычислительного моделирования СО РАН. – Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2011. – 72 с.

39. Генкал, С. И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем крайнего севера Западной Сибири / С. И. Генкал, М. И. Ярушина. – М.: Научный мир, 2017. – 212 с.

40. Генкал, С. И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири: монография / С. И. Генкал, М. И. Ярушина // РАН, Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папарина, Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. – М.: Научный мир, 2018. – 210 с.

41. Генкал, С. И. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России / С. И. Генкал, М. С. Куликовский, И. В. Кузнецов. – Ярославль: Филигрань, 2020. – 430 с.
42. Генкал, С. И. Каталог диатомовых водорослей водоемов Усть-Ленского заповедника и сопредельных территорий / С. И. Генкал, В. А. Габышев. – Новосибирск: Наука, 2023. – 128 с.
43. Генкал, С. И. Диатомовые водоросли водотоков национального парка «Красноярские Столбы» / С. И. Генкал, К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Биология внутренних вод, 2025. – Т.18., №4. – С. 539–546. DOI: 10.31857/S0320965225040017
44. География и мониторинг биоразнообразия / Н. В. Лебедева, Д. А. Криволуцкий, Ю. Г. Пузаченко, К. Н. Дьяконов, Г. М. Алещенко, А. В. Смуров, В. Н. Максимов, В. С. Тикунов, Г. Н. Огуреева, Т. В. Котова; под ред. Н. С. Касимова, Э. П. Романовой, А. А. Тишкова. – М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. – 432 с.
45. Геологические достопримечательности [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://museum.krasfond.ru/> (дата обращения 20.02.2026).
46. Горбулин, О. С. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов / О. С. Горбулин // Альгология. – 2012. – Т. 22. – № 3. – С. 303–315.
47. Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн Енисея (без бассейна Ангары и Пясины). Л.: Гидрометеиздат, 1985. – Т. 1, вып 12. – 702 с.
48. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2021 году». – Красноярск, 2022. – 317 с.
49. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2022 году». – Красноярск, 2023. – 367 с.
50. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2023 году». – Красноярск, 2024. – 356 с.

51. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2024 году». – Красноярск, 2025. – 386 с.

52. Гусева, К. А. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним / К. А. Гусева // Труды Всесоюзного Гидробиологического общества. – 1952. – Т. 4. – С. 3–92.

53. Гусева, Т. В. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды / Т. В. Гусева, Я. П. Молчанова, Е. А. Заика, В. Н. Виниченко, Е. М. Аверочкин. – М.: Социально-эколог. союз, 2000. – 148 с.

54. Девяткин, В. Г. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла а и интенсивности фотосинтеза / В. Г. Девяткин, Н. Ю. Метелева, И. В. Митропольская // Биология внутренних вод. – 2001. – № 1. – С. 36–45. DOI: 10.31587/0320-3484-2001-1-36-45

55. Деревягина, Д. А. Воздействие рекреации на национальный парк «Красноярские Столбы» / Д. А. Деревягина, А. П. Суворов // Современные проблемы охотоведения: Материалы национальной конференции с международным участием, посвящённой 70-летию охотоведческого образования в ИСХИ – Иркутском ГАУ (в рамках IX Международной научно-практической конференции «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии»), Иркутск, 27–31 мая 2020 года. – Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А. А. Ежевского. – 2020. – С. 148–152.

56. Запекина-Дулькейт, Ю. И. Гидробиологическая и ихтиологическая характеристика водоемов заповедника «Столбы» / Ю. И. Запекина-Дулькейт, Г. Д. Дулькейт // Труды государственного заповедника «Столбы»: сборник научных трудов. – Красноярск: Красноярское книжное издательство, 1961. Выпуск 3. – С. 7–109.

57. Запекина-Дулькейт, Ю. И. Влияние лесосплава на режим и производительность рек Маны и Базаихи (Восточные Саяны) / Ю. И. Запекина-Дулькейт, Г. Д. Дулькейт // Труды государственного заповедника

«Столбы»: сборник научных трудов. – Красноярск: Красноярское книжное издательство, 1966. – Выпуск 5. – 268 с.

58. Запекина-Дулькейт, Ю. И. Производительность донной фауны реки Маны и ее изменение в связи с лесосплавом / Ю. И. Запекина-Дулькейт // Труды государственного заповедника «Столбы»: сборник научных трудов. – Красноярск: сборник научных трудов, 1972. – Выпуск 9 – С. 5–105.

59. Зарубина, Е. Ю. Конспект высших водных и прибрежно-водных растений национального парка «Красноярские Столбы» / Е. Ю. Зарубина, Р. Е. Романов, Е. Ф. Тропина // Труды национального парка «Красноярские Столбы»: Вып. 22 / отв. ред. А. А. Кнорре; М-во природных ресурсов и экологии РФ, Национальный парк «Красноярские Столбы». – Красноярск: Sitall, 2025. – С. 70–83.

60. Засыпкин, П. Д. Комплексный подход к оценке экологического благополучия водных экосистем / П. Д. Засыпкин, О. С. Ушакова, Г. А. Оболдина, Т. Е. Павлюк // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. – 2018. – №5. – С. 86–100.

61. Зилов, Е. А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем) / Е. А. Зилов. – Иркутск: Иркутский ун-т, 2008. – 138 с.

62. Капков, В. И., Влияние тяжелых металлов на морской фитопланктон / В. И. Капков, О. А. Беленикина, В. Д. Федоров // Вестник Московского университета. – 2011. – Серия 16: Биология. – № 1. – С. 36–40. DOI: 10.1234/XXXX-XXXX-2011-1-36-40

63. Киселев, И. А. Пирофитовые водоросли / И. А. Киселев. – М.: Советская наука, 1954. – 212 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6).

64. Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение / И. А. Киселев. – Л.: Наука, 1980. – 440 с.

65. Ковальский, В. В. Геохимическая экология / В. В. Ковальский. – М.: Наука, 1974. – 269 с.
66. Коган, Ш. И. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Кн. 1. / Ш. И. Коган. – Ашхабад: Ылым, 1972. – 250 с.
67. Коган Ш. И. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Кн. 2. / Ш. И. Коган. – Ашхабад: Ылым, 1973. – 210 с.
68. Кожова, О. М. Формирование фитопланктона Братского водохранилища / О. М. Кожова // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука, 1970. – С. 26–160.
69. Кокшарова, О. А. Применение Методов Молекулярной Генетики и Микробиологии в Экологии и Биотехнологии Цианобактерий / О. А. Кокшарова // Микробиология. – 2010. – Т. 79. – № 6. – С. 734–747. DOI: 10.1134/S0026261710060020
70. Коловский, Р. А. Осадки и экология заповедника «Столбы» / Р. А. Коловский, М. Г. Ерунова // Труды государственного заповедника «Столбы». Выпуск 19. – Красноярск: Дарма, 2010. – С. 48–59.
71. Кольцова, Т. И. Определение объема и поверхности клеток фитопланктона / Т. И. Кольцова // Биологические науки. – 1970. – № 6. – С. 114–120.
72. Комулайнен, С. Ф. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология / С. Ф. Комулайнен, Т. А. Чекрыжева, И. Г. Вислянская. – Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2006. – 81 с.
73. Конвенция о биологическом разнообразии // ЮНЕП: Центр программной деятельности по праву окружающей среды и природоохранным механизмам. – 59 с.
74. Константинов, А. С. Общая гидробиология – перераб. и доп. / А. С. Константинов. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
75. Корнева, Л. Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Корнева Любовь Генриховна. – СПб., 2009. – 47 с.

76. Корнева, Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Л. Г. Корнева. – Кострома: Костромской печатный дом, 2015. – 284 с.
77. Корнева, Л. Г. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата / Л. Г. Корнева, Г. Ю. Глущенко // Биология внутренних вод. – 2020. – Т. 13. – № 1. – С. 18–25. DOI:10.31857/S032096522001009X.
78. Косинская, Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли / Е. К. Косинская // Флора споровых растений СССР. – М. – Л.: изд-во АН СССР, 1960. – Т. 5. – Вып. 1. – 706 с.
79. Кнорре, А. А. Комплексный геохимический мониторинг лесных экосистем заповедника «Столбы» / А. А. Кнорре, Е. Ф. Тропина, М. Г. Ерунова // Заповедники – 2019: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление: Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции, Симферополь, 09–11 октября 2019 г. – Симферополь: ООО «Издательство Типография «Ареал», 2019. – С. 168–173.
80. Кнорре, А. А. Оценка рекреационной нагрузки на природный комплекс национального парка «Красноярские Столбы» / А. А. Кнорре, А. Е. Барабанцова, Е. Ф. Тропина, А. В. Гирева, А. В. Шестакова, М. Ю. Левкович // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири: Сборник статей. – Новосибирск: Сибирское отделение РАН, 2024. – С 79–87. DOI: 10.31857/S032096522401009X
81. Красноярск. Экологические очерки: монография / Р. Г. Хлебопрос, О. В. Тасейко, Ю. Д. Иванова, С. В. Михайлюта. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2012. – 130 с.
82. Крахмальный, А. Ф. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель) / А. Ф. Крахмальный. – Киев: Альтерпрес, 2011. – 444 с.
83. Куликовский М. С. Систематика и распространение диатомовых водорослей (Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) пресных вод России и

сопредельных стран. Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 / Куликовский Максим Сергеевич. – М., 2016. – 48 с.

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

85. Кучмий, А. А. Методы молекулярной визуализации *in vivo* / А. А. Кучмий, Г. А. Ефимов, С. А. Недоспасов // Биохимия. – 2012. – Т. 77. – № 12. – С. 1603–1620. DOI: 10.1134/S0006297912120015

86. Лакин, Г. Ф. Биометрия: учебное пособие / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

87. Левадная, Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей / Г. Д. Левадная. – Новосибирск: Наука, 1986. – 286 с.

88. Лукин, А. А. Влияние аэротехногенного загрязнения на водосборный бассейн озер Субарктики и рыб / А. А. Лукин, В. А. Даувальтер, Н. А., Кашулин, Н. Е. Раткин // Экология. – 1998. – № 2. – С. 109–115.

89. Любарский, Е. Л. К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов / Е. Л. Любарский // Количественные методы анализа растительности. – Уфа: БФАН СССР, 1974. – С. 39–42.

90. Макаревич, В. Н. Голландские методы учета обилия видов по де Фризу в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях / В. Н. Макаревич // Ботанический журнал. – 1966. – № 2. – С. 293–304.

91. Макеева, Е. Г. К флоре водорослей «Хакасского» заповедника / Е. Г. Макеева, Ю. В. Наumenko // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы VIII междунар. науч.-практич. конф. (Барнаул, 19–22 окт. 2009 г.). – Барнаул: Изд-во РПИК «АКТИКА», 2009. – С. 79–80.

92. Макеева, Е. Г. Альгофлора. Водоросли озера Иткуль / Е. Г. Макеева / Природный комплекс биоразнообразия участка «Озеро Иткуль» заповедника «Хакасский»; под ред. В.В. Непомнящего. – Абакан: Хакас, кн. изд-во, 2010а. – С. 153–201.

93. Макеева, Е. Г. Видовое разнообразие синезеленых водорослей заповедника «Хакасский» (Степная группа участков) / Е. Г. Макеева // Научные

труды Ассоциации заповедников, национальных парков Алтае-Саянского экорегиона; отв. ред. В.В. Непомнящий. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010б. – Выпуск 3. – С. 32–39.

94. Макеева, Е. Г. Таксономический состав водорослей озера Иткуль (Республика Хакасия) / Е. Г. Макеева // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: мат-лы междунар. науч.-практич. конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. А. Штиной (Киров, 11–15 окт. 2010 г.) – Киров: Вятская ГСХА, 2010в. – С. 199–203.

95. Макеева, Е. Г. Сапробное состояние вод озера Иткуль (Республика Хакасия) / Е. Г. Макеева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы IX междунар. науч.-практич. конф. (Барнаул, 25–27 окт. 2010 г.) – Барнаул: АзБука, 2010г. – С. 157–159.

96. Макеева, Е. Г. Диатомовые водоросли степных участков заповедника «Хакасский» / Е. Г. Макеева // Диатомовые водоросли: морфология, систематика, флористика, экология, алеогеография, биостратиграфия: мат-лы XII междунар. науч. конф. диатомологов (Москва, 19–24 сент. 2011 г.). – М.: Университетская книга, 2011. – С. 108–111.

97. Макеева, Е. Г. Таксономическое разнообразие водорослей водных объектов в окрестностях оз. Светлое, хребет Ергаки / Е. Г. Макеева, О. О. Денисова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири; Отв. ред. В. В. Непомнящий; Государственный природный заповедник «Хакасский», Государственный природный биосферный заповедник «Саяно-Шушенский», Национальный фонд «Страна заповедная»; Хакаское республиканское отделение Русского географического общества; АНО «Центр экологических проектов»; Фонд Олега Дерипаска «Вольное дело». – Новосибирск: Издательство Сибирского отделения РАН, 2017. – С. 22–38.

98. Макеева, Е. Г. Разнообразие и экология водорослей бассейна ручья Трёхозёрный (заповедник «Хакасский», участок «Малый Абакан») / Е. Г. Макеева, С. С. Барина // Биота и среда заповедных территорий. – 2020. – № 1. – С. 5–38. DOI: 10.25808/26186764.2020.37.22.001

99. Матвиенко А. М. Определитель пресноводных водорослей СССР / А. М. Матвиенко. Вып. 3: Золотистые водоросли. – М.: Советская наука, 1954. – 188 с.
100. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. – М.: Наука, 1975. – С. 77–78.
101. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция / сост.: Г. М. Лаврентьева, В. В. Бульон. – Л.: ГосНИОРХ, 1984. – 32 с.
102. Методы гидробиологических исследований внутренних вод / А. В. Крылов, И. А. Барышев, Д. М. Безматерных [и др.]; под ред. А. В. Крылова; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2024. – 592 с.
103. Минеева, Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ / Н. М. Минеева. – М.: Наука, 2004. – 156 с.
104. Министерство экологии Красноярского края [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://mpr.krskstate.ru/> (дата обращения: 13.02.2026).
105. Митрофанова, Е. Ю. Водоросли планктона горных водотоков (на примере водотоков бассейна Телецкого озера, Россия) / Е. Ю. Митрофанова // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Матер. II Всеросс. конф. – Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. – С. 104–107.
106. Моисеенко, Т. И. Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера / Т. И. Моисеенко. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1991. – 383 с.
107. Моисеенко, Т. И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики / Т. И. Моисеенко. – Апатиты: Изд-во Кольск. НЦ РАН, 1997. – 261 с.

108. Моисеенко, Т. И. Закисление вод: факторы, механизмы и экологические последствия / Т. И. Моисеенко. – М.: Наука, 2003. – 276 с.

109. Моисеенко, Т. И. Антропогенная трансформация арктической экосистемы озера Имандра: тенденции к восстановлению после длительного периода загрязнения / Т. И. Моисеенко, Н. А. Гашкина, А. Н. Шаров, О. И. Вандыш, Л. П. Кудрявцева // Водные ресурсы. – 2009. – Т. 36. – № 3. – С. 312–325.

110. Мошаров, С. А. Особенности токсического влияния меди на различные фитопланктонные сообщества Балтийского моря / С. А. Мошаров, М. Н. Корсак, Е. М. Серова, Г. А. Даллакян // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. – 2009. – № 3. – С. 34–39. DOI: 10.1234/XXXX-XXXX-2009-3-34-39

111. Мошкова, Н. А. Зеленые водоросли. Класс Улотриксые (1) / Н. А. Мошкова, М. М. Голлербах // Определитель пресноводных водорослей СССР. – Л.: Наука, 1986. – Вып. 10 (1). – 360 с.

112. Михеева, Т. М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы / Т. М. Михеева. – Минск: Изд-во БГУ им. В. И. Ленина, 1983. – 72 с.

113. Михеева, Т. М. Водоросли планктона водоемов и водотоков Национального парка «Припятский» / Т. М. Михеева, А. А. Свирид, Г. К. Хурсевич, Е. В. Лукьянова. Под ред. Т. М. Михеевой. – Минск: Право и экономика, 2016. – 325 с.

114. Музафаров, А. М. Флора водорослей горных водоемов Средней Азии / А. М. Музафаров. – Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1958. – 379 с.

115. Мэгарран, А. Е. Экологическое разнообразие и его измерение / А. Е. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.

116. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» / Книга 45 (1987 г.). – Красноярск, 1988. – 345 с.

117. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» / Книга 73 (2015 г.). – Красноярск, 2016. – 210 с.

118. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» / Книга 74 (2016 г.). – Красноярск, 2017. – 251 с.

119. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» / Книга 76 (2018 г.). – Красноярск, 2019. – 239 с.

120. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе заповедника «Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» / Книга 77 (2019 г.). – Красноярск, 2020. – 244 с.

121. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе национального парка «Красноярские Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» // Книга 79 (2021 г.). Красноярск, 2022. – 355 с.

122. Наблюдение процессов и явлений в природном комплексе национального парка «Красноярские Столбы» и их изучение по программе «Летопись природы» // Книга 80 (2022 г.). Красноярск, 2023. – 305 с.

123. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России. М., 2001. – 76 с.

124. Науменко, М. А. Морфометрия и особенности гидрологического режима Ладожского озера / М. А. Науменко, С.Г. Каретников // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. – СПб. – 2002. – С. 16–49.

125. Науменко, Ю. В. Фитопланктон реки Оби: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Науменко Юрий Витальевич. – Новосибирск, 1996. – 33 с.

126. Науменко, Ю. В. Водоросли озера Терпекколь (Республика Хакасия) / Ю. В. Науменко, Е. Г. Макеева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы VII междунар. науч.- практ. конф. (Барнаул, 21–24 окт. 2008 г.). – Барнаул: Изд-во РПК «ARTНКА». – 2008. – С. 218–219.

127. Немцева, Н. В. Противоопухолевая активность некоторых метаболитов цианобактерий и перспективы их практического использования / Н. В. Немцева, Э. И. Мамедова, Е. К. Немцева // Бюллетень Оренбургского науч. центра УрО РАН. – 2019. – № 2. – С. 1. DOI: 10.24411/2304-9081-2019-12002.

128. Никаноров, А. М. Гидрохимия: учебник / А.М. Никаноров. – 3-е изд. – Ростов/Дон: НОК, – 2008. – 461 с.

129. Никулина, Т. В. Таксономическая структура и эколого-географическая характеристика альгофлоры бассейна реки Раздольной (Приморье) / Т. В. Никулина // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток: Дальнаука. – 2005. – Вып. 3. – С. 221–236.

130. Одум, Ю. П. Экология / Ю. П. Одум. – М.: Мир, 1986. – 376 с.

131. Оксиюк, О. П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / О. П. Оксиюк, В. Н. Жукинский, Л. П. Брагинский, П. Н. Линник, М. И. Кузьменко, В. Г. Кленус // Гидробиологический журнал. – 1993. – Т. 29. – № 4. – С. 62–76.

132. О национальном парке «Красноярские Столбы» [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://kras-stolby.ru/> (дата обращения: 13.03.2026).

133. Определитель диатомовых водорослей России / М. С. Куликовский, А. М. Глущенко, С. И. Генкал, И. В. Кузнецова. – Ярославль: Изд-во Филигрань, 2016. – 803 с.

134. Орлова, Ю. С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь / Ю. С. Орлова // Вестник МГУ. – 2013. – № 3–4. – С. 53–57.

135. Остапеня, А. П. Закономерности функционирования автотрофных и гетеротрофных сообществ в водных экосистемах / А. П. Остапеня, Т. В. Жукова, Т. М. Михеева, Р. З. Ковалевская, Р. А. Деренговская, Т. А. Макаревич, А. А. Жукова, Л. В. Никитина, Н. В. Дубко, Е. В. Лукьянова, О. А. Макаревич, В. С. Карабанович, П. Г. Жаврид, И. В. Савич // Вестник БГУ. – 2006. – Серия 2. – № 3. – С. 43–48.

136. Охапкин, А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и её притоков): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Охапкин Александр Геннадьевич. – СПб., 1997. – 48 с.

137. Официальный сайт национального парка «Красноярские столбы» [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://kras-stolby.ru> (дата обращения: 30.03.2026)

138. Паламарь-Мордвинцева, Г. М. Определитель пресноводных водорослей СССР / Г. М. Паламарь-Мордвинцева. Вып. 11(2): Зеленые водоросли. Класс конъюгаты. Порядок десмидиевые. – Л.: Наука, 1982. – 602 с.

139. Паламарь-Мордвинцева, Г. М. Charophyta Крымского полуострова (Украина) / Г. М. Паламарь-Мордвинцева // Альгология. – 1998. – Т. 8. – № 1. – С. 14–22.

140. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 286 с.

141. Пономарева, Ю. А. Химический состав воды и структура фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник КрасГАУ. 2013. – №7. – С. 183–188.

142. Пономарева, Ю. А. Структура и динамика потамофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10 / Юлия Андреевна Пономарева. – Красноярск, 2015. – 21 с.

143. Попова, Т. Г. Флора споровых растений СССР / Т. Г. Попова. – М.–Л.: Наука, 1966. – Т. 8. – Вып. 1: Эвгленовые водоросли. – 412 с.

144. Попова, Т. Г. Флора споровых растений СССР / Т. Г., Попова. – М.–Л.: Наука, 1976. – Т. 9. – Вып. 2: Эвгленовые водоросли. – 286 с.

145. Попова, Т. Г. Флора споровых растений СССР / Т. Г. Попова, Т. А. Сафонова. – М.–Л.: Наука, 1976. – Т. 9. – Вып. 2: Эвгленовые водоросли. – 286 с.

146. Привезенцев, Ю. А. Гидрохимия рыбохозяйственных водоемов: учебное пособие / Ю. А. Привезенцев. – М.: РГАУ МСХА, 2008. – 98 с.

147. Принципы и системы биоиндикации текущих вод: Семенченко В. П. – Мн.: Орех, 2004. – 125 с.
148. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея / А. Д. Приймаченко, Н. Г. Шевелева, Т. Н. Покатилова, И. Л. Пырина, А. П. Белавская, О. П. Баженова. – Новосибирск: ВО Наука, Сибирская издательская фирма, 1993. – 197 с.
149. Проект организации и ведения лесного хозяйства Государственного учреждения Государственный природный заповедник «Столбы». Т. 1 Книга 1. Пояснительная записка. – Красноярск, 2007. – 337 с.
150. Пузаченко, Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях: учебное пособие для студентов вузов, обучающихся по географии и экологическим специальностям / Ю. Г. Пузаченко. – М.: Academia, 2004 – 407 с.
151. Река Мана [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://sibguide.ru/> (дата обращения 13.02.2026).
152. Ремигайло, П. А. Состав и распределение фитопланктона в верхнем течении реки Виллой / П. А. Ремигайло, Л. С. Соколова // Ботанические исследования в криолитозоне. – Якутск, 1992. – С. 22–29.
153. Розенберг, Г. С. Несколько слов об индексе разнообразия Симпсона / Г. С. Розенберг // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2007. – Т. 21. – № 3. – С. 581–584.
154. Садчиков, А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: метод. руководство / А. П. Садчиков. – М.: Университет и школа, 2003. – 157 с.
155. Сафронова, Т. А. К флоре водорослей водоемов бассейна верхнего течения р. Кия (Кузнецкий Алатау) / Т. А. Сафронова // Новые данные о фитогеографии Сибири. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 4–16.
156. Сафонова, Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири / Т. А. Сафонова. – Новосибирск: Наука, 1987. – 192 с.
157. Сафонова, Т. А. Флора Салаирского края / Т. А. Сафонова // Водоросли. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1993. – 61 с.

158. Свириденко, Т. В. Харовые водоросли (Charophyta) Западно-Сибирской равнины / Т. В. Свириденко, Б. Ф. Свириденко. – Сургут: Печатный мир, 2017. – 216 с.
159. Скабичевский, А. П. О залежах планктонных водорослей в грунтах реки Иртыша / А. П. Скабичевский // Докл. АН СССР. – 1954. – Т. 96. – № 4. – С. 861–864.
160. Соловьева, В. В. Характеристика сапробности мелководий и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища по фитопланктону / В. В. Соловьева, Л. Г. Корнева // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия «Естественные науки». – 2012. – Т. 21. – № 21 (140). – С. 34–39.
161. Строганов, Н. С. Загрязнение вод и задача водной токсикологии / Н. С. Строганов // Вопросы водной токсикологии. – М.: Наука. – 1970. – С. 11–24.
162. Сытник, Н. А. Оценка воздействия на окружающую среду: учебник / Н. А. Сытник. – Керчь.: КГМТУ, 2021. – 138 с.
163. Терентьев, П. М. Особенности динамики популяций рыб в водоемах Кольского Севера в условиях их аэротехногенного загрязнения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Терентьев Петр Михайлович. – Петрозаводск, 2005. – 32 с.
164. Терещенко, В. Г. Оценка различных индексов для выявления биологического разнообразия сообщества / В. Г. Терещенко, Л. И. Терещенко, М. М. Сметанин // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. – М.: Наука. – 1994. – С. 86–98.
165. Топалова, О. В. Химия окружающей среды: учебное пособие / О. В. Топалова, Л. А. Пимнева. – 3-е изд. – СПб: Лань, 2017. – 160 с.
166. Трифонова, И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона / И. С. Трифонова. – Ленинград: Наука, 1990. – 182 с.
167. Тропина, Е. Ф. Результаты мониторинга загрязнения снежного покрова заповедника «Столбы» и города Красноярска за период 2011–2018 гг. /

Е. Ф. Тропина, А. А. Кнорре // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Том Выпуск 9. – Новосибирск: Издательство Сибирского отделения РАН, 2019. – С. 47–61.

168. Тропина, Е. Ф. Гидрология и гидрохимия основных водотоков национального парка / Е. Ф. Тропина // Летопись природы за 2021 г. Кн. 79. – Красноярск, 2022. – С. 65–87.

169. Тропина, Е. Ф. Гидрология и гидрохимия основных водотоков национального парка / Е. Ф. Тропина, М. Г. Ерунова // Летопись природы за 2022 г. Кн. 80. – Красноярск, 2023. – С. 48–70.

170. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III. Методы биологического анализа вод. – М.: Изд-во СЭВ, 1975. – 176 с.

171. Федоров, В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. / В. Д. Федоров. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – 168 с.

172. Филатов, Н. Н. Реакция озер Восточной Фенноскандии и Восточной Антарктиды на изменение климата / Н. Н. Филатов, А. П. Георгиев, Т. В. Ефремова, Л. Е. Назарова, Н. И. Пальшин, Л. А. Руховец, А. В. Толстиков, А. Н. Шаров // Доклады РАН. – 2012. – Т. 444. – № 5. – С. 554–557.

173. Фитопланктон Омского Прииртышья / О. П. Баженова, Н. Н. Барсукова, И. Ю. Игошкина, О. А. Коновалова, Л. В. Коржова, О. О. Кренц; под ред. О. П. Баженовой. – Омск: Изд-во ФГБОУ ВО Омский ГАУ, 2019. – 320 с.

174. Царенко, П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР / П. М. Царенко. – Киев: Наукова думка, 1990, 208 с.

175. Чекрыжева, Т. А. Видовой состав фитопланктона некоторых озер и рек Карелии / Т. А. Чекрыжева // Препринт доклада на Ученом Совете ИВПС КНЦ РАН. – Петрозаводск, 1990. – 39 с.

176. Чудаев, Д. А. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область) / Д. А. Чудаев, М. А. Гололобова – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 447 с.

177. Шаров, А. Н. Фитопланктон холодноводных озерных систем под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.10 / Шаров Андрей Николаевич. – Борок, 2020. – 42 с.

178. Шаров, А. Н. Фитопланктон холодноводных озерных экосистем под влиянием природных и антропогенных факторов / А. Н. Шаров // Вопросы современной альгологии. – 2021. – № 1 (25). – С. 42–49. DOI: 10.33624/2311-0147-2021-1(25)-42-49

179. Шитиков, В. К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

180. Шитиков, В. К. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели / В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 255 с.

181. Шмидт, В. М. Статистические методы в сравнительной флористике / В. М. Шмидт. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. – 176 с.

182. Шпет, С. Д. Динамика индекса загрязнения поверхностных вод р. Базаиха Красноярской агломерации за 1999–2020 гг. / С. Д. Шпет, Т. П. Спицына // Актуальные проблемы авиации и космонавтики. – 2021. – Т. 2. – С. 753–755.

183. Щур, Л. А. Современное состояние фитопланктона и микрофитобентоса северных водоемов Красноярского края / Л. А. Щур // Известия Самарского научного центра РАН. – 2006. – Т. 8. – № 1. – С. 163–175.

184. Харитонов, В. Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Харитонов Вячеслав Георгиевич – Л., 1981. – 20 с.

185. Химия природных и промышленных вод: учеб. пособие / Т. Н. Орлова, Д. А. Базлов, В. Ю. Орлов; Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль: ЯрГУ, 2013. – 120 с.

186. Эйхвальд, К. А. Первые сведения о фитопланктоне некоторых водных объектов национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд,

О. П. Баженова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2022а. – № 21-1. – С. 200–204. DOI: 10.14258/pbssm.2022042

187. Эйхвальд, К. А. Трофический статус и качество воды рек и ручьев национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Экологические чтения–2022: XIII Национальная научно-практическая конференция (с международным участием), Омск, 09 июня 2022 года. – Омск: Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, 2022б. – С. 415–421.

188. Эйхвальд, К. А. Весенний фитопланктон некоторых водных объектов национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Экология и управление природопользованием: сборник научных трудов VI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Томск, 25 ноября 2022 г.; под ред. А. М. Адама. Вып. 6. – Томск: Литературное бюро, 2023а. – С. 109–111.

189. Эйхвальд, К. А. Дополнения к фитопланктону водных объектов национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2023б. – № 22-1. – С. 427–431. DOI: 10.14258/pbssm.2023082.

190. Эйхвальд, К. А. Фитопланктон как показатель качества воды реки Мана национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Экологические чтения–2023: Материалы XIV Национальной научно-практической конференции (с международным участием), Омск, 03–05 июня 2023 года. – Омск: Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, 2023в. – С. 703–707.

191. Эйхвальд, К. А. Первые сведения о цианопрокариотах водных объектов национального парка Красноярские столбы / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение, использование в биотехнологии. Материалы V Международной научной школы-конференции, посвященной 150-летию со дня рождения

выдающегося альголога А. А. Еленкина (г. Москва, Россия, 13–16 июня 2023 г.). – М., 2023г. – С. 66–68.

192. Эйхвальд, К. А. Фитопланктон и качество воды малых рек национального парка «Красноярские Столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Экологические чтения–2024: Сборник материалов XV Национальной научно-практической конференции, Омск, 04–05 июня 2024 года. – Омск: Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, 2024. – С. 755–762.

193. Эйхвальд, К. А. Фитопланктон как показатель экологического состояния ручьев национального парка «Красноярские столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова, Е. Ф. Тропина // Экология и управление природопользованием: Сборник научных трудов VII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Томск, 08 декабря 2023 года. – Томск: ООО «Литературное бюро», 2024а. – С. 118–121.

194. Эйхвальд, К. А. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона реки Калтат и ее притоков на территории национального парка «Красноярские Столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова, Е. Ф. Тропина // Современное состояние водных биоресурсов и аквакультуры: Материалы научно-практической VII международной конференции, Новосибирск, 06–07 ноября 2024 года. – Новосибирск: ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2024б. – С. 173–179.

195. Эйхвальд, К. А. Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона реки Большая Слизнева на территории национального парка «Красноярские Столбы» / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Экология и управление природопользованием: сборник научных трудов VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Томск, 29 ноября 2024 г.; под ред. А. М. Адама. Вып. 8. – Томск: Литературное бюро, 2025а, С. 163–165.

196. Эйхвальд, К. А. Фитопланктон как показатель экологического состояния реки Маны (Красноярский край) / К. А. Эйхвальд, О. П. Баженова // Принципы экологии. – 2025б. – № 1. – С. 78–87. DOI:10.15393/j1.art.2025.15822

197. Экологический мониторинг дельты реки Великой. Ч. I / Под ред. О. А. Лебедевой. – Псков: ПГПИ, 2003. – 156 с.
198. Экологическое состояние и биоресурсы озера Солёного г. Омск / О. П. Баженова, О. А. Коновалова, В. В. Михайлов, Т. В. Бойко; под общей ред. О. П. Баженовой. – Омск: Омский ГАУ, 2023. – 108 с.
199. Abba, A. Changes in phytoplankton community dynamics during the transition from dry to rainy season: a case study of Kpata Lake, Lokoja, Kogi State Nigeria / A. Abba // FUDMA J Sci. – 2019. – Vol. 3., № 1. – P. 328–332.
200. Abushelaibi, A. A. Use of antimicrobial agents in food processing systems / A. A. Abushelaibi, M. S. Al Shamsi, H. S. Afifi // Recent Pat. Food.Nutr. Agric. – 2012. – Vol. 4. – P. 2–7.
201. Anderson, S. M. Effects of light intensity on nitrate and nitrate uptake and excretion by *Chaetoceros curvisetus* / S. M. Anderson // Marine Biology – 1981. – Vol. 62. – P. 257–261.
202. Anderson, M. J. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? / M. J. Anderson, D. C. Walsh // Ecological monographs. – 2013. – Vol. 83, № 4. – P. 557–574.
203. Arunakumara, K. K. I. U. Heavy metal bioaccumulation and toxicity with special reference to microalgae / K. K. I. U. Arunakumara, X. Zhang // Journal of Ocean University of China. – 2008. – 7(1). – P. 60–64.
204. Bazhenova, O. P. Phytoplankton As an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir / O. P. Bazhenova, V. V. Mikhailov // Inland Water Biology. – 2021. – Vol. 14. – № 6. – P. 670–678. DOI: 10.1134/S1995082921050023
205. Bazhenova, O. P. Phytoplankton of the Ket River (Tomsk Region) / O. P. Bazhenova, N. N. Barsukova // Acta Biologica Sibirica. – 2023. – Vol. 9. – P. 55–69. DOI: 10.5281/zenodo.7680101
206. Benton, M. J. Origins of Biodiversity / M. J. Benton // PLoS Biol. – 2016. – Vol. 14 (11). DOI: 10.1371/journal.pbio.2000724.
207. Blom, J. D. The use of scaled chrysophytes in long term monitoring programs for the detection of changes in lakewater acidity / J. D. Blom, J. P. Smol,

W. M. Last // *Water, Air and Soil Pollution*. – 1993. – Vol. 71, № 3–4. – P. 357–376.
DOI: 10.1007/BF00480555

208. Brauer, V. S. The nutrient-load hypothesis: patterns of resource limitation and community structure driven by competition for nutrients and light / V. S. Brauer, M. Stomp, J. Huisman // *Am. Nat.* – 2012. – T. 179. – P. 721–740. – DOI: 10.1086/665650

209. Bray R. J. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin / R. J. Bray, J. T. Curtis // *Ecol Monogr.* – 1957. – № 27. – P. 325–349.
DOI: 10.2307/1942268

210. Bushi, D. Seasonal variation of limnological parameters and phytoplankton dynamics in the high-altitude oligotrophic lakes of Tawang district, Arunachal Pradesh (India) / D. Bushi, G. Nimasow // *Aquat. Ecol.* – 2024. – Vol. 58. – № 3. – P. 801–818.
DOI: 10.1007/s10452-024-10106-5

211. Chang, C. Spatial and environmental factors contributing to phytoplankton biogeography and biodiversity in mountain ponds across a large geographic area / C. Chang, L. Gao, J. Wei, M. Ning, H. Qiang, P. Baozhu, L. Ming // *Aquat. Ecol.* – 2021. – Vol. 55.–№ 2. P. 721–735. DOI: 10.1007/s10452-021-09857-2.

212. Clarke, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure / K. R. Clarke // *Australian Journal of Ecology*. – 1993. –№ 18. – P. 117–143. DOI: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

213. De Pauw, N. Biological monitoring of river water quality / N. De Pauw, H. A. Hawkes // In: Walley W. J., Judd S. (Eds.), *River water quality monitoring and control*. – Birmingham: Aston University Press. – 1993. – P. 87–111.

214. El-Deeb, N. M. Cyanobacterial toxin cylindrospermopsin: It's possible pathway from poisoning to cancer curing / N. M. El-Deeb // *Austin Biomol Open Access*. – 2016. – Vol. 1. № 2. – P. 1009.

215. Eppley, R. W. Temperature and phytoplankton growth in the sea / R. W. Eppley // *Fish. Bull.* – 1972. – Vol. 70. –P. 1063–1085.

216. Farrokh, P. Cyanobacteria as an eco-friendly resource for biofuel production: A critical review / P. Farrokh, M. Sheikhpour, A. Kasaeian // *Biotechnol. Prog.* – 2019. – Vol. 35. – № 5. – P. 2835. DOI: 10.1002/btpr.2835.

217. Findlay, D. L. Climatic influences on algal populations of boreal forest lakes in the Experimental Lakes Area / D. L. Findlay, S. E. M. Kasian, M. P. Stainton, K. Beaty, M. Lyng // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – Vol. 46. – №7. – P. 1784–1793.

218. Fogg, G. E. The phytoplanktonic ways of life / G. E. Fogg // *New Phytol.* – 1991. – Vol. 118. – P. 191–232.

219. Gao, W. Scientometric analysis of phosphorus research in eutrophic lakes / W. Gao, Y. Chen, Y. Liu, H.-Ch. Guo // *Scientometrics.* – 2015. – Vol. 102. – P. 1951–1964.

220. Gamfeldt, L. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species / L. Gamfeldt, T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson, P. Kjellander, M. C. Ruiz-Jaen, M. Fröberg, J. Stendahl, C. D. Philipson, G. Mikusiński, E. Andersson, B. Westerlund, H. Andrén, F. Moberg, J. Moen, J. Bengtsson // *Nature Communications.* – 2013. – Vol. 4 (1340). – P. 1–8. DOI: 10.1038/ncomms2328.

221. Gaskill, J. A. Phytoplankton Community Response to Changes in Light: Can Glacial Rock Flour Be Used to Control Cyanobacterial Blooms? / J. A. Gaskill, T. D. Harris, R. L. North // *Front. Environ. Sci.* – 2020. – 8: e540607. DOI: 10.3389/fenvs.2020.540607.

222. Guiry, M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <https://www.algaebase.org/> (Accessed June 2025).

223. Gupta, V. Identification and characterization of endoglucanases for fungicidal activity in *Anabaena laxa* (Cyanobacteria) / V. Gupta, C. Natarajan, K. Kumar // *J. Appl. Phycol.* – 2011. – Vol. 23. – P. 73. DOI:10.1007/s10811-010-9539-1

224. Hinder, S. L. Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change / S. L. Hinder, G. C. Hays, M. Edwards, E. C. Roberts,

A. W. Walne, M. B. Gravenor // *Nature Climate Change*. – 2012. – 2(4) – P. 271–275. DOI: 10.1038/NCLIMATE1388.

225. Hrbáček, J. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association / J. Hrbáček, M. Dvorakova, V. Korinek, L. Prochazkova // *Verhandlungen Internationale Vereinigung der Limnologie*. – 1961. – Bd. 14. – P. 192–195.

226. Hrouzek, P. The Cyanobacterial Cyclic Lipopeptides Puwainaphycins F/G Are Inducing Necrosis via Cell Membrane Permeabilization and Subsequent Unusual Actin Relocalization / P. Hrouzek, M. Kuzma, J. Cerny // *Chem. Res. Toxicol.* – 2012. – V.25. – P. 1203–1211. DOI: 10.1021/tx300044t.

227. Inthorn, D. Sorption of mercury, cadmium and lead by microalgae / D. Inthorn, N. Sidtitoon, S. Silapanuntakul, A. Incharoensakdi // *Science Asia*. – 2002. – 28. – P. 253–261. DOI: 10.2306/scienceasia1513-1874.2002.28.253

228. Ives, A. R. Stability and diversity of ecosystems / A. R. Ives, S. R. Carpenter // *Science*. – 2007. – Vol. 317. – P. 58–62. DOI: 10.1126/science.1133258

229. Jeppesen, E. Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation / E. Jeppesen, B. Kronvang, J. E. Olesen, J. Audet, M. Søndergaard, C. C. Hoffmann, H. E. Andersen, T. L. Lauridsen, A. Özen, K. Özkan, L. Liboriussen, S. E. Larsen, M. Beklioglu, M. Meerhoff // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 663. – №1. – P. 1–21. DOI: 10.1007/s10750-010-0547-6

230. Kaddeche, H. Determinant factors of diatom assemblage's distribution along the Coastal Central Constantine (Northeastern Algeria) / H. Kaddeche, F. Noune, S. Dzizi, N. Chaib, Z. E. Boudjellab, S. Blanc // *Aquat. Ecol.* – 2022. – Vol. 56. – № 4. – P. 1245–1269. DOI: 10.1007/s10452-022-09980-8

231. Koch, M. Maximizing PHB content in *Synechocystis* sp. PCC 6803: a new metabolic engineering strategy based on the regulator PirC / M. Koch, J. Bruckmoser, J. Scholl, W. Hauf, B. Rieger, K. Forchhammer // *Microb. Cell Fact.* – 2020. – Vol. 19. – P. 231. DOI: 10.1186/s12934-020-01491-1

232. Komárek, J. Cyanoprokaryota. 1 Teil: Chroococcales (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd 19/1) / J. Komárek, K. Anagnostidis. – Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 1998. – 548 p.
233. Komárek, J. Cyanoprokaryota. 2 Teil: Oscillatoriales (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd 19/2) / J. Komárek, K. Anagnostidis. – München: Spektrum Akademischer Verlag, 2005. – 759 p.
234. Коршиков, О. А. Підкласпротококові (Protococcineae). (Визначник прісноводних водоростей Української РСР, т. 5) / О. А. Коршиков. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1953. – 439 с.
235. Krammer, K. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 2/1) / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986. – 876 p.
236. Krammer, K. Bacillariophyceae. Teil 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 2/2) / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1988. – 596 p.
237. Krammer, K. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotracheae (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 2/3) / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart; Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991a. – 576 p.
238. Krammer, K. Bacillariophyceae. Teil 4: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamtliteraturverzeichnis (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 2/4) / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart; Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991b. – 434 p.
239. Krammer, K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonemapart / K. Krammer // Bibl. Diatomologica. – 1997a. – Bd 36. – 382 p.
240. Krammer, K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonemapart., Encyonopsis und Cymbellopsis / K. Krammer // Bibl. Diatomologica. – 1997b. – Bd 37. – 469 p.
241. Krammer, K. Pinnularia / K. Krammer // Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. – 2000. Vol. 1. – 703 p.

242. Krammer, K. *Cymbella* / K. Krammer // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. – 2002. – Vol. 3. – 584 p.
243. Krammer, K. *Cymboppleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocybella* / K. Krammer // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. – 2003. Vol. 4. – 530 p.
244. Laberge, C. A statistical approach to field measurements of the chemical evolution of cold ($<0^{\circ}\text{C}$) snow cover / C. Laberge, G. Jones // *Environ Monit Assess.* – 1991. – Jan. – Vol. 17 (2-3). – P. 201–216. DOI: 10.1007/BF00399303
245. Lange-Bertalot, H. New taxa and much more than 100 taxonomic clarifications supplementary to *Süsswasserflora von Mitteleuropa*: vol. 2/1–4 / H. Lange-Bertalot. – Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1993. –164 p.
246. Lange-Bertalot, H. Rote Liste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyceae) Deutschlands / H. Lange-Bertalot, M. A. Steindorf // *Schr. – R. f. Vegetationskde.* – 1996. – H. 28. – P. 633–677.
247. Lange-Bertalot, H. *Navicula sensu stricto*, 10 Genera separated from *Navicula sensu lato*, *Frustulia* / H. Lange-Bertalot. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K. G., 2001. – 526 p.
248. Lange-Bertalot, H. *Eunotia* and some related genera / H. Lange-Bertalot, M. Bak, A. Witkowski // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. – 2011. – Vol. 6. – 747 p.
249. Lange-Bertalot, H. Freshwater benthic diatoms of Central Europe: Over 800 common species used in ecological assessment / H. Lange-Bertalot, G. Hofmann, M. Werum, M. Cantonati. – Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2017. – 942 p.
250. Legendre P. *Numerical ecology* / P. Legendre, L. Legendre. – Amsterdam: Elsevier, 2012. – 990 p.
251. Levkov, Z. *Amphorasensu lato* / Z. Levkov // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. – Ruggell: Gantner Verlag. – 2009. – Vol. 5. – 916 p.

252. Levkov Z. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia / Z. Levkov, D. Mitić-Kopanja, E. Reichardt // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. – 2016. – Vol. 8. – 552 p.

253. Lewis, W. M. Control of lacustrine phytoplankton by nutrients: erosion of the phosphorus paradigm / W. M. Lewis, W. A. Wurtsbaugh // *Int. Rev. Hydrobiol.* – 2008. – Vol. 93. – № 4–5. P. 446–465. DOI: 10.1002/iroh.200811065

254. Liu, J. Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change / J. Liu, G. Kattal, H. A. Peter, H. Yang // *Ecological Modelling*. – 2015. – Vol. 318. – P. 265–274. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2014.09.010.

255. Margalef, R. Diversidad de especies en las comunidades naturales / R. Margalef // *Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona*. – 1951. – Vol. 9. – № 5. – P. 5–28.

256. Metzeltin, D. The genus *Didymosphenia* M. Schmidt / D. Metzeltin, H. Lange-Bertalot // *Iconographia Diatomologica*. – 2014. – Vol. 25. – P. 4.

257. Mikaelyan, A. S. Alternation of diatoms and coccolithophores in the northeastern Black Sea: a response to nutrient changes / A. S. Mikaelyan, L. A. Pautova, V. K. Chasovnikov, S. A. Mosharov, V. A. Silkin // *Hydrobiologia*. – 2015. – 755 (1). – P. 89–105. DOI: 10.1007/s10750-015-2219-z.

258. Millenium Ecosystem Assessment Series. Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis. Washington, D. C.: Island Press, 2005. – 63 p.

259. Mooij, W. M. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review / W. M. Mooij, S. Hülsmann, D. L. N. De Senerpont, B. A. Nolet, P. L. E. Bodelier, P. C. M. Boers, L. M. D. Pires, H. J. Gons, B. W. Ibelings, R. Noordhuis, R. Portielje, K. Wolfstein, E.H.R.R. Lammens // *Aquatic Ecology*. – 2005. – Vol. 39. – P. 381–400.

260. Naeem, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability / S. Naeem, S. Li // *Nature*. – 1997. – Vol. 390. – P. 507–509.

261. Paerl, H. W. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms / H. W. Paerl, J. Huisman // *Environmental Microbiology Reports*. – 2009. – Vol. 1. – №1. – P. 27–37.

262. PAST 5.3. the Past of the Future (<https://www.nhm.uio.no/english/>) (дата обращения: 05.03.2026)

263. Pathak, J. Cyanobacterial secondary metabolite scytonemin: A potential photoprotective and pharmaceutical compound / J. Pathak, A. Pandey, P. K. Maurya, Rajneesh, P. Sinha Rajeshwar, S. P. Singh // Proc.Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci. – 2019. – V. 90 (2). – P. 467. DOI: 10.1007/s40011-019-01134-5.

264. Polyak, Y. Development of Mass Cyanobacteria Species under Heavy Metals Pollution / Y. Polyak, T. B. Zaytseva, V. N. Petrova, N. G. Medvedeva // Hydrobiological Journal. – 2011. – 47(3). – P. 75–90. DOI: 10.1615/HydrobJ.v47.i3.90

265. Popovský, J., Pfiester, L. A. Dinophyceae (Dinoflagellida) (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd 6). – Jena; Stuttgart: VEBGustav Fischer Verlag, 1990. – 272 p.

266. Prasanna, R. Rediscovering cyanobacteria as valuable sources of bioactive compounds (Review) / R. Prasanna, A. Sood, P. Jaiswal // Appl. Biochem. Microbiol. – 2010. – V. 46., No. 2. – P. 133–147. DOI: 10.1134/S0003683810020018

267. Pollinger, U. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction, strategies, and population dynamics / U. Pollinger // Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton; Sandgren C.G. (ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1988. – P. 134–174.

268. Potapova, M. Epilithic algal communities in rivers of the Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia / M. Potapova // Nova Hedwigia. – 1996. – Vol. 63(3–4). – P. 309–334.

269. Reichardt, E. Zur revision der gattung Gomphonema / E. Reichardt // Iconographia Diatomologica. – 1999. – Bd 8. – 203 p.

270. Reynolds, C. S. Seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow eutrophic lake / C. S. Reynolds // Freshwat. Biol. – 1973. – Vol. 3. – P. 89–100.

271. Reynolds, C. S. Cyanobacterial water blooms / C. S. Reynolds // Advances in Botanical Research, ed. J. Callow. – London: Academic Press, 1987. – Vol. 13. – P. 67–143.

272. Reynolds, C. S. The ecology of phytoplankton / C. S. Reynolds. – Cambridge: Cambridge University Press, 2006. – 535 p.

273. Rosowski, J. R. Photosynthetic Euglenoids / J. R. Rosowski // *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*. Elsevier Science, 2003. – P. 383–422. DOI: 10.1016/B978-012741550-5/50010-6

274. Rott, E. Indikationslisten für Aufwuchsalgen in Österreichischen Fließgewässern. Teil 1: Saprobielle Indikation / E. Rott, G. Hofmann, K. Pall, P. Pfister, E. Pipp. – Wien: Bundesministerium für Land und Forstwirtschaft, 1997. – 73 p.

275. Round F. E. The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera / F. E. Round, R. M. Crawford, D. G. Mann // Cambridge, GB: Cambridge University Press. – 1990. – 747 p.

276. Sadvakasova, A. K. Bioprocesses of hydrogen production by cyanobacteria cells and possible ways to increase their productivity / A. K. Sadvakasova, B. D. Kossalbayev, B. K. Zayadan // *Renewable Sustainable Energy Rev.* – 2020. – Vol. 133. 110054. DOI: 10.1016/j.rser.2020.110054.

277. Scheffer, M. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes / M. Scheffer, S. Rinaldi, A. Gragnani, L. R. Mur, E. H. van Nes // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78 (1). – P. 272–282.

278. Shannon, C. E. A mathematical theory of communication / C. E. Shannon // *Bell. System Tech. J.* – 1948. – Vol. 27. – P. 623–656.

279. Simpson, E. H. Measurement of diversity / E. H. Simpson // *Nature*. – 1949. – Vol. 163. – P. 688. DOI: 10.1038/163688a0.

280. Sivonen, K. Cyanobacterial toxins / K. Sivonen, G. Jones // *Toxic cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management*. Eds. I. Chorus and J. Bartram: E and FN Spon. – London, 1999. – P. 41–111.

281. Skvortzow, B. W. Diatoms from Yenisei River and its tributaries, middle part of Siberia, Western Asia / B. W. Skvortzow // *Philippine Journal of Science*. – 1971. – Vol. 98. – № 1. – P. 57–11.

282. Sládeček, V. System of water quality from the biological point of view / V. Sládeček // Arch. Hydrobiol. Beiheft., Beiheftz., Ergebnisse der Limnol. – 1973. – Vol. 7. – P. 1–218.

283. Sommer, U. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters / U. Sommer, Z. Maciej Gliwicz, W. Infried Lampert, A. Duncan // Arch. Hydrobiol. – 1986. – Vol. 106. – P. 433–471.
DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/106/1986/433

284. Sommer, U. Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton / U. Sommer, A. Lewandowska // Global Change Biology, 2010. – 17(1). – P. 154–162.
DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02259.X.

285. Starmach, K. Chrysophyceae – Złotowiciowce (Flora Słodkowodna Polski) / K. Starmach. – Warszawa, 1968. – T. 5. – 596 p.

286. Starmach, K. Chrysophyceae und Haptophyceae (Süßwasserflora von mitteleuropa; Bd. 1) / K. Starmach. – Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1985. – 515 p.

287. Stine, A. R. Changes in the phase of the annual cycle of surface temperature / A. R. Stine, P. Huybers, I. Y. Fung // Nature. – 2009. – 457. – P. 435–440.
DOI: 10.1038/nature07675

288. Sun, J. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton / J. Sun, D. Liu // Journal of Plankton Research. – 2003. – Vol. 25. – № 11. – P.1331–1346. DOI: 10.1093/plankt/fbg096.

289. Sung, S. Y. Antimicrobial agents for food packaging applications / S. Y. Sung, L. T. Sin, T. T. Tee // Trends Food Sci. Technol. – 2013. – V. 33. – P. 110–123. DOI: 10.1016/j.tifs.2013.08.001.

290. Talling, J. F. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton / J. F. Talling // Mitteilungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. – 1971. – Vol. 19. – P. 214–243.

291. Thummajitsakul, S. Antibacterial activity of crude extracts of cyanobacteria Phormidium and Microcoleus species / S. Thummajitsakul // African

Journal of Microbiology Research. – 2012. – Vol.6 (10). – P. 2574–2579. DOI: 10.5897/AJMR.12.152.

292. Tsarenko, P. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography / P. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. – Rugell: A. R. Gantner Verlag, 2006. – Vol. 1. – 755 p.

293. Tsarenko, P. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography / P. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. – Rugell: A. R. Gantner Verlag, 2011. – Vol. 3. – 511 p.

294. Vacek, J. Cytotoxicity and Pro-Apoptotic Activity of 2,2 – Bis [4,5-bis(4-hydroxybenzyl)-2-(4-hydroxyphenyl)cyclopent-4-en-1,3-dione], a Phenolic Cyclopentenedione Isolated from the Cyanobacterium Strain Nostoc sp. str. Lukesova 27/97 / J. Vacek, J. Hrbac, J. Kopecky // Molecules. – 2011. – V. 16. – P. 4254–4263. DOI: 10.3390/molecules16054254

295. Vannote R. L. The River Continuum Concept / R. L. Vannote, G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, C. E. Cushing // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – № 37. – P. 130–137. DOI: 10.1139/f80-017

296. Wang, L., Responses of phytoplankton community dynamics to reduced underwater light in spring / L. Wang, M. Zhang, Y. Meng, Z. Yang, X. Shi, Y. Yu, L. Shi // Aquat Ecol. – 2023. – Vol.57. №3. – P. 797–812. DOI: 10.1007/s10452-023-10050-w.

297. Wetz, M. S. Estuarine phytoplankton responses to hurricanes and tropical storms with different characteristics (Trajectory, Rainfall, Winds) / M. S. Wetz, H. W. Paerl // Estuaries Coast. – 2008. – Vol. 31. – P. 419–429. DOI: 10.1007/s12237-008-9034-y.

298. Wiesner, C. Endothelial Cell-Based Methods for the Detection of Cyanobacterial Anti Inflammatory and Wound-Healing Promoting Metabolites / C. Wiesner, J. Kopecky, M. Pfluegerb // Drug Metabolism Letters. – 2007. – V.1. – № 3. – P. 1–7.

299. Zahra, Z. Cyanobacteria: review of current potentials and applications / Z. Zahra, D. H. Choo, H. Lee, A. Parveen // *Environments*. – 2020. Vol. 7, no. 2. – Art. 13. – 17 p. DOI: 10.3390/environments7020013

300. Zevenboom, W. N₂-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch hypertrophic lakes / W. Zevenboom, L. R. Mur // In Barica Zn. J. and Mur L. R. eds. *Hypertrophicecosystems*. Junk, den Haag. – 1980. – P. 123–130. DOI: 10.1007/978-94-009-9203-0_14.

ПРИЛОЖЕНИЯ

национального парка «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Объект	pH	удельная электропроводность, мСм/см	сухой остаток	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄	SO ₄ ²⁻	PO ₄ ³⁻	Взвешенные вещества, г/л
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Лето 2021									
Реки									
Мана	7,20	анализ не проводился							
Калтат	6,60	0,108	116	0,037	1,6	н.о.	6,4	н.о.	0,017
Бол. Слизнева	6,93	0,285	189	0,024	3,5	0,071	14,3	н.о.	0,019
Ручьи									
Берлы	6,79	0,325	232	0,028	3,6	0,107	11,9	н.о.*	0,011
Маслянка	6,98	0,382	245	0,002	3,1	0,064	55	н.о.	0,035
Бол. Индей	6,72	0,208	158	0,013	25,2	0,208	19,4	0,210	0,019
Весёлый	8,20	0,345	231	0,001	2,3	0,148	17,3	н.о.	0,028
Бол. Инжул	8,20	0,324	221	0,010	4,8	0,062	20,4	н.о.	0,027
Намурт	8,20	0,331	221	0,005	5,9	0,307	19,6	н.о.	0,008
Сынжул	7,90	0,149	119	0,002	5,3	н.о.	11,6	н.о.	0,007
Лалетина	6,89	0,258	156	0,061	2,3	0,217	19,1	н.о.	0,006
Весна 2022									
Реки									
Калтат	7,70	0,076	82	0,018	5,3	н.о.	10,2	0,031	анализ не проводился
Бол. Слизнева	7,90	0,191	150	0,017	6,4	0,088	14,4	0,021	
Ручьи									
Берлы	7,60	0,129	158	0,016	7,4	0,254	17,7	0,045	анализ не проводился
Маслянка	8,00	0,328	245	0,016	2,9	0,097	19,3	0,061	
Бол. Индей	7,30	0,087	123	0,017	4,3	0,118	5,9	0,060	
Весёлый	8,00	0,304	230	0,004	3,5	0,084	15,7	0,027	
Бол. Инжул	8,00	0,222	182	0,016	6,5	0,097	14,0	0,046	
Намурт	7,80	0,096	67	0,019	6,4	н.о.	8,9	0,019	
Сынжул	8,10	0,239	175	0,018	7,5	н.о.	17,2	0,030	
Лалетина	7,80	0,167	130	0,010	3,7	н.о.	19,5	0,030	
Лето 2022									
Реки									
Мана	8,36	анализ не проводился							

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Калтат	6,95	0,106	143	0,011	0,7	0,228	7,3	0,074	анализ не проводи лся
Бол. Слизнева	7,30	0,241	128	0,027	1,9	0,184	11,3	0,032	
Ручьи									
Берлы	6,98	0,358	279	н.о.	2,5	0,204	60	0,007	анализ не проводи лся
Маслянка	6,65	0,409	294	0,001	1,4	0,279	26,1	0,050	
Бол. Индей	7,35	0,296	215	0,007	2,6	0,156	16,6	0,019	
Весёлый	7,97	0,379	249	0,001	3,1	0,231	22,3	0,024	
Бол. Инжул	7,78	0,354	276	0,016	3,1	0,244	21,7	0,014	
Намурт	7,90	0,131	123	0,009	2,4	0,240	8,3	0,040	
Сынжул	8,20	0,322	218	0,004	5,3	0,306	16,4	0,022	
Лалетина	7,15	0,266	179	0,004	1,2	0,290	18,9	0,020	
Ср. Индей	7,16	анализ не проводился							
Мал. Индей	5,73								
Весна 2023									
Реки									
Мана	7,54	анализ не проводился							
Базаиха	7,75								
Калтат	7,30	0,045	77	0,011	1,8	0,244	3,6	0,036	0,078
Бол. Слизнева	7,50	0,099	100	0,017	2,3	0,163	4,9	0,037	0,118
Ручьи									
Берлы	7,73	0,113	76	0,010	2,9	0,110	9,7	0,043	0,057
Маслянка	7,78	0,282	201	0,013	1,5	0,100	14,1	0,035	0,059
Бол. Индей	7,67	0,094	164	0,016	1,7	0,130	4,8	0,024	0,092
Весёлый	7,85	0,307	208	0,005	3,3	0,110	10,0	0,035	0,039
Бол. Инжул	7,91	0,176	142	0,018	3,7	н.о.	7,6	0,020	0,070
Намурт	7,48	анализ не проводился							0,041
Сынжул	7,48	0,279	178	0,010	7,1	0,145	16,3	0,018	0,193
Лалетина	7,67	0,109	103	0,018	1,9	0,130	8,5	0,055	0,234
Лето 2023									
Реки									
Мана	8,62	анализ не проводился							
Базаиха	8,13								
Калтат	7,88	0,151	124	н.о.	1,2	0,390	10,5	н.о.	0,011
Бол. Слизнева	8,13	0,310	200	н.о.	2,5	0,456	15,9	н.о.	0,011
Ручьи									
Берлы	8,20	0,330	262	н.о.	0,4	0,630	57,0	н.о.	0,019
Маслянка	7,97	0,399	244	н.о.	1,9	0,510	27,7	0,021	0,021
Бол. Индей	7,98	0,298	212	н.о.	2,2	0,620	18,2	н.о.	0,018
Весёлый	8,03	0,358	230	н.о.	2,8	0,750	19,3	н.о.	0,015
Бол. Инжул	8,12	0,340	231	н.о.	3,6	2,060	19,6	н.о.	0,017
Намурт	8,01	0,184	113	н.о.	3,9	1,410	15,3	0,002	0,015
Сынжул	7,97	0,339	229	н.о.	5,4	0,940	20,1	н.о.	0,013
Лалетина	7,60	0,305	193	н.о.	1,3	0,135	22,7	н.о.	0,039

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ср. Индей	7,83	анализ не проводился							
Мал. Индей	7,04								
Весна 2024									
Реки									
Мана	7,01	анализ не проводился							
Базаиха	7,98								
Калтат	7,90	0,071	83	н.о.	1,7	0,069	8,1	н.о.	0,018
Бол. Слизнева	7,70	0,155	117	0,012	2,8	0,157	10,4	н.о.	0,045
Ручьи									
Берлы	7,70	0,138	89	0,004	3,2	0,142	17,5	0,188	0,023
Маслянка	8,10	0,333	199	0,014	2,3	0,165	20,5	0,136	0,036
Бол. Индей	7,60	0,102	69	н.о.	2,1	0,106	7,9	н.о.	0,053
Весёлый	7,87	0,269	172	н.о.	2,9	н.о.	13,2	0,114	0,014
Бол. Инжул	7,78	0,132	115	0,005	2,4	н.о.	8,8	н.о.	0,122
Намурт	7,40	0,063	77	н.о.	2,5	0,149	7,6	н.о.	0,039
Сынжул	7,80	0,219	161	0,006	4,2	0,137	14,5	0,039	0,250
Лалетина	7,67	0,147	102	0,010	2,2	0,118	14,2	0,065	0,025
Лето 2024									
Реки									
Калтат	7,80	0,107	81	н.о.	1,5	0,231	7,2	0,037	0,047
Бол. Слизнева	8,10	0,237	150	н.о.	2,6	0,267	11,5	0,025	0,049
Ручьи									
Берлы	8,00	0,254	211	н.о.	3,0	0,378	35,1	0,045	н.о.
Маслянка	8,10	0,394	274	н.о.	2,0	0,365	25,6	0,097	0,013
Бол. Индей	8,10	0,248	221	н.о.	3,0	0,239	11,9	0,031	0,011
Весёлый	8,20	0,330	245	н.о.	3,0	0,367	15,0	0,053	0,026
Бол. Инжул	8,20	0,292	215	н.о.	3,4	0,322	14,2	0,031	0,009
Намурт	8,00	0,158	118	н.о.	2,9	0,143	11,6	0,026	0,005
Сынжул	8,10	0,325	213	н.о.	4,6	0,117	18,5	0,009	0,008
Лалетина	8,00	0,181	129	н.о.	2,1	0,191	14,4	0,031	0,006

Примечание.* н.о. – не обнаружено. Полужирным шрифтом выделены превышения ПДК

Приложение Б

Таксономический список водорослей из планктона водных объектов национального парка
«Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Таксон	Экологические характеристики					Местонахождение						
						реки				ручьи		
	местообитание	географическое распространение	галообность	ацидофильность	сапробность	Мана	Базаиха	Калгат	Большая Слизнева	Большие	Средние	Малые
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Phylum Cyanoprokaryota Stanier ex Cavalier-Smith Class Cyanophyceae Schaffner Order Synechococcales Hoffmann, Komarek et Kastovsky Family Merismopediaceae Elenkin												
<i>Merismopedia tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan	О-П	к	И	И _Н	β	+	-	-	-	-	-	-
Order Chroococcales Schaffner Family Chroococcaceae Rabenhorst												
<i>Chroococcus minimus</i> (Keissler) Lemmermann	П-Б	г	Гл	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Family Microcystaceae Elenkin												
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemmermann) Cronberg et Komarek	П	к	И	-	α-β	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. incerta</i> (Lemmermann) Cronberg et Komarek	П-Б	к	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-
Family Pleurocapsaceae Geitler												
<i>Pleurocapsa minor</i> Hansgirg	Б	к	-	-	χ-β	+	-	-	-	-	+	+

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Order Oscillatoriales Schaffner Family Cyanophyceae Schaffner												
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komarek	П-Б	к	И	Ац	χ-β	-	-	-	-	-	+	-
Order Spirulinales Komarek, Kastovsky, Mares et Johansen Family Spirulinaceae(Gomont) Hoffmann, Komarek et Kastovsky												
<i>Spirulina major</i> Kützing ex Gomont	П-Б	к	Гл	Ин	α	+	+	-	-	+	-	-
Phylum Chrysophyta Cavalier-Smith Class Chrysophyceae Pascher Order Chromulinales Pascher Family Chrysococcaceae Lemmermann												
<i>Kephyrion francevii</i> Guseva	Б	-	И	-	α-β	-	-	-	-	-	+	-
<i>K. ovum</i> Pascher	Б	к	И	-	α-β	+	+	+	+	+	+	+
<i>K. rubri-claustri</i> Conrad	Б	б	Or	-	α	+	+	+	+	+	+	+
Family Dinobryaceae Ehrenberg												
<i>Epipyxis epiplanctica</i> (Skuja) Hilliard et Asmund	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dinobryon sociale</i> Ehrenberg	П	к	И	-	α	+	+	-	-	-	+	-
<i>Pseudokephyron conicum</i> Schiller	П	=	-	-	α-β	+	+	+	+	+	+	+
Phylum Miozoa Cavalier-Smith Class Dinophyceae Fritsch Order Peridinales Haeckel Family Peridiniaceae Ehrenberg												
<i>Peridinium cinctum</i> (Müller) Ehrenberg	П-Б	к	И	—	β-α	+	-	-	-	-	-	-
Phylum Euglenophyta Cavalier-Smith Class Euglenophyceae Schoenichen Order Euglenales Bütschli Family Euglenaceae Dujardin												
<i>Euglena deses</i> (Müller) Ehrenberg var. <i>deses</i>	П-Б	к	Мг	Ин	α-ρ	+	-	-	-	-	-	-
<i>E. viridis</i> (Müller) Ehrenberg	П-Б	к	Мг	Ин	β	+	+	-	-	-	-	-
<i>Eutreptia thiophila</i> Skuja	-	-	-	-	β	+	-	-	-	+	-	-
<i>Trachelomonas curta</i> Cunha	-	-	-	-	β-α	-	+	-	-	-	-	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>T. cylindracea</i> (Playfair) Popova	Б	г	-	-	β - α	-	+	-	-	-	-	-
<i>T. oblonga</i> Lemmermann	П	к	И	-	β	+	+	-	-	-	-	-
<i>T. planktonica</i> var. <i>australica</i> (Playfair) Skvortzov	-	-	-	-	β	-	+	-	-	-	-	-
<i>T. rotunda</i> Swirenko	П	г	И	И _H	α - ρ	+	+	-	-	-	-	-
<i>T. volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	Б	к	И	И _H	β	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. volvocinopsis</i> Swirenko	П	к	И	И _H	β	+	+	-	-	-	-	-
Family Phacaceae Kim, Triemeret et Shin												
<i>Lepocinclis acus</i> (Müller) Marin et Melkonian	-	к	И	И _H	β	+	-	-	-	-	-	-
<i>L. cyclidiopsis</i> Bennett et Triemer	Б	-	-	И _H	α - σ	-	+	-	-	-	-	-
<i>Phacus arnoldii</i> Svirenko	-	г	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ph. caudatus</i> Hübner	П-Б	к	И	Ал	β	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ph. tenuis</i> Svirenko	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Phylum Bacillariophyta Karsten												
Class Coscinodiscaceae Round et Crawford												
Order Melosirales Crawford												
Family Melosiraceae Kützing												
<i>Melosira varians</i> Agardh	П-Б	к	И	Ал	β	+	+	+	+	-	-	-
<i>M. undulata</i> (Ehrenberg) Kützing	П-Б	к	И	И _H	β	-	-	+	-	-	-	-
Order Aulacoseirales Crawford												
Family Aulacoseiraceae Crawford												
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grunow) Krammer	П-Б	к	И	Ал	χ - β	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. ambigua</i> (Grunow) Simonsen	П	к	И	Ал	β - σ	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	П-Б	к	И	И _H	β	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	П-Б	к	И	И _H	σ - β	-	-	-	-	+	-	-
Class Mediophyceae Medlin et Kaczmarzka												
Order Stephanodiscales Nikolaev et Harwood												
Family Stephanodiscaceae Makarova												
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Hustedt) Round	П-Б	к	И	Ал	β	-	-	-	-	-	-	+

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Cyclotella</i> (Kützing) Brebisson sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C.distinguenda</i> Hustedt	П	к	И	Ал	о	-	-	-	-	-	-	+
<i>Stephanodiscus</i> Ehrenberg sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>S. hantzschii</i> Grunow	П	к	И	Ал	α -о	-	-	-	-	+	-	-
<i>S. neoastrea</i> Hakansson et Hickel	П	-	И	Аб	о- β	-	-	-	-	-	+	-
Order Thalassiosirales Glezer et Makarova												
Family Thalassiosiraceae Lebour												
<i>Lineaperpetua lacustris</i> (Grunow) Yu, You, Kociolek et Wang	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Stephanocyclus meneghinianus</i> (Kützing) Kulikovskiy, Genkal et Kociolek	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Class Bacillariophyceae Haeckel												
Order Fragilariales Silva												
Family Fragilariaceae Kützing												
<i>Fragilaria</i> Lyngbye sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. Lyngbye</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>F. Lyngbye</i> sp. 2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>F. crotonensis</i> Kitton	П	к	И	Ал	о- β	-	-	-	-	+	-	-
<i>F. recapitellata</i> Lange-Bertalot et Metzeltin	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>F. rumpens</i> (Kützing) Carlson	О-П	к	И	Ин	о- β	+	-	-	-	-	-	-
<i>F. pararumpens</i> Lange-Bertalot, Hofmann et Werum	Б	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>F. vaucheriae</i> (Kützing) Petersen	П-Б	к	И	Ал	о- α	+	+	+	-	+	+	+
<i>Odontidium mesodon</i> (Ehrenberg) Kützing	Б	к	Гб	-	χ -о	+	+	+	+	+	+	+
Family Staurosiraceae Medlin												
<i>Pseudostaurosira robusta</i> (Fusey) Williamset Round	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Staurosira leptostauron</i> (Ehrenberg) Kulikovskiy et Genkal	П-О	к	И	Ал	о	+	-	-	-	-	-	-
<i>S.construens</i> Ehrenberg	П-Б	к	И	Ал	о	-	-	-	-	-	+	-
<i>S. venter</i> (Ehrenberg) Cleve et Möller	П-Б	к	И	Ал	о	-	-	+	-	-	-	-
<i>Staurosirella martyi</i> (Heribaud) Morales et Manoylov	П-Б	к	И	Ал	о	+	+	-	-	-	-	-
<i>S.pinnata</i> (Ehrenberg) Williams et Round	П-Б	к	Гл	Ал	о	+	+	-	-	-	-	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Order Eunotiales Silva												
Family Eunotiaceae Kützing												
<i>Eunotia</i> Ehrenberg sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. naegelii</i> Migula	П-Б	-	Гб	Ац	χ-о	-	-	-	-	-	+	-
<i>E. mucophila</i> (Lange-Bertalot, Nörpel-Schempp et Alles) Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>E. ursamaioris</i> Lange-Bertalot et Nörpel-Schempp	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Order Licmophorales Round												
Family Ulnariaceae Cox												
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenberg) Patrick	Б	-	И	Ал	χ	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal	П	к	И	Ал	о-α	+	+	+	+	+	+	-
<i>U. biceps</i> (Kützing) Compere	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>U. ulna</i> (Nitzsch) Compere	П-Б	к	И	Ин	β	+	+	+	+	+	+	-
<i>U. capitata</i> (Ehrenberg) Compere	П-Б	-	И	Ал	о-β	+	-	-	-	-	-	-
Order Rhabdonematales Round et Crawford												
Family Tabellariaceae Kützing												
<i>Asterionella formosa</i> Hassal	П	к	И	Ал	о	-	-	-	-	-	+	-
<i>Diatoma</i> Bory sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. tenuis</i> Agardh	П-Б	к	И	Ин	о	+	+	+	+	+	+	-
<i>D. moniliformis</i> (Kützing) D. M. Williams	О-П	-	Гл	Ин	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh	О-П	к	И	Ин	о	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	П-Б	к	И	Ин	χ	+	+	-	+	+	+	-
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kützing	П-Б	к	И	Ац	о-χ	+	+	+	+	+	+	-
Order Rhopalodiales Mann												
Family Rhopalodiaceae Topachevs'kyj et Oksiyuk												
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brebisson	Б	к	И	Аб	о	-	+	-	-	-	-	-
<i>E. gibba</i> (Ehrenberg) Kützing	Б	к	И	Ал	о-β	-	+	-	-	-	+	-

Продолжение приложения Б

[illegible]

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Gomphonema</i> Ehrenberg sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 3	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp.7	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 8	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. Ehrenberg</i> sp. 13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. acuminatum</i> Ehrenberg	Б	к	И	ИН	о-β	+	-	-	-	-	+	-
<i>G. angusticephalum</i> Reichardt Lange-Bertalot	О	к	И	Ал	β	-	+	-	-	-	-	-
<i>G. cf. angustivalva</i> Reichardt	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. gracile</i> Ehrenberg	Б	к	И	Ал	χ-β	+	+	+	+	-	+	-
<i>G. innocens</i> Reichardt	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. italicum</i> Kützing	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>G. micropus</i> Kützing	Б	-	И	ИН	о	-	-	-	-	+	-	-
<i>G. minutum</i> (Agardh) Agardh	Б	-	Ог	Ал	о-β	-	-	-	-	-	-	-
<i>Reimeria</i> Kociolek et Stoermer sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. Kociolek</i> et Stoermer sp.1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>R. fontinalis</i> Levkov et Ector	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. sinuata</i> (Gregory) Kociolek et Stoermer	П-Б		И	ИН	о	+	+	-	-	+	-	-
Family Cymbellales incertae sedis												
<i>Gomphonella olivacea</i> (Hornemann) Rabenhorst	Б	к	И	Ал	о-β	+	+	+	+	-	+	-
<i>G. olivaceolacua</i> (Lange-Bertalot et Reichart) Jahn et Abarca	Б	-	-	-	χ-о	+	+	+	+	+	-	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>G. olivaceoides</i> (Hustedt) Tuji	Б	-	И	И _H	-	+	-	+	-	+	-	-
Family Rhoicospheniaceae J. Y. Chen et H. Z. Zhu												
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agardh) Lange-Bertalot	Б	к	И	Ал	о-α	+	+	+	+	-	+	+
Order SurirellalesMann												
Family Surirellaceae Kützing												
<i>Surirella</i> Turpin sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. angusta</i> Kützing	П-Б	к	И	Ал	β-о	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. librile</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	П-Б	-	И	Ал	β	+	-	-	-	-	+	-
<i>S. microlibrile</i> Van de Vijver, Pottiez et Jüttner	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. minuta</i> Brebisson ex Kützing	Б	к	И	И _H	о-α	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. visurgis</i> Hustedt	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Order Achnanthales Silva												
Family Achnanthaceae Kützing												
<i>Achnanthes lapidosa</i> Hustedt var. <i>lanceolata</i>	О-П	к	И	Ал	β-α	+	+	+	+	+	+	-
<i>Achnanthidium</i> Kützing sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. Kützing</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. Kützing</i> sp. 2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. cf. affine</i> (Grunow) Czarnecki	Б	б	И	Ал	о	-	-	+	-	+	-	-
<i>A. biasolettianum</i> (Grunow) Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>A. lineare</i> Smith	П-Б	-	И	И _H	о-β	+	-	+	-	+	+	-
<i>A. minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	П-Б	к	И	И _H	χ-β	-	-	+	-	-	-	-
<i>A. minutissimum</i> cf. <i>inconspicuum</i> (Østrup) Compere et Riaux-Gobin	П-Б	-	И	И _H	χ-β	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. rivulare</i> Potapova et Ponader	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Eucoconeis laevis</i> (Oestrup) Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Karayevia laterostrata</i> (Hustedt) Bukhtiyarova	Б	-	Гб	И _H	χ-о	-	-	+	-	-	-	-
<i>Planothidium</i> Round et Bukhtiyarova sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. Round et Bukhtiyarova</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. hauckianum</i> (Grunow) Bukhtiyarova	О	к	Гл	Ал	-	+	+	+	+	+	+	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>P. frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	О-П	к	И	Ал	α-ρ	-	+	-	+	+	+	-
<i>P. lanceolatum</i> (Brebissonex Kützing) Lange-Bertalot	П-Б	к	И	Ил	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. reichardtii</i> Lange-Bertalot et Werum	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Psammothidium</i> Bukhtiyarova et Round sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. grischunum</i> Bukhtiyarova et Round	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. levanderi</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Family Cocconeidaceae Kützing												
<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg	П-Б	к	И	Ал	ο	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. lineata</i> Ehrenberg	П-Б	к	И	Ал	ο	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg	Б	к	И	Ал	ο-χ	+	+	-	-	-	-	-
<i>C. placentula</i> Ehrenberg	П-Б	к	И	Ал	ο	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	П-Б	к	И	Ал	ο	+	+	+	+	+	+	+
Order Naviculales Bessey												
Family Amphipleuraceae Grunow												
<i>Amphipleura pellucida</i> (Kützing) Kützing	П-Б	к	И	Ал	ο	+	-	-	-	-	-	-
<i>Frustulia</i> Rabenhorst sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>F. vulgaris</i> (Thwaites) De Toni	П-Б	к	И	Ал	ο-χ	-	+	-	-	+	-	-
Family Brachysiraceae Mann												
<i>Brachysira brebissonii</i> Ross	П-Б	-	Гб	Ац	χ-ο	+	-	-	-	-	-	-
<i>B. exilis</i> (Kützing) Round et Mann	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Family Diadesmidaceae Mann												
<i>Luticola</i> Mann sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. acidoclinata</i> Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Family Diploneidaceae Mann												
<i>Diploneis minuta</i> Petersen	Б	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Family Pinnulariaceae Mann												
<i>Hygropetra balfouriana</i> (Grunow ex Cleve) Krammer et Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pinnularia</i> Ehrenberg sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pinnularia media</i> Brügger	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. sinistra</i> Krammer	Б	-	-	-	о-χ	+	-	-	-	-	-	-
Family Naviculaceae Kützinger												
<i>Caloneis silicula</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>silicula</i>	Б	к	И	ИН	о	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. silicula</i> (Frenguelti) Frenguelti var. <i>elliptica</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Hippodonta coxiae</i> Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Gyrosigma</i> Hassall sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützinger) Rabenhorst	П-Б	к	И	Ал	о-χ	+	+	-	-	-	-	-
<i>G. attenuatum</i> (Kützinger) Rabenhorst	П-Б	к	И	Ал	о-α	+	+	-	-	-	-	-
<i>G. obtusatum</i> (Sullivant et Wormley) Boyer	Б	-	Гл	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>G. scalproides</i> (Rabenhorst) Cleve	Б	к	И	Ал	β	+	+	-	-	-	-	-
<i>Navicula</i> Bory sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. Bory</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. Bory</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>N. Bory</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. Bory</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. antonii</i> Lange-Bertalot	Б	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>N. capitatoradiata</i> Germain ex Gasse	П-Б	к	Мг	Ал	β	+	+	+	-	+	+	+
<i>N. cariocincta</i> Lange-Bertalot	П	к	Ог	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>N. chiarae</i> Lange-Bertalot et Genkal	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>N. cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	Б	к	Гл	Ал	χ-о	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. cryptocephala</i> Kützinger	П-Б	к	И	ИН	β	+	+	+	-	+	-	-
<i>N. lanceolata</i> Ehrenberg	Б	к	И	Ал	χ-β	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. metareichardtiana</i> Lange-Bertalot et Kusber	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-
<i>N. neowiesneri</i> Chaudev et Kulikovskiy	Б	-	И	Ал	α-β	-	-	+	-	-	-	-
<i>N. radiosa</i> Kützinger	Б	с-а	И	ИН	о	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. rhynchocephala</i> Kützinger	Б	к	Гл	Ал	β	-	-	+	-	-	+	-
<i>N. tripunctata</i> (O. F. Müller) Bory	П-Б	к	И	ИН	β-о	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. venerabilis</i> Hohn et Hellerman	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-

Продолжение приложения Б

<i>N. veneta</i> Kützing	П-Б	к	ГЛ	Ал	α -о	+	+	+	+	+	+	-
<i>N. viridula</i> (Kützing) Ehrenberg	П-Б	к	ГЛ	Ал	β	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. viridulacalcis</i> Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Family Neidiaceae Mereschkowsky												
<i>Neidium ampliatus</i> (Ehrenberg) Krammer	Б	к	И	Ил	о- χ	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. dubium</i> (Ehrenberg) Cleve	Б	к	И	Ал	β -о	+	-	-	-	-	-	-
Family Sellaphoraceae Mereschkowsky												
<i>Fallacia subhamulata</i> (Grunow) Mann	Б	-	-	-	о- α	-	+	-	-	-	-	-
<i>Sellaphora atomoides</i> (Grunow) Wetzel et Van de Vijver	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>S. bacillum</i> (Ehrenberg) Mann	Б	к	И	Ал	χ -о	-	-	-	-	+	-	-
<i>S. obesa</i> Mann et Bayer	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. pseudopupula</i> (Krasske) Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Family Stauroneidaceae Mann												
<i>Stauroneis amphicephala</i> Kützing	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>S. smithii</i> Grunow	П-Б	к	И	Ал	о- β	-	-	+	-	-	-	-
Order Thalassiophysales Mann												
Family Catenulaceae Mereschkowsky												
<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman et Archibald	Б	к	И	Ал	о- β	+	+	-	-	-	-	-
<i>A. ovalis</i> (Kützing) Kützing	Б	к	И	Ал	о- β	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. pediculus</i> (Kützing) Grunow	Б	к	И	Ал	β -о	+	+	-	-	-	-	-
Order Bacillariales Hendey												
Family Bacillariaceae Ehrenberg												
<i>Hantzschia</i> Grunow sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. calcifuga</i> Reichardt et Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Nitzschia</i> Hassall sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. Hassall</i> sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst	Б	к	И	Ал	β -о	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. gracilis</i> Hantzsch	П-Б	к	И	Ил	о- α	+	+	-	-	-	-	-
<i>N. graciliformis</i> Lange-Bertalot et Simonsen	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>N. heufleriana</i> Grunow	Б	к	И	Ал	о- β	+	-	-	-	-	-	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>N. linearis</i> Smith	Б	к	И	Ал	β -о	+	-	-	-	+	-	-
<i>N. palea</i> (Kützing) Smith	П-Б	к	И	ИН	α -о	-	-	-	-	+	-	-
<i>N. perminuta</i> Grunow	-	к	И	Ал	о- β	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. pura</i> Hustedt	-	-	-	-	о- β	+	+	-	-	-	-	-
<i>N. recta</i> Hantzsch ex Rabenhorst	Б	к	И	ИН	о- β	+	+	+	+	+	-	-
<i>N. tubicola</i> Grunow	Б	к	Гл	ИН	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. sublinearis</i> Hustedt	Б	б	И	-	о- β	-	+	-	+	-	-	-
<i>Tryblionella debilis</i> Arnott et O'Meara	П-Б	к	И	Ал	α -о	-	-	-	-	+	-	-
Phylum Chlorophyta Reichenbach Class Chlorophyceae Wille Order Chlamydomonadales Fritsch Family Chlorococcaceae Blackman et Tansley												
<i>Chlorococcum</i> Meneghini sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Family Chlamydomonadales familia incertae sedis												
<i>Hydrianum crassiapex</i> Korshikov	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Family Characiochloridaceae Skuja												
<i>Chlamydropodium pluricoccum</i> (Korshikov) Ettl et Komarek	Э	=	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+
Family Phacotaceae France												
<i>Phacotus lenticularis</i> (Ehrenberg) Diesing	П	к	И	ИН	β	+	-	-	-	-	-	-
Order Chaetopeltidales O'Kelly, Shin Watanabe et Floyd Family Hydrocytiaceae Barcyte et Elias												
<i>Hydrocytium acuminatum</i> (Braun) Braun	Э	к	И	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Order Sphaeropleales Luerksen Family Characiaceae (Nägeli) Wittrock												
<i>Characium ornithocephalum</i> Braun	Э	к	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-
Family Sphaeropleaceae Kützing												
<i>Ankyra judayi</i> (Smith) Fott	П	к	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. ocellata</i> (Korshikov) Fott	П	-	Or	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Korshikoviella limnetica</i> (Lemmermann) Silva	П	к	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Family Hydrodictyaceae Dumortier												
<i>Tetraëdron minimum</i> (Braun) Hansgirg	П-Б	κ	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. triangulare</i> Korshikov	П-Б	κ	И	-	β	-	-	-	-	-	-	+
Family Mychonastaceae Fucikova, Lewis et Lewis												
<i>Mychonastes jurisii</i> (Hindak) Krienitz, Bock, Dadheech et Proschold	П-Б	-	-	-	o-α	-	-	-	-	-	+	-
Family Neochloridaceae Ettl et Komarek												
<i>Chlorotetraedron incus</i> (Teiling) Komarek et Kovacik	П-Б	κ	И	-	o-α	+	-	-	-	-	-	-
Family Radiococcaceae Fott ex Silva												
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korschikov	П	κ	И	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coenochloris fottii</i> (Hindák) Tsarenko	П-Б	κ	И	И _H	o-β	-	-	-	-	+	-	-
Family Schroederiaceae Fucikova, Lewis et Lewis												
<i>Schroederia setigera</i> (Schröder) Lemmermann	П	κ	И	-	β-o	+	+	-	-	+	+	+
Family Characiaceae (Nägeli) Wittrock												
<i>Pseudoschroederia robusta</i> (Korshikov) Hegewald et Schnepf	П-О	κ	И	И _H	β	+	+	-	-	+	+	+
Family Selenastraceae Blackman et Tansley												
<i>Ankistrodesmus arcuatus</i> Korshikov	П-Б	κ	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komarkova-Legnerova	П-Б	κ	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. griffithii</i> (Berkeley) Komarkov-Legnerova	П-Б	κ	И	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. komarkovae</i> Nygaard	П-Б	κ	И	И _H	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>M. minutum</i> (Nägeli) Komarkova-Legnerova	П	κ	И	И _H	β-α	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. tortile</i> (West et G.S. West) Komarkova-Legnerova	П	-	-	-	β	+	+	+	+	+	+	-
<i>Raphidocelis subcapitata</i> (Korshikov) Nygaard, Komarek, Kristiansen et Skulberg	П-Б	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Family Scenedesmaceae Oltmanns												
<i>Desmodesmus brasiliensis</i> (Bohlin) Hegewald	П-Б	-	-	-	β	+	-	-	-	+	-	-
<i>D. communis</i> (Hegewald) Hegewald	П-О	κ	И	И _H	β-α	+	+	-	-	+	-	-
<i>D. opoliensis</i> (Richter) Hegewald	П-О	κ	И	И _H	β	+	-	-	-	+	+	-
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>S. ellipticus</i> Corda	П-Б	-	-	-	β-o	+	-	-	-	+	+	-

Продолжение приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>S. obtusus</i> f. <i>disciformis</i> (Chodat) Compere	П-Б	к	-	-	о-α	+	-	-	-	-	-	-
Family Treubariaceae (Korshikov) Fott												
<i>Treubaria crassispina</i> Smith	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>T. planctonica</i> (Smith) Korshikov	П	г	-	-	о-α	+	-	-	-	-	+	-
<i>T. setigera</i> (Archer) Smith	П	к	Ог	ИН	β-о	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. triappendiculata</i> Bernard	П-Б	к	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Class Trebouxiphyceae Friedl												
Order Chlorellales Bold et Wynne												
Family Chlorellaceae Brunnthaler												
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim var. <i>hantzschii</i>	П-Б	к	И	-	β	+	+	-	-	-	-	-
<i>A. hantzschii</i> Woloszynska var. <i>subtile</i>	П-Б	к	И	-	β	-	+	-	-	-	-	-
<i>Closteriopsis acicularis</i> (Chodat) Belcher et Swale	П-Б	к	И	-	о-α	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dictyosphaerium tetrachotomum</i> Printz	П-О	к	И	-	β-α	+	-	-	-	-	-	-
<i>Didymogenes anomala</i> (Smith) Hindak	П	-	-	-	о-α	-	-	-	-	+	-	-
<i>Micractinium quadrisetum</i> (Lemmermann) Smith	П	к	И	ИН	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Siderocelis sphaerica</i> Hindak	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Family Oocystaceae Bohlin												
<i>Franceia tenuispina</i> Korshikov	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Glochiococcus aciculiferus</i> (Lagerheim) Silva	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Oocystis marssonii</i> (Lemmermann)	П-Б	к	-	-	β	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. lacustris</i> Chodat	П-Б	-	Гл	-	β-о	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. submarina</i> Lagerheim	П-Б	к	И	-	-	+	+	-	-	+	+	+
<i>Lagerheimia chodatii</i> Bernard	П	к	И	ИН	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Neglectella solitaria</i> (Wittrock) Stenclova et Kastovsky	П-Б	-	И	ИН	β-о	-	-	-	-	-	+	-
Order Trebouxiphyceae ordo incertae sedis												
Family Trebouxiphyceae incertae sedis												
<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	П-Б	к	И	Ац	о-α	+	-	-	-	-	-	-

Окончание приложения Б

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Class Ulvophyceae Mattox et Stewart Order Ignatiales Leliaert et Škaloud Family Ignatiaceae Leliaert et Škaloud												
<i>Pseudocharacium obtusum</i> (Braun) Petry-Hesse	-	г	И	-	-	+	+	-	-	+	-	-
Phylum Charophyta Migula Class Conjugatophyceae Engler Order Desmidiaceae Bessey Family Closteriaceae Bessey												
<i>Closterium leibleinii</i> Kützing ex Ralfs	П	к	И	Ин	α	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. tumidulum</i> Gay	П-Б		-	Ац	-	+	-	-	-	-	-	-
Family Desmidiaceae Ralfs												
<i>Cosmarium undulatum</i> Corda ex Ralfs	П	к	И	Ин	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. subprotumidum</i> Nordstedt	П-Б		-	Ин	о-α	+	-	-	-	-	-	-
Class Klebsormidiophyceae Jeffrey ex Guiry Order Klebsormidiales Stewart et Mattox Family Elakatotrichaceae Hindák												
<i>Elakatothrix pseudogelatinosa</i> Korshikov	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Class Zygnematophyceae Round ex Guiry Order Spirogyrales Hess et de Vries Family Spirogyraceae Bessey												
<i>Spirogyra insignis</i> (Hassall) Kützing	Б	-	-	-	χ-β	-	+	-	-	-	-	-

Условные обозначения. Местообитание: П – планктонный вид, О – обростатель, Б – бентосный вид, Э – эпибионтный вид.

Галобность: Мг – мезогалоб, Ог – олигогалоб, И – индифферент, Гл – галофил, Гб – галофоб.

Ацидофильность: Ал – алкалофил + алкалобионт, Ац – ацидофил + ацидобионт, Аб – алкалобионт; Ин – индифферент.

Географическое распространение: к – космополитный, с-а – северо-альпийский, б – бореальный, г – голарктический.

Сапробность: χ – ксеносапроб, о – олигосапроб, β – бета-мезосапроб, α – альфа-мезосапроб, ρ – полисапроб.

Доминирующий комплекс фитопланктона рек и ручьев национального
парка «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.

Категория доминирования	Доминант	Водный объект	
		реки	ручьи
1	2	3	4
Лето 2021 года			
I	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	М ₅ , БС*, К	Р _{1,2,5,6}
II	<i>Aphanocapsa incerta</i>	К	Р _{3,5,6}
	<i>Actinastrum hantzschii</i>	—	Р ₄
	<i>Hydrocytium acuminatum</i>	—	Р ₁₃
	<i>Kephyrion ovum</i>	—	Р ₄
Весна 2022 года			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	М _{1,3}	Р _{2,7}
	<i>Cocconeis placentula</i>	М ₂	Р _{1,3,9}
III	<i>Aphanocapsa incerta</i>	М ₁	—
	<i>Cyanothece aeruginosa</i>	—	Р ₁
	<i>Kephyrion ovum</i>	М ₃	Р ₃
	<i>K. rubri-claustri</i>	—	Р _{4,10}
	<i>K. francevi</i>	—	Р ₁₀
	<i>Pseudokephyrion conicum</i>	—	Р ₄
	<i>Fragilaria vaucheriae</i>	К	—
	<i>Meridion circulare</i>	М ₂	Р _{5,6}
	<i>Melosira varians</i>	К	—
	<i>Characium acuminatum</i>	—	Р ₉
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	Р _{4,8}
	<i>Oocystis submarina</i>	—	Р ₁
	<i>Tetraedron minimum</i>	—	Р ₄
Лето 2022 года			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	М _{1,2,3,4} , Б ₂	—
	<i>Cocconeis placentula</i>	Б ₂ , БС	Р _{1,4,5,6,8}
III	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>subtile</i>	Б ₁	—
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	М ₁	Р ₁₁
	<i>Cyanothece aeruginosa</i>	—	Р ₁
	<i>Melosira undulata</i>	К	—
	<i>Melosira varians</i>	К	—
	<i>Meridion circulare</i>	—	Р _{6,11}
	<i>Monoraphidium griffithii</i>	Б ₁	—

Продолжение приложения В

1	2	3	4
III	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	P ₇
	<i>Oocystis lacustris</i>	Б _{1,2}	—
Осень 2022 года			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	M _{2,3}	P _{3,5,6}
	<i>Pleurocapsa minor</i>	M ₂	P _{2,9}
	<i>Monoraphidium minutum</i>	Б ₁	P _{8,10}
III	<i>Aphanocapsa incerta</i>	—	P ₃
	<i>Pseudokephyrion conicum</i>	—	P ₁₀
	<i>Monoraphidium contortum</i>	—	P _{8,10}
	<i>Cocconeis placentula</i>	Б ₁	—
	<i>Ulnaria ulna</i>	Б ₂	—
Весна 2023 года			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	M _{2,3}	P _{4,7}
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	M ₂ , Б ₂ , К	P ₇
	<i>Cocconeis placentula</i>	Б ₁ , БС	P _{1,2,10}
	<i>Meridion circulare</i>	БС	P _{1,3,9,10,11}
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	P _{3,8,9,10}
III	<i>M. contortum</i>	—	P _{2,8,11}
	<i>Oocystis lacustris</i>	—	P ₆
	<i>Kephyrion ovum</i>	—	P ₂
	<i>Pseudokephyrion conicum</i>	—	P ₈
Лето 2023 года			
I	<i>Cocconeis euglypta</i>	M _{1,2,3,4} , К	P _{1,2,3,4,5,8,9,11}
II	<i>Meridion circulare</i>	—	P _{3,4,5,6,7,11,18}
III	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	Б ₂ , БС	P ₁₇
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	Б _{1,2}	P ₁₇
	<i>Coenococcus planctonicus</i>	—	P ₉
	<i>Kephyrion rubri-claustri</i>	—	P ₁₀
	<i>Melosira varians</i>	—	P ₂
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	P _{5,10}
	<i>M. contortum</i>	—	P _{16,18}
	<i>Oocystis marssonii</i>	—	P ₁
	<i>Planothidium lanceolatum</i>	—	P ₄
	<i>Scenedesmus ellipticus</i>	M _{1,2}	—
	<i>Scenedesmus obtusus</i> f. <i>disciformis</i>	M ₁	—
Весна 2024 года			
I	—	—	—
II	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	M _{1,3} , Б _{1,2}	—
	<i>A. incerta</i>	M ₁ , Б ₁ , К	P _{3,11}
	<i>Meridion circulare</i>	M ₂ , БС	P _{1,2,5,6,9,11}

1	2	3	4
III	<i>Kephyrion ovum</i>	—	P ₁₀
	<i>Pseudokephyrion conicum</i>	—	P ₇
	<i>Cocconeis placentula</i>	M ₂	P ₁
	<i>Monoraphidium minutum</i>	—	P _{7,10}
	<i>M. contortum</i>	—	P ₈
	<i>Oocystis marssonii</i>	—	P ₈
Лето 2024 года			
I	<i>Cocconeis placentula</i>	M _{1,2,3} , Б _{1,2} , К, БС	P _{2,4,5,9,10,17}
II	<i>Meridion circulare</i>	К, БС	P _{3,5,6,7,9,11,17}
III	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	—	P ₁
	<i>Didymogenes anomala</i>	—	P ₁₀
	<i>Oocystis lacustris</i>	—	P ₁₀
Осень 2024 года			
I	—	—	—
II	<i>Cocconeis placentula</i>	M _{1,2,3} , БС	—
	<i>Meridion circulare</i>	—	P _{1,2,3,5,6,7,10}
III	<i>Pleurocapsa minor</i>	—	P ₉

* Примечание:

– реки: М – Мана (М₁–устье, М₂ – кордон Кандалак, М₃ – кордон Берлы, М₄ – пос. Береть, М₅ – старица), Б – Базаиха (Б₁ – устье, Б₂ – кордон Долгуша), БС – Большая Слизнева, К – Калтат;

– ручьи: Р₁ – Лалетина, Р₂ – Берлы, Р₃ – Кривопохвальный, Р₄ – Маслянка, Р₅ – Большой Индей, Р₆ – Средний Индей, Р₇ – Малый Индей, Р₈ – Веселый, Р₉ – Большой Инжул, Р₁₀ – Сынжул, Р₁₁ – Намурт, Р₁₂ – Выносная, Р₁₃ – Хайдынка, Р₁₄ – Князева, Р₁₅ – Сарала, Р₁₆ – Нелидовский, Р₁₇ – Моховой, Р₁₈ – Столбовской Калтат, Р₁₉ – Бабский Калтат.

**Общая численность и общая биомасса фитопланктона рек и ручьев
национального парка «Красноярские Столбы», 2021–2024 гг.**

Объект	Общая численность, млн кл./л	Общая биомасса, г/м ³	Численность, % биомасса, %			
			Суанопро- karyota	Bacillariophyta	Chlorophyta	Прочие
1	2	3	4	5	6	7
Лето 2021						
Реки						
Мана (к. Кандалак)	1,57	2,56	–	<u>94,90</u> 98,66	<u>3,83</u> 1,27	<u>1,27</u> 0,07
Мана (к. Берлы)	1,33	1,06	–	<u>98,49</u> 95,52	–	<u>1,51</u> 4,48
В среднем	1,45±0,12	1,81±0,75	–	<u>96,70±1,79</u> 97,09±0,61	<u>1,92±1,92</u> 0,64±0,64	<u>1,38±0,12</u> 2,27±2,21
Большая Слизнева	3,6	0,55	<u>88,80</u> 1,01	<u>10,80</u> 98,72	<u>0,40</u> 0,27	–
Калтат	12,27	0,64	<u>96,17</u> 2,37	<u>3,75</u> 98,48	<u>0,08</u> 0,15	–
Ручьи						
Лалетина	3,56	0,08	<u>98,31</u> 22,88	<u>1,69</u> 77,12	–	–
Берлы	2,21	0,33	<u>90,50</u> 1,08	<u>7,24</u> 89,18	<u>2,26</u> 9,74	–
Маслянка	0,17	0,04	–	<u>41,18</u> 67,85	<u>47,06</u> 28,38	<u>11,76</u> 3,77
Большой Индей	4,09	0,39	<u>90,46</u> 7,01	<u>9,05</u> 92,08	–	<u>0,49</u> 0,91
Кривопох- вальный	2,81	0,33	<u>88,97</u> 0,77	<u>11,03</u> 99,23	–	–
Выносная	1,33	0,09	<u>90,23</u> 2,32	<u>4,51</u> 90,15	–	<u>5,26</u> 7,53
Хайдынка	0,37	0,27	–	<u>45,94</u> 68,89	<u>27,03</u> 27,45	<u>27,03</u> 3,66
Князева	2,1	0,10	<u>95,24</u> 2,01	<u>4,28</u> 97,04	<u>0,48</u> 0,95	–
Родник	0,31	0,20	<u>64,52</u> 0,18	<u>16,13</u> 40,69	<u>19,35</u> 59,13	–
Сарала	6,54	0,04	<u>99,38</u> 29,77	<u>0,31</u> 61,07	<u>0,31</u> 9,16	–
Средний Индей	2,34	0,36	<u>76,92</u> 0,63	<u>22,22</u> 98,66	<u>0,43</u> 0,22	<u>0,43</u> 0,49
Весна 2022						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	0,17	0,08	–	<u>94,12</u> 98,49	–	<u>5,88</u> 1,51

1	2	3	4	5	6	7
Мана (кордон Берлы)	0,27	0,30	<u>22,22</u> 0,04	<u>55,56</u> 97,71	<u>3,70</u> 0,34	<u>18,52</u> 1,91
Мана устье	4,76	0,55	<u>88,24</u> 1,01	<u>8,39</u> 35,87	<u>1,89</u> 13,80	<u>1,48</u> 49,32
В среднем	1,73±1,51	0,31±0,14	<u>36,83±26,50</u> 0,35±0,33	<u>52,69±24,79</u> 77,36±20,74	<u>1,87±1,07</u> 4,71±4,54	<u>8,61±5,11</u> 17,58±0,20
Базаиха устье	0,23	0,11	–	<u>56,52</u> 60,23	<u>4,35</u> 0,93	<u>39,43</u> 38,84
Большая Слизнева	0,18	0,09	–	<u>43,96</u> 57,77	<u>11,11</u> 1,40	<u>44,93</u> 41,15
Калтат	0,47	0,52	–	<u>100</u> 100	–	–
Ручьи						
Лалетина	0,14	0,11	<u>35,71</u> 3,16	<u>35,71</u> 30,87	<u>28,58</u> 65,97	–
Сынжул	0,22	0,06	–	<u>13,64</u> 3,21	<u>9,09</u> 3,55	<u>77,27</u> 93,24
Большой Инжул	0,06	0,04	–	<u>83,33</u> 96,89	<u>16,67</u> 3,11	–
Веселый	0,09	0,03	–	<u>22,22</u> 34,36	<u>33,33</u> 9,2	<u>44,45</u> 56,44
Берлы	0,91	0,37	<u>76,93</u> 0,39	<u>17,58</u> 97,13	<u>5,49</u> 2,48	–
Кривопох– вальный	0,18	0,05	–	<u>77,7</u> 91,06	–	<u>22,33</u> 8,94
Маслянка	0,16	0,05	–	<u>6,25</u> 46,51	<u>50,00</u> 43,80	<u>43,75</u> 10,09
Большой Индей	0,38	0,13	–	<u>94,74</u> 98,24	<u>2,63</u> 0,80	<u>2,63</u> 0,96
Средний Индей	0,28	0,37	–	<u>96,43</u> 61,91	<u>3,57</u> 38,09	–
Родник	0,75	0,008	<u>93,34</u> 15,25	<u>4,00</u> 58,11	<u>1,33</u> 12,11	<u>1,33</u> 14,53
Лето 2022						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	3,25	0,06	<u>98,46</u> 5,67	<u>1,54</u> 94,33	–	–
Мана (кордон Берлы)	0,98	0,18	<u>91,84</u> 0,50	<u>6,12</u> 83,95	<u>2,04</u> 15,55	–
Мана устье	5,20	0,20	<u>94,23</u> 3,19	<u>5,00</u> 93,09	<u>0,77</u> 3,72	–
Мана (пос. Береть)	2,20	0,70	<u>80,91</u> 0,29	<u>15,00</u> 97,08	<u>4,09</u> 2,63	–
В среднем	2,91±0,89	0,29±0,14	<u>91,36±3,74</u> 2,53±1,27	<u>6,78±2,87</u> 92,61±2,85	<u>1,86±0,89</u> 4,86±3,45	–
Базаиха устье	1,34	0,34	–	<u>29,85</u> 53,54	<u>70,15</u> 46,46	–
Базаиха (к. Долгуша)	1,52	0,23	<u>59,21</u> 0,71	<u>22,37</u> 49,18	<u>17,76</u> 44,56	<u>0,66</u> 5,55

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7
В среднем	1,43±0,09	0,29±0,06	$\frac{29,61 \pm 29,61}{0,36 \pm 0,36}$	$\frac{26,11 \pm 3,74}{51,36 \pm 2,18}$	$\frac{43,95 \pm 26,20}{45,51 \pm 0,95}$	$\frac{0,33 \pm 0,33}{2,78 \pm 2,78}$
Большая Слизнева	0,71	0,26	–	$\frac{95,77}{95,45}$	$\frac{4,23}{4,55}$	–
Калтат	1,65	4,45	–	$\frac{97,58}{99,91}$	$\frac{2,42}{0,09}$	–
Ручьи						
Лалетина	0,90	0,69	$\frac{18,88}{1,73}$	$\frac{73,33}{93,48}$	$\frac{7,79}{4,79}$	–
Большой Инжул	0,13	0,12	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Веселый	0,10	0,09	–	$\frac{90,00}{98,94}$	$\frac{10,00}{1,06}$	–
Берлы	0,22	0,12	$\frac{4,55}{0,97}$	$\frac{90,91}{65,16}$	$\frac{4,55}{33,87}$	–
Кривопох– вальный	0,21	0,06	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Маслянка	0,23	0,16	–	$\frac{95,65}{98,05}$	$\frac{4,35}{1,50}$	–
Большой Индей	0,12	0,27	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Средний Индей	0,31	0,11	–	$\frac{96,77}{97,19}$	$\frac{3,23}{2,81}$	–
Родник	0,11	0,17	–	$\frac{81,82}{98,80}$	$\frac{18,18}{1,20}$	–
Сынжул	0,04	0,028	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Намурт	0,94	0,17	$\frac{53,19}{0,52}$	$\frac{44,68}{98,33}$	$\frac{2,13}{1,15}$	–
Осень 2022						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	4,74	1,57	$\frac{94,94}{84,86}$	$\frac{4,85}{15,08}$	$\frac{0,21}{0,06}$	–
Мана (кордон Берлы)	2,51	0,34	$\frac{87,65}{0,64}$	$\frac{11,95}{99,07}$	$\frac{0,40}{0,29}$	–
В среднем	3,63±1,12	0,96±0,62	$\frac{91,30 \pm 3,65}{42,74 \pm 42,12}$	$\frac{8,40 \pm 3,55}{57,08 \pm 42,00}$	$\frac{0,30 \pm 0,10}{0,18 \pm 0,12}$	–
Базаиха устье	0,25	0,17	–	$\frac{88,00}{98,25}$	$\frac{12,00}{1,75}$	–
Базаиха (кордон Долгуша)	0,06	0,06	–	$\frac{100}{100}$	–	–
В среднем	0,16±0,10	0,12±0,06	–	$\frac{94,00 \pm 6,00}{99,12 \pm 0,88}$	$\frac{6,00 \pm 6,00}{0,88 \pm 0,88}$	–
Ручьи						
Сынжул	0,07	0,02	–	$\frac{28,57}{80,18}$	$\frac{57,14}{17,62}$	$\frac{14,29}{2,20}$
Большой Инжул	1,48	0,09	–	$\frac{2,70}{15,49}$	$\frac{97,30}{84,51}$	–
Веселый	0,18	0,04	–	$\frac{38,89}{74,63}$	$\frac{55,56}{24,13}$	$\frac{5,56}{1,24}$
Берлы	2,19	0,88	$\frac{85,84}{81,14}$	$\frac{13,24}{18,63}$	$\frac{0,91}{0,23}$	–

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7
Кривопох– вальный	11,62	0,08	<u>98,97</u> 22,40	<u>0,95</u> 76,13	–	<u>0,09</u> 1,47
Маслянка	0,06	0,10	–	<u>100</u> 100	–	–
Большой Индей	0,84	0,19	<u>59,52</u> 0,26	<u>35,71</u> 98,70	<u>4,76</u> 1,04	–
Средний Индей	1,43	0,10	<u>69,93</u> 0,98	<u>27,97</u> 97,07	–	<u>2,10</u> 1,95
Весна 2023						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	7,52	1,05	<u>89,10</u> 0,82	<u>10,37</u> 90,98	<u>0,53</u> 8,20	–
Мана (кордон Берлы)	3,09	1,12	<u>64,72</u> 0,18	<u>34,30</u> 99,50	<u>0,65</u> 0,18	<u>0,32</u> 0,14
Мана, устье	0,76	0,37	–	<u>98,68</u> 99,73	<u>1,32</u> 0,27	–
В среднем	3,79±1,98	0,85±0,24	<u>51,28±26,59</u> 0,33±0,25	<u>47,78±36,37</u> 96,74±2,88	<u>0,83±0,25</u> 2,88±2,66	<u>0,11±0,11</u> 0,05±0,05
Базаиха, устье	0,46	0,44	–	<u>80,43</u> 95,80	<u>17,39</u> 4,08	<u>2,17</u> 0,11
Базаиха (кордон Долгуша)	1,63	0,11	<u>92,02</u> 2,46	<u>7,36</u> 94,72	<u>0,61</u> 2,82	–
В среднем	1,05±0,59	0,28±0,17	<u>46,01±46,01</u> 1,23±1,23	<u>43,90±36,54</u> 95,26±0,54	<u>9,00±8,39</u> 3,45±0,63	<u>1,09±1,09</u> 0,06±0,06
Большая Слизнева	0,10	0,09	–	<u>90,00</u> 47,00	–	<u>10,00</u> 53,00
Калтат	0,94	0,15	<u>74,47</u> 0,85	<u>19,15</u> 95,13	<u>6,38</u> 4,03	–
Ручьи						
Лалетина	0,12	0,03	–	<u>91,67</u> 96,90	<u>8,33</u> 3,10	–
Намурт	0,36	0,18	–	<u>61,11</u> 85,66	<u>30,56</u> 12,44	<u>8,33</u> 1,90
Сынжул	0,14	0,09	–	<u>71,43</u> 95,32	<u>28,57</u> 4,68	–
Большой Инжул	0,07	0,02	–	<u>85,71</u> 94,71	<u>14,29</u> 5,29	–
Веселый	0,07	0,006	–	<u>28,57</u> 26,23	<u>57,14</u> 65,57	<u>14,29</u> 8,20
Берлы	0,17	0,07	–	<u>64,71</u> 66,15	<u>17,65</u> 28,77	<u>17,65</u> 5,08
Кривопох– вальный	0,27	0,10	–	<u>83,33</u> 46,05	<u>22,22</u> 26,10	<u>3,70</u> 1,02
Маслянка	3,65	0,03	<u>98,63</u> 10,94	<u>0,27</u> 76,90	<u>1,10</u> 12,16	–
Большой Индей	2,85	0,04	<u>91,23</u> 6,99	<u>5,61</u> 68,82	<u>3,16</u> 24,19	–
Средний Индей	0,24	0,16	–	<u>75,00</u> 92,37	<u>20,83</u> 7,31	<u>4,17</u> 0,32

1	2	3	4	5	6	7
Родник	0,63	0,005	$\frac{95,24}{23,08}$	$\frac{1,59}{34,19}$	$\frac{3,17}{42,74}$	–
Лето 2023						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	0,19	0,05	–	$\frac{73,68}{83,36}$	$\frac{26,32}{16,64}$	–
Мана (кордон Берлы)	0,24	0,09	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Мана (устье)	0,35	0,09	–	$\frac{57,14}{84,03}$	$\frac{42,86}{15,97}$	–
Мана (пос. Береть)	0,42	0,19	–	$\frac{100}{100}$	–	–
В среднем	0,30±0,05	0,11±0,03	–	$\frac{76,94\pm10,54}{89,13\pm4,71}$	$\frac{23,06\pm10,54}{10,87\pm4,74}$	–
Базаиха (устье)	1,37	0,29	$\frac{43,80}{0,37}$	$\frac{54,74}{98,67}$	–	$\frac{1,16}{0,96}$
Базаиха (кордон Долгуша)	9,74	0,24	$\frac{95,48}{5,88}$	$\frac{3,90}{63,73}$	$\frac{0,62}{30,39}$	–
В среднем	5,56±4,19	0,27±0,03	$\frac{69,64\pm25,84}{3,13\pm2,76}$	$\frac{29,32\pm25,42}{81,20\pm17,47}$	$\frac{0,31\pm0,31}{15,20\pm15,20}$	$\frac{0,58\pm0,58}{0,48\pm0,48}$
Большая Слизнева	1,12	0,06	$\frac{89,29}{1,62}$	$\frac{9,82}{89,00}$	–	$\frac{0,89}{9,39}$
Калтат	0,47	0,42	–	$\frac{89,36}{89,40}$	$\frac{10,64}{10,60}$	–
Ручьи						
Лалетина	0,21	0,13	–	$\frac{66,13}{46,57}$	$\frac{33,87}{53,43}$	–
Намурт	0,66	0,35	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Сынжул	0,11	0,03	–	$\frac{36,36}{76}$	$\frac{27,27}{9,23}$	$\frac{36,36}{14,77}$
Большой Инжул	0,49	0,14	$\frac{24,49}{5,91}$	$\frac{75,51}{94,09}$	–	–
Веселый	0,1	0,04	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Берлы	0,33	0,51	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Кривопох– вальный	0,3	0,13	–	$\frac{96,67}{99,25}$	$\frac{3,33}{0,75}$	–
Маслянка	0,13	0,05	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Большой Индей	0,2	0,13	–	$\frac{75,00}{96,29}$	$\frac{15,00}{2,23}$	$\frac{10,00}{1,48}$
Средний Индей	0,51	0,30	–	$\frac{98,04}{99,60}$	$\frac{1,96}{0,40}$	–
Родник	0,38	0,18	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Моховой	2,89	0,14	$\frac{92,17}{2,63}$	$\frac{7,83}{97,37}$	–	–

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7
Нелидовский	0,06	0,04	–	<u>83,33</u> 97,20	<u>16,67</u> 2,80	–
Средний Калтат	0,05	0,01	–	<u>60,00</u> 80,77	<u>40,00</u> 19,23	–
Весна 2024						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	1,50	0,44	–	<u>94,00</u> 97,29	<u>6,00</u> 2,71	–
Мана (кордон Берлы)	3,64	0,46	<u>54,95</u> 0,44	<u>42,85</u> 97,90	<u>1,10</u> 0,61	<u>1,10</u> 1,05
Мана устье	4,84	1,09	<u>72,31</u> 0,39	<u>24,59</u> 80,48	<u>2,07</u> 16,88	<u>1,03</u> 2,25
В среднем	3,33±0,98	0,66±0,21	<u>42,42±21,79</u> 0,28±0,14	<u>53,81±20,77</u> 91,89±5,71	<u>3,06±1,50</u> 6,73±5,11	<u>0,71±0,36</u> 1,10±0,65
Базаиха устье	6,83	1,32	<u>80,53</u> 0,48	<u>18,74</u> 99,18	<u>0,58</u> 0,30	<u>0,15</u> 0,04
Базаиха (кордон Долгуша)	5,16	0,36	<u>87,20</u> 1,24	<u>6,98</u> 93,37	<u>5,43</u> 5,17	<u>0,39</u> 0,22
В среднем	6,00±0,84	0,84±0,48	<u>83,87±3,34</u> 0,86±0,38	<u>12,86±5,88</u> 96,28±2,91	<u>3,01±2,43</u> 2,74±2,44	<u>0,27±0,12</u> 0,13±0,09
Большая Слизнева	0,29	0,10	–	<u>79,31</u> 92,85	<u>6,90</u> 2,38	<u>13,79</u> 4,77
Калтат	1,73	0,06	<u>52,02</u> 2,69	<u>46,24</u> 91,65	<u>0,58</u> 1,67	<u>1,16</u> 3,99
Ручьи						
Лалетина	0,16	0,05	–	<u>87,50</u> 82,22	<u>12,50</u> 17,78	–
Сынжул	0,17	0,03	–	<u>47,06</u> 54,48	<u>17,65</u> 9,62	<u>35,29</u> 35,90
Намурт	1,66	0,19	<u>60,24</u> 0,96	<u>37,35</u> 91,82	<u>1,81</u> 6,58	<u>0,60</u> 0,64
Большой Инжул	0,23	0,06	–	<u>86,95</u> 80,31	<u>8,70</u> 17,65	<u>4,35</u> 2,04
Веселый	0,09	0,03	–	<u>22,22</u> 52,60	<u>77,78</u> 47,40	–
Берлы	0,18	0,05	–	<u>88,88</u> 88,66	<u>5,56</u> 8,91	<u>5,56</u> 2,43
Кривопох– вальный	0,79	0,03	<u>75,95</u> 3,42	<u>21,52</u> 90,25	<u>2,53</u> 6,33	–
Маслянка	0,08	0,02	–	<u>75,00</u> 75,12	<u>12,50</u> 19,14	<u>12,50</u> 5,74
Большой Индей	0,30	0,07	–	<u>83,34</u> 88,95	<u>13,33</u> 9,43	<u>3,33</u> 1,62
Средний Индей	0,66	0,14	–	<u>93,94</u> 89,37	<u>6,06</u> 10,63	–
Малый Индей	0,07	0,02	–	<u>71,43</u> 75,00	<u>1,33</u> 12,11	<u>28,57</u> 25,00
Лето 2024						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	0,71	0,18	–	<u>90,14</u> 89,35	<u>9,86</u> 10,65	–
Мана (кордон Берлы)	1,03	0,36	–	<u>93,20</u> 97,40	<u>6,80</u> 2,60	–

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7
Мана устье	0,62	0,17	–	$\frac{82,26}{92,25}$	$\frac{17,74}{7,75}$	–
Мана устье (июль)	0,55	0,55	–	$\frac{68,67}{27,00}$	$\frac{24,70}{2,30}$	6,63 70,70
Мана (кордон Кандалак) (июль)	0,64	0,31	–	$\frac{75,65}{56,61}$	$\frac{22,28}{8,68}$	$\frac{2,07}{34,71}$
В среднем	0,71±0,08	0,31±0,07	–	$\frac{81,98±4,53}{72,52±13,45}$	$\frac{16,28±3,46}{6,40±1,68}$	$\frac{1,74±1,29}{21,60±14,11}$
Базаиха устье	0,58	0,48	–	$\frac{96,55}{98,94}$	$\frac{3,45}{1,06}$	–
Базаиха (кордон Долгуша)	0,42	0,13	–	$\frac{95,24}{90,78}$	$\frac{4,76}{9,22}$	–
В среднем	0,50±0,08	0,31±0,18	–	$\frac{95,90±0,66}{94,86±4,08}$	$\frac{4,11±0,65}{5,14±4,08}$	–
Большая Слизнева	1,32	0,60	–	$\frac{92,42}{97,29}$	$\frac{7,58}{2,71}$	–
Калтат	0,98	0,45	–	$\frac{93,88}{97,03}$	$\frac{6,12}{2,97}$	–
Ручьи						
Лалетина	0,60	0,46	$\frac{83,34}{0,11}$	$\frac{8,33}{98,60}$	$\frac{8,33}{1,29}$	–
Сынжул	0,25	0,07	–	$\frac{56,00}{69,94}$	$\frac{44,00}{30,06}$	–
Намурт	0,60	0,16	–	$\frac{91,67}{89,10}$	$\frac{8,33}{10,90}$	–
Большой Инжул	0,34	0,27	–	$\frac{91,18}{34,42}$	$\frac{8,82}{65,58}$	–
Веселый	0,25	0,11	–	$\frac{88,00}{93,45}$	$\frac{12,00}{6,55}$	–
Берлы	0,37	0,11	–	$\frac{83,78}{90,52}$	$\frac{8,11}{6,32}$	$\frac{8,11}{3,16}$
Кривопох– вальный	0,64	0,15	–	$\frac{96,88}{98,96}$	$\frac{1,56}{0,72}$	$\frac{1,56}{0,32}$
Маслянка	0,23	0,28	–	$\frac{86,96}{36,21}$	$\frac{8,69}{63,36}$	$\frac{4,35}{0,43}$
Большой Индей	0,85	0,21	–	$\frac{97,64}{93,60}$	$\frac{1,18}{1,45}$	$\frac{1,18}{4,95}$
Средний Индей	0,52	0,15	–	$\frac{92,31}{44,76}$	$\frac{7,69}{55,24}$	–
Малый Индей	0,82	0,81	–	$\frac{98,78}{99,91}$	$\frac{1,22}{0,09}$	–
Моховой	0,33	0,12	–	$\frac{96,97}{97,94}$	$\frac{3,03}{2,06}$	–
Нелидовский	0,06	0,03	–	$\frac{83,33}{96,28}$	$\frac{16,67}{3,72}$	–
Бабский Калтат	0,15	0,03	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Столбовской Калтат	0,03	0,01	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Осень 2024						
Реки						
Мана (кордон Кандалак)	0,25	0,13	–	$\frac{100}{100}$	–	–

1	2	3	4	5	6	7
Мана (кордон Берлы)	0,55	0,57	–	$\frac{98,18}{99,29}$	$\frac{1,82}{0,71}$	–
Мана устье	0,08	0,03	–	$\frac{100}{100}$	–	–
В среднем	0,29±0,14	0,24±0,17	–	$\frac{99,39±0,61}{99,76±0,24}$	$\frac{0,61±0,61}{0,24±0,24}$	–
Базаиха устье	0,41	0,65	–	$\frac{82,93}{18,00}$	$\frac{17,07}{82,00}$	–
Базаиха (кордон Долгуша)	0,10	0,08	–	$\frac{90,00}{98,01}$	$\frac{10,00}{1,99}$	–
В среднем	0,26±0,16	0,38±0,29	–	$\frac{86,47±3,54}{58,01±40,01}$	$\frac{13,54±3,54}{42,00±40,01}$	–
Большая Слизнева	0,06	0,04	–	$\frac{83,33}{91,60}$	$\frac{16,67}{8,40}$	–
Калтат	0,24	0,17	–	$\frac{91,67}{98,83}$	$\frac{8,33}{1,17}$	–
Ручьи						
Лалетина	0,13	0,03	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Сынжул	0,23	0,08	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Намурт	0,05	0,01	–	$\frac{60,00}{70,59}$	$\frac{40,00}{29,41}$	–
Большой Инжул	5,45	2,90	$\frac{98,53}{97,76}$	$\frac{1,47}{2,24}$	–	–
Веселый	0,05	0,01	–	$\frac{60,00}{75,00}$	$\frac{40,00}{25,00}$	–
Берлы	0,20	0,05	–	$\frac{85,00}{95,37}$	$\frac{15,00}{4,63}$	–
Кривопох– вальный	0,59	0,15	–	$\frac{98,31}{99,34}$	$\frac{1,69}{0,66}$	–
Маслянка	0,10	0,05	–	$\frac{60,00}{86,32}$	$\frac{40,00}{13,68}$	–
Большой Индей	0,27	0,13	–	$\frac{96,30}{98,75}$	$\frac{3,70}{1,25}$	–
Средний Индей	0,14	0,08	–	$\frac{100}{100}$	–	–
Малый Индей	0,14	0,03	–	$\frac{100}{100}$	–	–

Приложение Д

Индекс сапробности, качество воды и трофический статус по биомассе фитопланктона исследованных ручьев НП
«Красноярские Столбы» в 2021–2024 гг.

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона*	Категория трофности
руч. Лалетина						
2021	Август	1,40	26	0,08	1	олиготрофная
2022	Май	1,12		0,11	2а	
	Август	1,39		0,69	2б	мезотрофная
2023	Май	1,45			0,03	
	Август	1,73	3а	0,13	2а	
2024	Май	1,55	26	0,05	1	
	Август	1,71	3а	0,46	2а	
	Октябрь	1,17	26	0,03	1	
руч. Берлы						
2021	Август	1,53	26	0,33	2а	олиготрофная
2022	Май	1,66	3а	0,37		
	Август	1,37	26	0,12		
	Октябрь	1,05		0,88		
2023	Май	1,61	3а	0,07	1	олиготрофная
	Август	1,63		0,51	2а	
2024	Май	1,06	26	0,05	1	
	Август	1,44		0,11	2а	
	Октябрь	1,28	26	0,05	1	
руч. Маслянка						
2021	Август	1,94	3а	0,04	1	олиготрофная
2022	Май	1,55	26	0,05		
	Август	1,46		0,16	2а	
	Октябрь	Нет видов с известным индексом сапробности		0,10		
2023	Май	1,62	3а	0,03	1	
	Август	1,30	26	0,05		

Продолжение приложения Д

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона*	Категория трофности
2024	Май	1,70	3а	0,02	1	олиготрофная
	Август	1,46	2б	0,28	2а	
	Октябрь	1,10		0,05	1	
руч. Кривопохвальный						
2021	Август	2,20	3б	0,33	2а	олиготрофная
2022	Май	1,33	2б	0,05	1	
	Август	1,35		0,06		
	Октябрь	1,84	3а	0,08		
2023	Май	1,52	2б	0,10	2а	
	Август	1,35		0,13		
2024	Май	1,83	3а	0,03	1	
	Август	1,10	2б	0,15	2а	
	Октябрь	1,29		0,15		
руч. Большой Индей						
2021	Август	1,67	3а	0,39	2а	олиготрофная
2022	Май	1,41	2б	0,13		
	Август	1,50		0,27		
	Октябрь	1,40		0,19		
2023	Май	1,53		0,04	1	
	Август	1,58		0,13	2а	
2024	Май	1,60	3а	0,07	1	
	Август	1,29	2б	0,21	2а	
	Октябрь	1,10		0,13		
руч. Средний Индей						
2021	Август	1,76	3а	0,36	2а	олиготрофная
2022	Май	1,21	2б	0,37		
	Август	1,32		0,11		
	Октябрь	0,90	2а	0,10		
2023	Май	1,57	2б	0,16	2а	
	Август	1,33		0,30		
2024	Май	1,26	2б	0,14	2а	олиготрофная
	Август	1,45		0,15		
		Октябрь	1,10	2б	0,08	1

Продолжение приложения Д

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона*	Категория трофности
Родник						
2021	Август	1,60	3а	0,20	2а	олиготрофная
2022	Май	1,42	2б	0,01	1	
	Август	2,15	3б	0,17	2а	
2023	Май	1,66	3а	0,01	1	
	Август	1,26	2б	0,18	2а	
2024	Май	2,00	3а	0,02	1	мезотрофная
	Август	1,28	2б	0,81	2б	
	Октябрь	1,10		0,03	1	олиготрофная
руч. Веселый						
2022	Май	2,50	3б	0,03	1	олиготрофная
	Август	1,63	3а	0,09		
	Октябрь	2,15	3б	0,04		
2023	Май	2,24		0,01		
	Август	1,30	2б	0,04		
2024	Май	2,18	3б	0,03		
	Август	1,52	2б	0,11		
	Октябрь	1,35		0,01	1	
руч. Большой Инжул						
2022	Май	1,35	2б	0,04	1	олиготрофная
	Август	Нет видов с известным индексом сапробности		0,12	2а	
	Октябрь	0,90	2а	0,09		
2023	Май	1,45	2б	0,02	1	
	Август	1,30		0,14	2а	
2024	Май	1,17		0,06	1	
	Август	1,28	2б	0,27		
	Октябрь	1,00	2а	2,90	3б	эвтрофная
руч. Намурт						
2022	Август	1,65	3а	0,17	2а	олиготрофная
2023	Май	1,55	2б	0,18		
	Август	1,22		0,35		
2024	Май	1,70	3а	0,19	2а	олиготрофная
	Август	1,48	2б	0,16		
	Октябрь	1,43		0,01		

Окончание приложения Д

Период наблюдений		Индекс сапробности Пантле и Букк	Класс качества воды по индексу сапробности	Общая биомасса фитопланктона, г/м ³	Класс качества воды по биомассе фитопланктона*	Категория трофности		
руч. Сынжул								
2022	Май	1,51	2б	0,06	1	олиготрофная		
	Август	1,35		0,03				
	Октябрь	2,18		3б			0,02	
2023	Май	1,65	3а	0,09				
	Август	1,66		0,03				
2024	Май	1,72		0,03				
	Август	1,56	2б	0,07				
	Октябрь	1,66	3а	0,08				
Ручей Выносная								
2021	Август	1,40	2б	0,09	1	олиготрофная		
Ручей Хайдынка								
2021	Август	1,40	2б	0,27	2а	олиготрофная		
Ручей Князева								
2021	Август	1,60	3а	0,10	1	олиготрофная		
Ручей Сарала								
2021	Август	1,36	2б	0,04	1	олиготрофная		
Ручей Столбовской Калтат								
2023	Август	1,10	2б	0,01	1	олиготрофная		
2024	Август	1,35	2б	0,01				
Ручей Нелидовский								
2023	Август	2,20	3б	0,04	1	олиготрофная		
2024	Август	1,80	3а	0,03				
Ручей Бабский Калтат								
2024	Август	1,14	2б	0,03	1	олиготрофная		
Ручей Моховой								
2023	Август	1,63	3а	0,14	2а	олиготрофная		
2024	Август	1,54		0,12				

Примечание:

Класс качества воды: 1 – предельно чистая, 2а – чистая, 2б – чистая, 3а – удовлетворительной чистоты, 3б – удовлетворительной чистоты, 4а – грязная