

УДК 582.232:574.4:581.524(1-924.81)

Цианопрокариотическое «цветение» водоёмов восточноевропейских тундр (флористические и функциональные аспекты)

© 2007. Е.Н.Патова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Рассмотрены флористические и функциональные аспекты цианопрокариотного «цветения» разнотипных водоёмов восточноевропейских тундр. «Цветение» водоёмов вызывает около 20 видов цианопрокариот из родов: *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Gloeotrichia* и др. Чаще «цветут» водоёмы дельты р. Печоры, в наименьшей степени – термокарстовые и ледниковые озёра. Численность цианопрокариот при «цветении» составляла 0,4-50 млн. кл.л⁻¹. «Цветение» цианопрокариот наблюдалось при широкой амплитуде физических и гидрохимических параметров.

Floristic and functional aspects cyanoprokaryota «bloom» of polytypic water bodies of east-European tundras was considered. «Bloom» of reservoirs cause about 20 of cyanoprokaryota species from genera: *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Gloeotrichia*, etc. Reservoirs of delta Pechora River often «bloom», in the least degree - thermokarst and glacial lakes. Number cyanoprokaryota at «bloom» period made 0,4-50 million cells·l⁻¹. «Bloom» cyanoprokaryota was observed at wide amplitude of physical and hydrochemical parameters.

«Цветением» воды называют массовое развитие одного или нескольких видов водорослей, обитающих в толще воды или на дне водоёмов. «Цветение» могут вызывать представители разных отделов водорослей. В пресноводных экосистемах чаще других «цветение» вызывают синезелёные (цианопрокариоты), золотистые, жёлтозелёные, диатомовые, криптофитовые и зелёные водоросли. В умеренных масштабах «цветение» повышает биологическую продуктивность водоёмов [1], что связано с поступлением в водную среду продуктов жизнедеятельности водорослей: белков, свободных аминокислот, углеводов, витаминов, макро- и микроэлементов, стимулирующих развитие гидробионтов. «Гиперцветения» ухудшают качество воды, снижают биологическую продуктивность, представляют серьёзную угрозу для жизни и здоровья людей, вызывают болезни и массовую гибель рыб, бентосных, планктонных и нейстонных беспозвоночных, а также водоплавающих птиц и млекопитающих, создают проблемы на водозаборных станциях, водохранилищах, рекреационных водоёмах [1, 2].

«Цветение» возникает при нарушении экологического баланса, как в незагрязнённых природных водоёмах, так и в водоёмах, находящихся под влиянием антропогенного эвтрофирования. Особенно актуальной проблема «цветения» становится со второй половины XX века в связи с интенсивным развитием промышленности и сельского хозяйства, в результате деятельности которых значительно увеличивается поступление биоген-

ных элементов и органических веществ в водную среду, заметно повышается трофический статус водоёмов.

В настоящее время «цветение» наблюдается во всех природно-климатических зонах Земли, северные и арктические регионы не составляют исключения. «Цветут» небольшие и крупные реки, их эустарии, большие и мелкие озёра, пруды и водохранилища, опреснённые морские акватории и моря. Изучением «цветения» занимаются научно-исследовательские коллективы, специалисты-практики, оценивающие качество водной среды в производственных целях, и медики с санитарно-гигиенических позиций. Об актуальности этой проблемы говорит большое число публикаций в научных, научно-практических, популярных изданиях и Интернете, значительное число международных программ и договоров по исследованию процессов и возбудителей «цветения», финансируемых правительствами и фондами различных государств.

Одними из основных и опасных возбудителей «цветения» воды являются цианопрокариоты=синезелёные водоросли=цианобактерии. Это связано со способностью данной группы прокариотных организмов продуцировать токсины, опасные для человека и животных. Изучению токсических свойств цианопрокариот посвящено множество публикаций [3, 4]. Благодаря успехам в развитии аналитической химии удалось выделить из токсичных цианопрокариот и структурно определить три нейротоксина – анатоксин-а, анатоксин-а(s) (группа нейротоксичных алкалоидов,

продуцируемых видами родов *Anabaena*, *Oscillatoria* и *Aphanizomenon*, ЛД₅₀ составляет 20 мкг кг⁻¹ веса (для мышей)) и сакситоксин (нейротоксичный алкалоид, вызывающий блокировку натриевых каналов нервных клеток, продуцируют – *Lyngbya*, ЛД₅₀ – 10 мкг кг⁻¹); один общий цитотоксин – цилиндроспермопсин (циклический алкалоид, прежде всего, затрагивает печень, хотя может наносить значительное повреждение другим главным органам, продуцируют – *Cylindrospermopsis*, ЛД₅₀ 200 мкг кг⁻¹), а также группу токсинов (60 видов), называемых микроцистинами (или нодуларинами – встречаются у видов солоноватых вод), низкомолекулярные пептидные токсины – гепатотоксины, которые являются ингибиторами белковой фосфатазы, вызывают обширный некроз печени, большинство из них обнаруживается в самых различных родах цианопрокариот, а некоторые виды содержат по несколько микроцистинов, ЛД₅₀ 50-300 мкг кг⁻¹) [2-4].

Токсины цианопрокариот влияют на сердечно-сосудистую и иммунную системы, деятельность печени и других органов человека. Всё чаще регистрируются отравления людей при употреблении рыбы и других продуктов, содержащих токсины цианопрокариот: микроцистин, анатоксин и другие сильнодействующие вещества, которые вызывают у человека опухолевые новообразования, раздражения кожи, аллергические реакции [1, 2-4, 5]. Наибольшую опасность представляют гепатотоксины, разрушающие печень человека и животных и способные в короткие сроки вызвать циррозы и раковые новообразования. Зарегистрированы аллергические реакции или реакции в виде раздражения кожи разной степени тяжести, вызванные целым рядом пресноводных родов цианопрокариот (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Nodularia*, *Oscillatoria*, *Gloetrichia*) после воздействия во время отдыха или занятия водными видами спорта. Симптомы отравления токсинами цианопрокариот - боль в животе, тошнота, рвота, понос, боль в горле, сухой кашель, головная боль, образование пузырей во рту, атипичная пневмония и повышенное содержание печёночных ферментов в сыворотке, а также симптомы сенной лихорадки, головокружение, усталость, раздражение кожи и глаз [1-5].

В связи с вышесказанным изучение цианопрокариотного «цветения» водоёмов является не только фундаментальной проблемой, направленной на изучение закономерностей функционирования водных экосистем, но и прикладной – для решения задач, связанных

с охраной здоровья людей и качеством водной среды. Единая система мониторинга за токсичным «цветением» водоёмов в России, к сожалению, отсутствует. Проводятся только локальные исследования, в тех или иных регионах, где данная проблема является актуальной. В восточноевропейской части России исследования токсичности цианопрокариот не проводились, имеются только наблюдения, связанные с изучением разнообразия и распространения цианопрокариот.

Как показали проведённые многолетние исследования, на территории восточноевропейских тундр (включающих Большеземельскую и Малоземельскую тундры) и прилегающих к ним районов «цветение» тундровых водоёмов наблюдается довольно часто и регулярно. Особенно подвержены «цветению» водотоки и водоёмы в зонах эустариев и дельт, а также водоёмы, испытывающие заметное антропогенное воздействие. Именно цианопрокариоты являются одной из ведущих групп, вызывающих «цветение» тундровых озёр в нашем регионе [6, 7, 9], как и в водоёмах других регионов бореальной зоны [1].

Из всего выявленного разнообразия в водоёмах восточноевропейских тундр – 304 вида, лишь около 20 видов являются доминантами и способны вызывать «цветение». Это виды из родов: *Anabaena*, *Nostoc*, *Aphanizomenon*, *Trichodesmium*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Rivularia* и *Gloetrichia*. Цианопрокариоты, отмеченные в фитопланктоне с высоким обилием, а также виды, развитие которых достигает степени «цветения» в озёрах и водотоках, приведены в таблице 1. Представители этих родов отмечены при «цветении» тундровых водоёмов Шведской, Кольской, Таймырской и Канадской тундр [6]. Обращает на себя внимание тот факт, что большая часть видов, вызывающих «цветение» водоёмов тундры, относится к азотфиксирующим видам, что многие авторы связывают с усилением экстремальности среды, приводящей к возрастанию роли азотфиксаторов в накоплении первичной продукции водоёмов и азотном балансе [6].

В большинстве обследованных озёр степень «цветения» водоёмов по шкале достигала I-III баллов [8]. Наиболее часто (с высокой степенью встречаемости) среди возбудителей «цветения» тундровых водоёмов отмечены: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. lemmermannii*, *A. solitaria*, *A. scheremetievi*, *A. hassalii*, *Nostoc linckia*, *Planktothrix agardhii*, *Rivularia planctonica*, *Gloetrichia echinulata* и *Microcystis pulverea* (табл. 1, рис. 1 (цветная вкладка)).

Цианопрокариоты, вызывающие «цветение» водоёмов восточноевропейских тундр
(по данным 1998 – 2005 гг.)

Таксон	Стадия цветения*
<i>Anabaena circinalis</i> (Kütz.) Hansg. [syn : <i>Anabaena hassalii</i> (Kütz.) Wittrock]	III
<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm.	I
<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb.	IV
<i>Anabaena inaequalis</i> (Kütz.) Born. et Flah.	I
<i>Anabaena lemmermannii</i> Richter	IV
<i>Anabaena smithii</i> (Kom.) M. Watanabe [syn.: <i>Anabaena scheremetievi</i> Elenk.]	II
<i>Anabaena solitaria</i> Klebahn.ex Born. et Flah.	II
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs ex Born. et Flah.	IV
<i>Aphanocapsa inserta</i> (Lemm.) Cronb. et Kom. [syn.: <i>Microcystis pulvereae</i> f.inserta (Lemm.)Elenk]	II
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J.S. Smith et Sowerby) Rich. ex Born. et Flah.	III
<i>Lyngbya majuscula</i> Harvey	I
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	II
<i>Nodularia harveyana</i> (Thwaites) Thur. ex Born. et Flah.	II
<i>Nostoc linckia</i> (Roth) Born ex Born. et Flah.	III
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag. ex Gom.	II
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gom.) Anagn & Kom. [syn.: <i>Oscillatoria agardhii</i> Gom.]	I
<i>Trichodesmium lacustre</i> Kleb. [syn.: <i>Oscillatoria lacustris</i> (Kleb.) Geitl.]	III
<i>Rivularia planctonica</i> Elenk.	II
<i>Trichormus variabilis</i> (Kütz. ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn. [syn.: <i>Anabaena variabilis</i> Kütz. ex Born. et Flah.]	II
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenk.	I

Примечание: * – степень цветения воды определяли визуально по шкале [8]: I – начальная, редкие колонии водорослей в толще воды, биомасса менее 1 мг/л; II – слабое, значительное число колоний в воде, появление плёнок водорослей на поверхности воды, биомасса 1-4 мг/л; III – умеренное, образование скоплений всплывших водорослей, биомасса 5-10 мг/л; IV – сильное, наблюдается образование пятен «цветения» и нагонных масс водорослей, биомасса 11-50 мг/л.

Чаще всего «цветение» наблюдали в водоёмах дельты р. Печоры и лайдовых озёрах, в наименьшей степени «цветению» подвержены термокарстовые и ледниковые озёра (рис. 2.).

Среди видов, вызывающих «цветение» термокарстовых и ледниковых озёр, чаще других отмечены: *Anabaena flos-aquae*, *A. lemmermannii*, *A. solitaria*, *A. smithii*, *A. circinalis*, *Nostoc linckia*, *Oscillatoria limosa*, *Gloeotrichia echinulata*, *Aphanocapsa conferta*, *A. elachista*, *A. grevillei* [9]. Другие исследователи указывают также на массовое развитие в озёрах Большеземельской тундры *Anabaena tenericaulis*, *Planktolynngbya limnetica*, *Anabaena verrucosa* [6, 7]. К часто встречающимся с высоким обилием (3-6 баллов) видам в таких озёрах могут быть отнесены: *Snowella lacustris*, *Gomphosphaeria aponina*, *Coelosphaerium kuetzingianum* и виды рода *Nostoc*.

В пойменных озёрах наряду с перечисленными выше видами рода *Anabaena* отмечено «цветение» *Gloeotrichia echinulata* и *Rivularia planctonica* и высокое обилие *Anabaena*

inaequalis, *A. zinserlingii*, *Aulosira laxa*, *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, а также видов из родов *Gomphosphaeria*, *Snowella*, *Woronichinia*, *Aphanocapsa* и *Microcystis*.

В составе планктона лайдовых озёр, испытывающих влияние солоноватых водных масс дельты реки Печоры, морской воды Печорского и Баренцева морей, развиваются виды, предпочитающие условия повышенной минерализации, галофилы или индифферентные к солёности. В течение ряда лет в июле-августе наблюдали «цветение» водоёмов, расположенных в зоне влияния приливов – отливов в дельте р. Печора и на побережье Баренцева моря, вызванное развитием видов *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia harveyana*, *N. spumigena*, *Tychonema bornetii*, *Lyngbya hieronymusii* и *L. majuscula* [9]. Наряду с этими видами в планктоне часто с высоким обилием присутствуют *Anabaena lemmermannii*, *A. flos-aquae* и *A. spiroides*.

В реках тундровой зоны массовое развитие цианопрокариот наблюдается не часто.

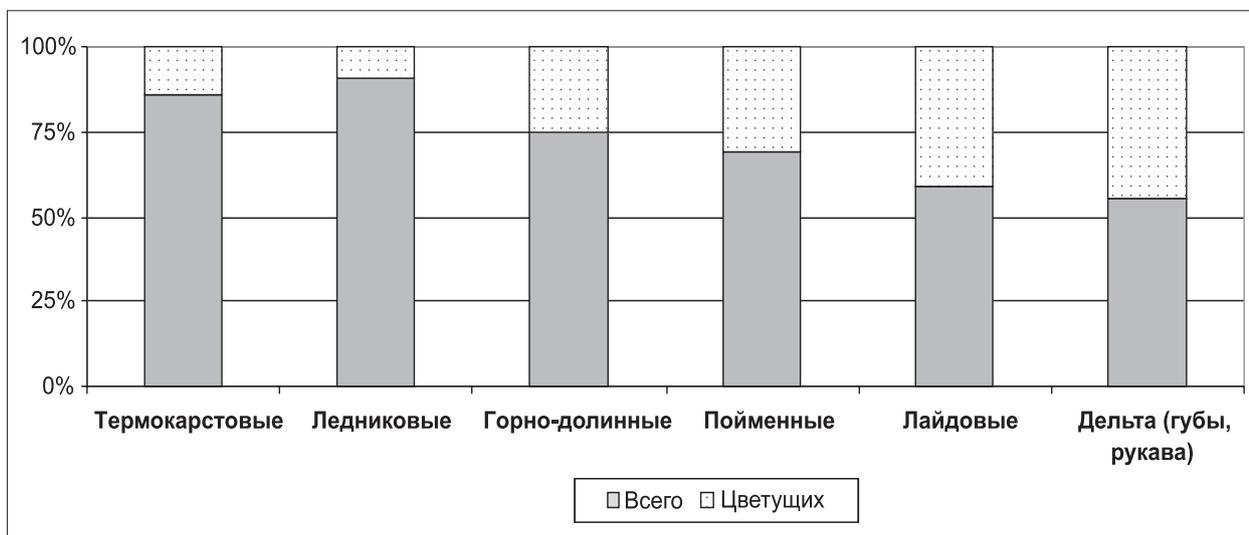


Рис. 2. Доля водоёмов (от общего числа исследованных), в которых отмечено «цветение» цианопрокариот

«Цветение», характерное для рек более южных регионов [10], для обследованных водотоков отмечено только в зонах эустариев. Чаще всего «цветение» вызывали: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena circinalis var. macrospora*, *Nodularia harveyana*. Наиболее интенсивное «цветение» за всё время исследований было отмечено в дельте р. Печоры и её эустарии, степень развития цианопрокариот можно оценить как «гиперцветение». Период «цветения» довольно длительный, в разные годы наблюдали развитие этого процесса с конца июля до начала сентября.

Массовое развитие цианопрокариот в фитопланктоне разных типов тундровых водоёмов, преобладание в планктоне крупных колониальных и нитчатых форм цианопрокариот позволяют говорить о значительном вкладе этой группы в продукцию фитопланктонных сообществ. В Большеземельской тундре их численность может достигать 1,5 - 20 млн кл./л, при этом синезелёные формируют до 20-80% биомассы [6, 7]. В период «цветения», по нашим данным, численность этой группы микроорганизмов в разных типах водоёмов составляла от

0,4 до 50 млн. кл./л (табл. 2). Максимальные значения были зарегистрированы для дельты реки Печоры и лайдовых озёр, соединяющихся протоками с дельтой и опреснёнными участками моря. Эти значения соответствуют величинам, отмеченным при цветении прокариот в более южных регионах [11]. По рекомендации Всемирной организации здравоохранения для защиты здоровья от последствий, вызванных действием цианотоксинов, введён рекомендуемый ориентировочный уровень 20 млн. цианопрокариотных клеток/л (что соответствует 10 мкг *хлорофилла а* на литр в условиях доминирования цианопрокариот). Уровень 50-100 млн. цианопрокариотных клеток/л (эквивалентный примерно 50 мкг *хлорофилла а* на литр, если доминируют цианопрокариоты) представляет рекомендуемую ориентировочную величину для сигнала об умеренной опасности в водах, используемых в рекреационных целях [1-5].

«Цветение» цианопрокариот в планктоне тундровых водоёмов наблюдалось при широкой амплитуде физических и гидрохимических параметров. Основные показатели в период «цветения» разных видов приведены на рисун-

Таблица 2

Количественные показатели развития цианопрокариот при «цветении» разнотипных водоёмов восточноевропейских тундр (по данным 1998 – 2004 гг.)

Показатели*	Водоёмы				
	Термокарстовые	Пойменные	Горно-долинные	Лайдовые озёра	Дельта р. Печоры
Численность, млн. кл/л	$\frac{0,4-0,8}{0,5 \pm 0,2}$	$\frac{1,5-2,5}{1,8 \pm 0,6}$	$\frac{0,2-2,0}{1,3 \pm 0,6}$	$\frac{5,0-10}{7,1 \pm 2,0}$	$\frac{10-50}{23,5 \pm 5,0}$
Биомасса, мг/л	$\frac{0,3-1,0}{0,5 \pm 0,1}$	$\frac{0,3-3,0}{1,8 \pm 1,0}$	$\frac{0,2-3,0}{1,6 \pm 0,8}$	$\frac{5-10}{6,5 \pm 1,2}$	$\frac{10-20}{12 \pm 2,3}$

Примечание: *в числителе разброс значений, в знаменателе – средние значения.

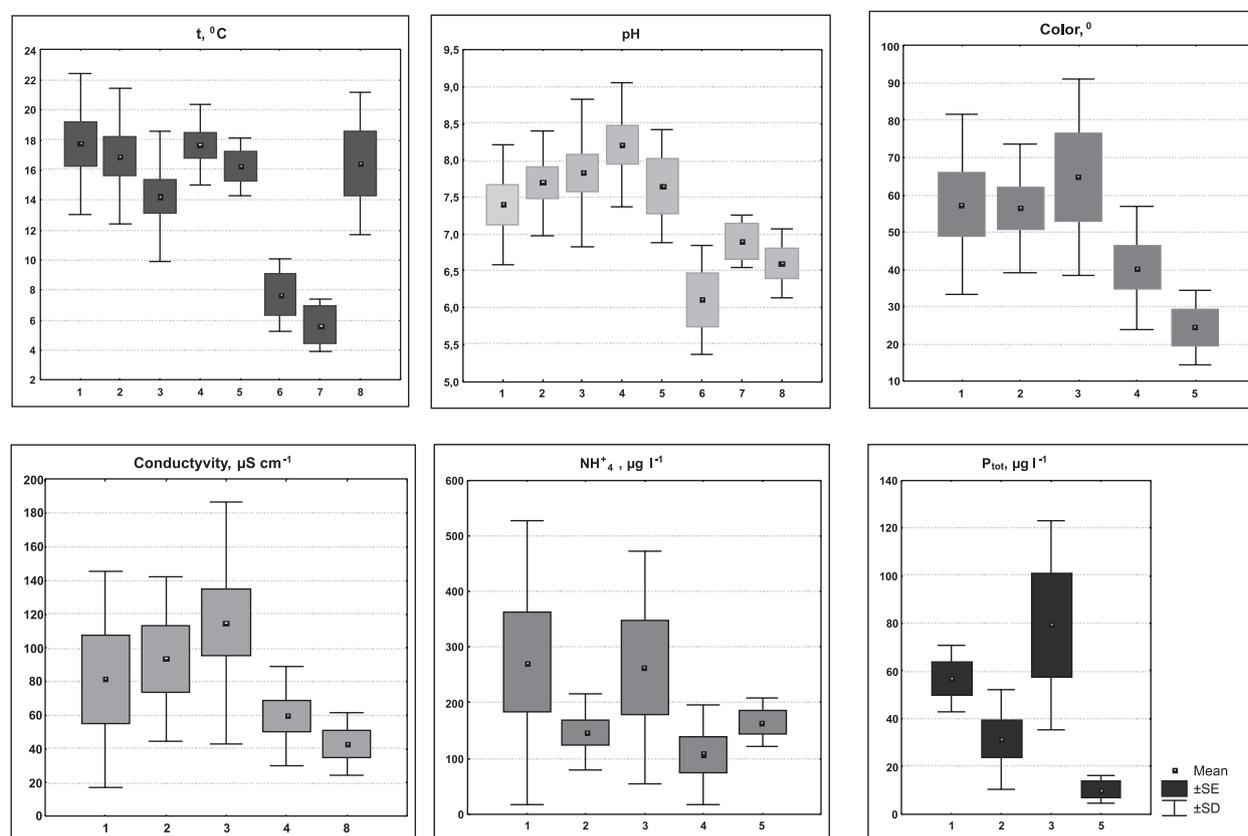


Рис. 3. Физико-химические параметры исследованных водоёмов в момент массового развития цианопрокариот: 1 – *Anabaena flos-aquae*, 2 – *A. lemmermannii*, 3 – *Aphanizomenon flos-aquae*, 4 – *Gloeotrichia echinulata*, 5 – *Rivularia planctonica*, 6 – *Trichodesmium lacustre*, 7 – *Lyngbya majuscula*, 8 – *A. cylindrica*. Mean – среднее значение, SE (standard error) – стандартная ошибка, SD (standard deviation) – стандартное отклонение.

ке 3. Развитие «цветения» ряда видов наблюдали при относительно высоких температурах 14-18°C, такие значения в тундровых озёрах наблюдаются обычно в середине июля-августе в солнечные, тёплые дни. При более низких температурах отмечено массовое развитие двух видов *Trichodesmium lacustre*, *Lyngbya majuscula*, «цветение» которых было зарегистрировано для первого в термокарстовых заболоченных озёрах, второго – в лайдовых озёрах на побережье. Кислотность среды была от слабо кислой до слабощелочной, средние значения находятся в диапазоне от 6,5 до 8,2. Относительно высокие значения pH, мало характерные для тундровых водоёмов, можно объяснить тем, что при интенсивном развитии цианопрокариот их фотосинтетическая активность, а затем разложение после отмирания приводят к значительному подщелачиванию водной среды [10].

Средние значения цветности (Color, °Pt-Co шкалы) находились в диапазоне 25-65 градусов, что не отличается от обычных показателей цветности тундровых водоёмов.

Электропроводность (Conductivity, $\mu\text{S cm}^{-1}$) в «цветущих водоёмах» также не отличалась от показателей «не цветущих» водоёмов. Общеизвестно, что одно из ведущих влияний на развитие процессов «цветения» оказывает содержание в водной среде азота и фосфора и их соотношение. При сопоставлении роли азота и фосфора в «цветении» водоёмов как основных биогенных веществ в формировании биологической продуктивности водоёмов и их эвтрофировании наиболее критическим признан фосфор, поскольку снижение его концентрации чаще всего изменяет скорость роста цианопрокариот и других водорослей [10]. Количество фосфора в олиготрофных озёрах по современным представлениям составляет 5-13 мкг/л, олигомезотрофных – 10-21, эвтрофных – 16-93 мкг/л [10]. Средние значения содержания общего фосфора, наблюдаемые при «цветении» в исследованных нами водоёмах, варьировались в пределах от 10 до 80 мкг/л, азота – от 100 до 280 мкг/л, т. е. «цветение» было зарегистрировано как в эвтрофных, так и олиготрофных водоёмах. Наиболее требователь-

ным к содержанию азота и фосфора в воде оказались мезосапробные виды *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae*, которые и вызывали «цветение» водоёмов (мезотрофных и эвтрофных) чаще других видов. Массовое развитие этих двух видов цианопрокариот было отмечено в течение ряда сезонов в фитопланктоне водоёмов дельты р. Печоры, что связано с повышенным содержанием в водной среде биогенных соединений (включая $N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$) и органических веществ [12] вследствие их накопления в этой части русла. Обильное развитие этих видов приурочено также к слабoproточным или стоячим водоёмам, соединяющимся протоками с дельтой. Менее требовательной к содержанию азота и фосфора оказалась *Anabaena lemmermannii*, «цветение» которой наблюдали в олиготрофных и олигомезотрофных водоёмах. Наименее требовательными к содержанию азота и фосфора из изученных видов оказались *Gloeotrichia echinulata* и *Rivularia planctonica*.

Развитие цианопрокариот более резко выражено в мелководной части озёр, поскольку скорость оборота минерального фосфора в защищённой прибрежной части водоёма, где формируется основное «цветение», на несколько порядков выше, чем в открытой, как правило, глубоководной части водоёмов. Процесс «цветения» тесно связан также с морфометрией озёр. Малые и средние озёра в связи с относительно небольшими объёмами воды и более полной циркуляцией в период гоиотермии сильнее подвер-

жены влиянию «цветения». Это связано с поступлением соединений фосфора и азота из нижних слоёв в верхние в период летнего прогревания водоёмов, когда выносятся максимальное за год количество фосфора и азота [5, 10].

Массовое разрастание водорослей наблюдали в разные периоды вегетационного сезона, но в основном развитие цианопрокариот до стадии «цветения» чаще всего происходит с середины июля до начала сентября. В обследованных водоёмах с 1995-го по 2004 год, где было отмечено «цветение», большая часть водоёмов «цвела» как раз в этот период (рис. 4). Многие авторы указывают на эти же сроки «цветения» северных водоёмов [1, 6, 7, 13].

В период «цветения» крупных водотоков р. Печоры и ее притоков, озёр, используемых для водозабора и в хозяйственно-бытовых целях, возникают проблемы с чистой питьевой водой, что, несомненно, оказывает отрицательное влияние на здоровье людей. К сожалению, до настоящего времени изучения токсичности видов, вызывающих «цветение» на территории восточноевропейских тундр не проводилось. В таблице 3 приведены списки цианопрокариот, обнаруженных в водоёмах восточноевропейских тундр и других регионов Арктики, которые потенциально могут продуцировать токсины.

В дальнейшем необходима организация исследований по изучению токсических свойств цианопрокариот, вызывающих «цве-

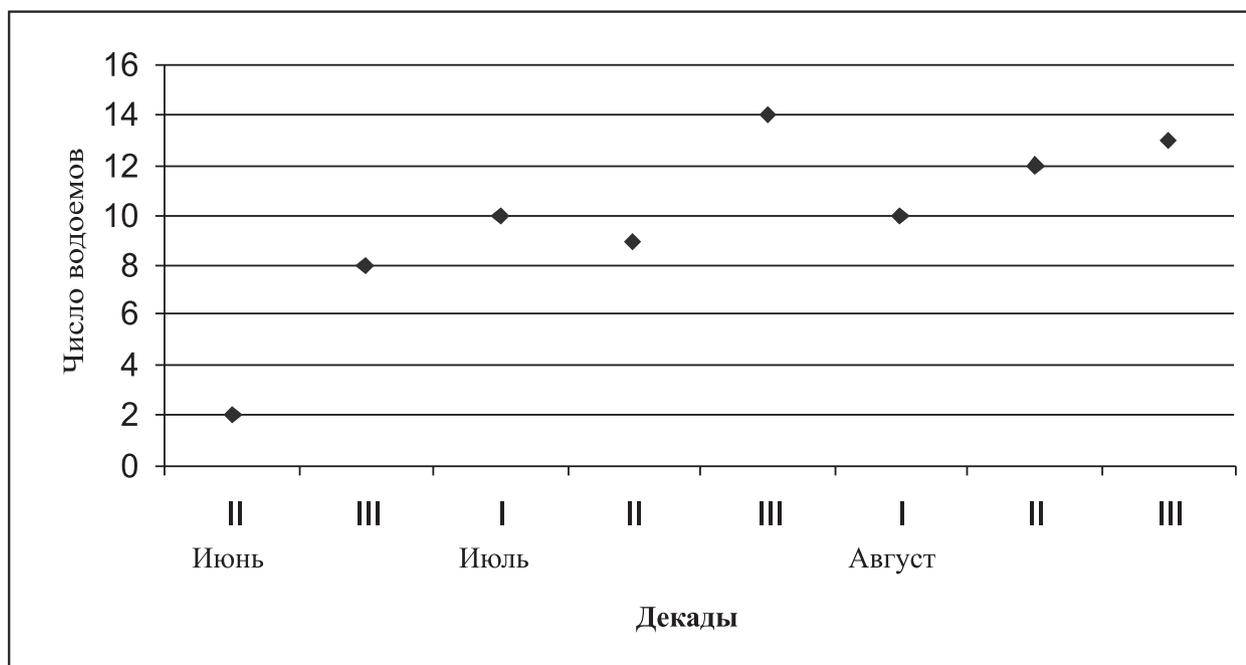


Рис. 4. Распределение числа «цветущих» водоёмов по декадам (использованы данные за 1995 – 2004 г.)

Роды цианопрокариот, виды которых отмечены в восточноевропейских тундрах, потенциально способные продуцировать токсины [2–4]

Род	Продуцирует токсины
<i>Anabaena</i>	Анатоксины, Микроцистины, Сакситоксины, LPS's
<i>Anabaenopsis</i>	Микроцистины, LPS's
<i>Aphanizomenon</i>	Сакситоксины, Цилиндроспермопсин, LPS's
<i>Cylindrospermopsis</i>	Цилиндроспермопсин, Сакситоксины, LPS's
<i>Hapalosiphon</i>	Микроцистины, LPS's
<i>Lyngbya</i>	Аплизиатоксины, Лингбиатоксин-а, LPS's
<i>Microcystis</i>	Микроцистины, LPS's
<i>Nodularia</i>	Нодуларин, LPS's
<i>Nostoc</i>	Микроцистины, LPS's
<i>Phormidium (Oscillatoria)</i>	Анатоксины, LPS's
<i>Planktothrix (Oscillatoria)</i>	Анатоксины, Аплизиатоксины, Микроцистины, Сакситоксины, PS's
<i>Schizothrix</i>	Аплизиатоксины, LPS's
<i>Trichodesmium</i>	не идентифицированы

тение» водных масс и проведение наблюдений за процессами «цветения» в разнотипных тундровых водоёмах и водотоках, а также за основными экологическими факторами, влияющими на этот процесс. Выявление условий, приводящих к продуцированию токсинов штаммами цианопрокариот. Организация наблюдений за процессами «цветения» в разнотипных тундровых водоёмах и водотоках. Разработка рекомендаций по предотвращению «цветения» водоёмов и выпуск информационных материалов для населения о влиянии «цветения» воды на здоровье.

Литература

1. Белякова Р.Н., Виноградова Л.Н., Гогорев Р.М, Волошко Л.Н., Гаврилова О.В. Водоросли, вызывающие «цветение» в водоёмах северо-запада России. С.Пб.: Наука, 2006. 220 с.
2. Willen, T., Mattsson, R. Water-blooming and toxin-producing cyanobacteria in Swedish fresh and brackish waters, 1981-1995. *Hydrobiologia*, 1997. 353. P. 181-192.
3. Carmichael, W. W. «The cyanotoxins» In: Callow, J. A. eds. *Advances in Botanical Research*, Academic Press. London, 1997. P. 211-256.
4. Sivonen, K. Cyanobacterial toxins and toxin production. *Phycologia*, 1996. 35. P. 12-24.
5. Гладышев М.И., Колмаков В.И., Кравчук Е.С., Иванова Е.А., Трусова М.Ю., Грибовская И.В., Жиленков М.Д. Рост и выживание цианобактерий в эксперименте в водах цветущего и нецветущего водоёмов // Доклады АН, 2000. Т. 375, № 2. С. 272-274.
6. Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1985. 165 с.

7. Трифонова И.С., Петрова А.Л. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Особенности структуры экосистем озёр Крайнего Севера. СПб.: Наука, 1994. С. 80-109.

8. Оксийук О.П., Стольберг Ф.В. Управление качеством воды в каналах. Киев: Наук. думка, 1986. 176 с.

9. Патова Е.Н. Суанорфита в водоёмах и почвах восточноевропейских тундр // Ботан. журн., 2004. Т. 89, №9. С. 1403-1419.

10. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев: Наук. думка, 1978. 230 с.

11. Кравчук Е.С. Эколого-физиологические аспекты «цветения» воды синезелёными водорослями в двух разнотипных водохранилищах (Район Красноярска): автореф... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 21 с.

12. Лукин А.А., Даувальтер В.А., Новоселов А.П. Экосистема реки Печоры в современных условиях. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. 192 с.

13. Ермолаев В.И., Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. Альгофлора водоёмов окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. С. 116-129.

Автор признателен коллегам из Института биологии Коми НЦ УрО РАН М.Д. Сивкову за часть предоставленных проб и всестороннюю помощь в обработке материала, А.С. Стениной и Л.Г. Хохловой за сборы ряда альгологических и некоторых гидрхимических проб, а также аналитикам аккредитованной лаборатории «Экоаналит» ИБ за гидрохимический анализ проб воды. Исследования проведены при поддержке гранта РФФИ 07-04-00443-а.