

УДК 574.583

doi: 10.17223/19988591/38/10

Ю.А. Пономарева, П.В. Постникова

Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск, Россия

Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 16-34-00132 мол_а и № 16-41-240425 р_а.

Представлены результаты изучения формирования фитопланктонного сообщества и флуоресцентных характеристик вод в условиях сброса высоконапорной Красноярской ГЭС. Сезонные и межгодовые изменения фитопланктона оценивали на основе численности и биомассы клеток фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a*. Выявлены закономерности сезонных сукцессий и межгодовых вариаций структурно-функциональных характеристик фитопланктона. Обнаружено, что основу флористического списка в реке Енисей составляют диатомовые водоросли (66% от общего видового состава), преобладающие в планктоне во все сезоны года. Наибольший вклад в общую численность и биомассу фитопланктона вносят нанофитопланктон (2–20 мкм) и микрофитопланктон (20–64 мкм). В комплекс доминантов в ранневесенний период входили *Diatoma vulgare* Bory и *Hantzschia arcus* (Ehrb.) Patr., в летний – *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim. и *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., позднелетний – *Fragilaria crotonensis* Kitt. Вместе с тем на фоне увеличивающегося видового разнообразия и интенсивного развития водорослей в весенне-летний период отмечен спад концентрации хлорофилла *a*. Установлено, что во все рассматриваемые годы пики численности и биомассы фитопланктона приходятся на июнь за счет колониальных диатомовых водорослей, попадающих в нижний бьеф со стоком из верхнего бьефа.

Ключевые слова: река Енисей; нижний бьеф; *Vacillariophyta*; размер клеток; хлорофилл *a*.

Введение

Зарегулирование стока реки является мощным антропогенным воздействием, глубоко нарушающим естественный гидрологический режим, изменяющим морфометрические и гидравлические характеристики верхних и нижних бьефов, а также трансформирующим динамику процессов замерзания и вскрытия рек, сроки и продолжительность ледовых явлений [1–3]. Помимо этого, зарегулирование реки ведет к полной перестройке водной экосистемы, при этом изменяется и существенная её компонента – фитопланктон, который занимает одно из центральных мест в формировании экосистемы [1, 4–6].

Река Енисей – крупнейшая водная артерия Сибири, подвергнутая русловому зарегулированию во второй половине XX в. Бассейн р. Енисей вытянут в меридиональном направлении, пересекает различные природно-климатические зоны и различается условиями существования гидробионтов. Скорость течения реки ниже Красноярской ГЭС составляет 1,5–2,0 м/с. Морфометрические особенности вышележащего Красноярского водохранилища и глубина водозаборных отверстий обуславливают в нижнем бьефе Красноярской ГЭС понижение температуры воды летом и повышение осенью и зимой [7]. Вода р. Енисей относится к ультрапресным по минерализации, олигогузмным по цветности и характеризуется низкой концентрацией биогенных элементов [8–10]. В связи с невысокой обеспеченностью минеральным питанием развитие фитопланктона в реке характеризуется невысокими показателями (средняя биомасса меньше 2,0 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* меньше 5 мкг/л).

К настоящему времени имеется большой массив данных, касающийся кормовых ресурсов р. Енисей, в том числе и фитопланктона, разных участков как до момента зарегулирования русла в 1967 г. в верхнем течении реки, так и после [11–15]. В зарегулированных реках в условиях высоких скоростей течения в составе альгоценозов встречаются истинно планктонные виды и водоросли обрастаний, а также виды фитопланктона водохранилища, сбрасываемые из верхнего бьефа. Поэтому познание закономерностей трансформации видовой структуры фитопланктона р. Енисей в процессе экзогенной сукцессии, происходящей при зарегулировании стока реки и образовании водохранилищ, в настоящее время может способствовать развитию представлений об изменении водных сообществ.

Цель данной работы – выявить ритм сезонного развития фитопланктона в условиях сброса высоконапорной Красноярской ГЭС, а также определить концентрацию хлорофилла *a* в р. Енисей.

Материалы и методики исследования

Материалом для работы послужили проведенные авторами сборы фитопланктона в 2008–2014 гг. Пробы собирали на расстоянии 34 км ниже Красноярской ГЭС в точке с координатами 55°59'1" с. ш.; 92°47'13" в. д. Процедура сбора и обработки материала соответствовала стандартным методам, которые более подробно рассмотрены в работе [16]. Концентрирование речной воды осуществляли фильтрационным методом на мембранных фильтрах марки «Владипор» (Россия) типа МФАС-ОС-3 (диаметр пор 0,80 мкм). При установлении видового состава фитопланктона разных групп водорослей пользовались многочисленными отечественными определителями, монографиями, атласами, а также сводками зарубежных авторов. Номенклатура водорослей принята с учетом таксономических преобразований согласно системе, принятой в Международной альгологической базе данных (<http://www.algaebase>).

org). Система диатомовых водорослей приведена согласно [17]. Принадлежность водорослей к различным условиям существования определяли согласно [18]. Количественную обработку проб фитопланктона проводили ежедневно, видовой состав и биомассу водорослей определяли еженедельно. По размерам клетки водоросли дифференцировали согласно [19]. Степень сложности фитопланктонных сообществ определяли, рассчитывая индекс видового разнообразия Шеннона (по биомассе) [20]. К доминирующим водорослям относили виды, дающие основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона. Для выявления возможных изменений, коснувшихся качественных и количественных показателей фитопланктона р. Енисей в настоящее время, привлекались литературные источники, освещавшие эту проблему ранее [12, 13].

В 2012–2014 гг. наряду с исследованием водорослей еженедельно проводили определение концентрации хлорофилла *a* флуориметрическим методом на флуориметре ЛФЛИ, разработанном в Институте биофизики СО РАН (г. Красноярск), без экстракции пигментов из клеток [21]. Длина волны возбуждения 450 нм, спектральный интервал 100 нм. Длина волны измеряемого излучения 680 нм, спектральный интервал 30 нм. Чувствительность по хлорофиллу (*in vivo*) 0,05 мкг/л. Трофический статус по показателям продуктивности фитопланктона (биомасса и содержание хлорофилла *a*) оценивали согласно [22].

Всего за период исследований собрано и обработано 2 453 количественные и качественные пробы фитопланктона, 89 проб по определению содержания хлорофилла *a*. Статистическую обработку материала проводили с использованием компьютерной программы Microsoft Excel. На рисунках данные представлены в виде средней арифметической (за месяц или за год) со стандартной ошибкой средней.

Результаты исследования и обсуждение

Всего в фитопланктоне р. Енисей обнаружено 99 видов, разновидностей и форм водорослей из 6 отделов. Собственно планктонных из них оказался только 21 вид, остальные – водоросли дна и обрастаний, а также смешанного планктонно-бентосного типа местообитаний. Особую роль в формировании фитоценоза исследуемого участка реки на протяжении четырех лет наблюдений играли диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода) и зеленые водоросли (22). Отделы цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1) немногочисленны и характеризовались небольшим видовым разнообразием (таблица).

Высокое видовое разнообразие фитопланктона исследуемого участка отмечено в летний и осенний периоды, низкое – в зимний и весенний. В фитопланктоне р. Енисей наибольшую по численности роль играли диатомовые водоросли, характеризующиеся выраженной сезонностью пиков развития отдельных видов, приуроченных к определенным коротким интервалам

годового цикла (рис. 1). Так, с конца апреля до конца мая в большом количестве регистрировались *Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr., которые в этот период относились к числу массовых видов. В июне в планктоне реки доминировала *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., в июле – *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., в августе – *Fragilaria crotonensis* Kitt. В появлении этих видов прослеживается определенная последовательность, повторяющаяся в общих чертах из года в год.

**Таксономическая структура фитопланктона р. Енисей
в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, 2008–2014 гг.
[Taxonomic structure of the Yenisei River phytoplankton downstream
of the Krasnoyarsk HPS, 2008-2014]**

Отдел [Phylum]	Количество [Number]					% от общего числа видов [Percentage of the total number of species]
	классов [Class]	порядков [Order]	семейств [Family]	родов [Genus]	видов [Species]	
Сyanobacteria	2	3	6	6	8	8
Bacillariophyta	2	5	9	22	65	66
Chlorophyta	1	4	10	16	22	22
Dinophyta	1	1	1	1	2	2
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1
Chrysoophyta	1	1	1	1	1	1
Всего [In all]	8	15	28	47	99	100

С июня 1994 г. по август 1995 г. Н.А. Кожевниковой проведен анализ вертикального распределения водорослей в верхнем бьефе Красноярского водохранилища [23]. В результате ею установлено, что на Приплотинном плесе (у плотины) в июне в нефотическом холодном слое доминирующее положение занимала *A. islandica*, в июле–августе – *C. radiosa*, субдоминантом являлась *F. crotonensis*. Поскольку для глубоководного Красноярского водохранилища характерен глубинный сброс воды через плотину (18–40 м), то очевидно, основу фитопланктона реки создает сток водорослей через плотину, в том числе и видов, доминировавших в более ранние сроки, но опустившихся в гипolimнион.

На исследуемом участке реки индекс видового разнообразия Шеннона (H_b) в течение 2008–2014 гг. изменялся от 0,99 до 2,93. Ежегодно пониженные значения H_b отмечались зимой (когда структура фитопланктона имела упрощенную структуру) и летом (когда на фоне качественного богатства количественно доминировал один вид – *A. islandica*). Высокие H_b получены весной и осенью, когда в структуре фитопланктона четко выраженных доминирующих по биомассе видов (свыше 50%) не выделялось, а видовая структура альгоценоза имела сложный характер.

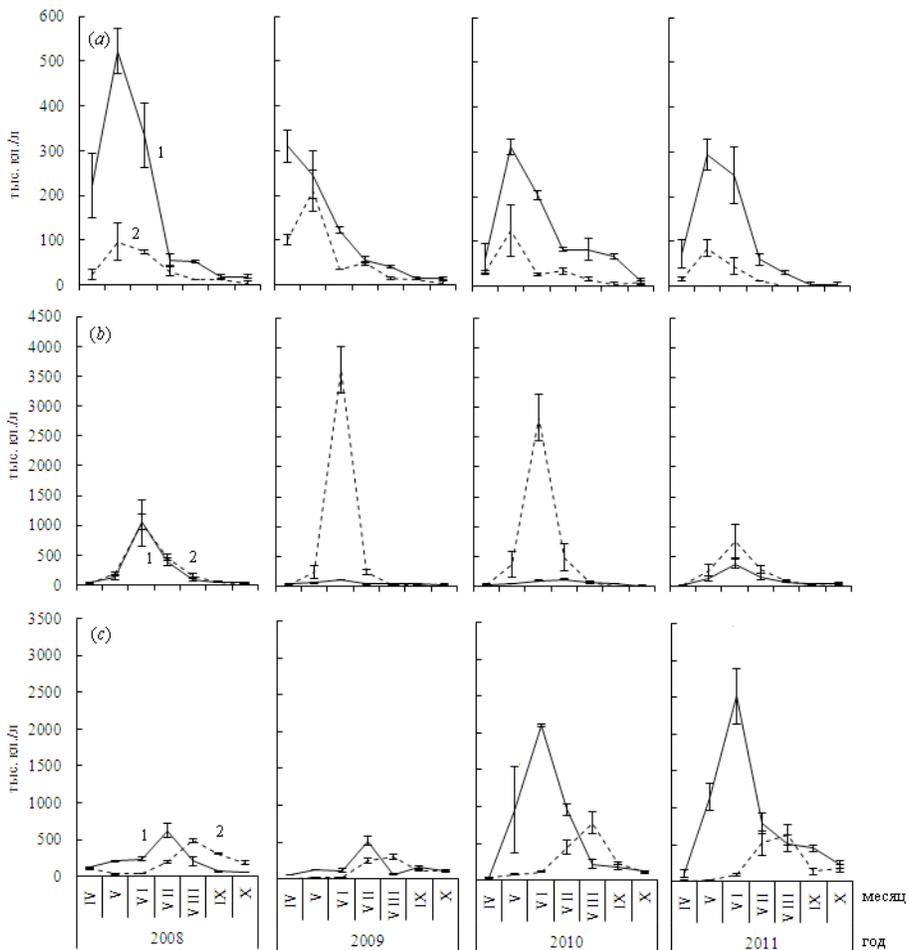


Рис. 1. Сезонная и межгодовая динамика численности (тыс. кл./л) массовых видов водорослей: (а) – *Diatoma vulgare* (1), *Hannaea arcus* (2); (б) – *Asterionella formosa* (1), *Aulacoseira islandica* (2); (с) – *Cyclotella radiosa* (1), *Fragilaria crotonensis* (2)

[Fig. 1. Seasonal and interannual dynamics of the number of dominant algal species: On the Y-axis - Phytoplankton abundance, 10^3 cell/L; on the X-axis - Month, year]

Анализируя большой массив данных, касающийся альгофлоры Верхнего Енисея, стоит отметить изменения, коснувшиеся структуры современного фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Если основу доминирующего комплекса водорослей поздней весной в 2008–2014 гг. составляли *D. vulgare* и *H. arcus*, то в 1984 г. систематически в нем присутствовали *Symbella ventricosa* Kütz. и *Cryptomonas* sp. [13]. В настоящее время летний пик увеличения биомассы фитопланктона связан с массовым развитием *A. islandica* и *C. radiosa*, а не с *Asterionella formosa* Hass., *A. gracillima* (Hantzsch.) Heib., *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O. Müll) Sim.

(= *Melosira granulata* var. *angustissima* (Ehr.) O. Müll), как в июне–июле 1974 г., на что указывала Т.С. Чайковская [12]. А.Д. Приймаченко [13] по результатам исследований 1984–1987 гг. среди летних доминирующих по биомассе водорослей отмечала совершенно иные виды – *C. ventricosa*, *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Navicula radiosa* Kütz., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. Зеленая водоросль *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz., встречающаяся раньше в толще воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС практически в течение всего года, теперь в планктоне регистрируется единично во второй половине мая. Однако этот вид в значительном количестве развивается с апреля по июль в рипали реки, обрастая камни [24]. В то же время, как и ранее, доминанты *C. radiosa*, *A. formosa*, *F. crotonensis* относятся к наиболее постоянным и ведущим видам для всех лет исследования.

Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС показала слабое развитие водорослей зимой и осенью, интенсивное – весной и летом (рис. 2). Динамика количественных показателей имела вид одновершинной кривой. Подобный характер развития фитопланктона с одним летним максимумом отмечается в другой сибирской реке – Оби [25], но отличается от р. Средний Иртыш, где сезонная динамика количественных показателей фитопланктона имеет вид двухвершинной кривой с пиками в начале и конце лета [26].

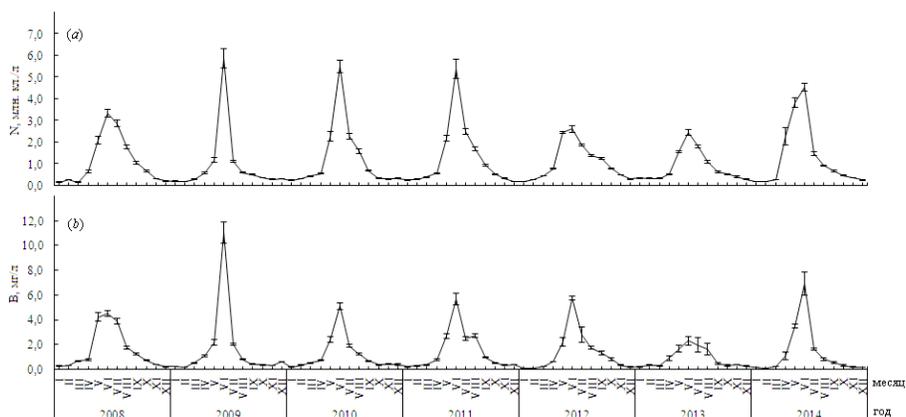


Рис. 2. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, р. Енисей

[Fig. 2. Seasonal dynamics of abundance (a) and biomass (b) of phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk HPS, Yenisei River. On the Y-axis - Phytoplankton abundance, 10^6 cell/L (a), Phytoplankton biomass (b), mg/L; on the X-axis - Month, year]

Зимой отмечена крайне низкая концентрация водорослей. Общая численность фитопланктона изменялась в пределах 0,07–0,78 млн кл./л; биомасса – 0,07–0,92 мг/л. На протяжении весеннего периода общая численность фито-

планктона варьировала от 0,16 до 6,01 млн кл./л, биомасса – 0,14–9,90 мг/л. С марта по апрель количественные показатели фитопланктона имели низкие значения. Однако с конца апреля до конца мая распределение фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС имело тенденцию к увеличению численности и биомассы, связанную с интенсивным развитием диатомовых водорослей: *D. vulgare* (максимальная численность достигала 0,59 млн кл./л, биомасса – 1,49 мг/л) и *H. arcus* (0,30 млн кл./л и 0,60 мг/л соответственно). В летний период количественные показатели фитопланктона в реке варьировали в большом диапазоне: общая численность в июне–августе изменялась в пределах от 0,28 до 12,25 млн кл./л, общая биомасса – 0,34–23,00 мг/л. В течение всего июня интенсивно развивалась *A. islandica*, достигая максимального развития в середине месяца, что совпадало с максимальной численностью и биомассой фитопланктона в целом. Осенью величины количественных показателей фитопланктона снизились, его обилие в нижнем бьефе изменялось в пределах 0,17–1,51 млн кл./л и 0,19–1,82 мг/л, составляя в среднем за сезон $0,53 \pm 0,02$ млн кл./л и $0,58 \pm 0,02$ мг/л соответственно. Подобный ход развития фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС наблюдали и ранее [11–13]. Стоит отметить, что в пределах г. Красноярска основное повышение численности и биомассы фитопланктона после ввода в эксплуатацию Красноярской ГЭС произошло в 80-е гг. XX в., когда численность увеличилась в среднем в 7 раз, биомасса – в 8 раз. Причиной интенсивного развития фитопланктона в р. Енисей послужил увеличившийся поток биогенов и органического вещества в экосистему реки вследствие возросшей антропогенной нагрузки, что в дальнейшем привело к повышению трофности водотока [8]. В настоящее время на фоне значительного варьирования минимальных и максимальных значений численности и биомассы фитопланктона резких межгодовых вариаций фитопланктона не установлено. В 2008–2014 гг. по сравнению с 1984–1987 гг. общая численность фитопланктона осталась на прежнем уровне, биомасса увеличилась в 2 раза.

Широкое применение для биологического анализа пигментных характеристик фитопланктона связано с быстротой получения и информативностью показателей, а также с более высокой (по сравнению с микроскопическим подсчетом клеток водорослей) воспроизводимостью результатов. Наиболее важным в реакциях фотосинтеза является хлорофилл *a*. Содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла *a* считается универсальной эколого-физиологической характеристикой фотосинтетической активности и развития водорослей, позволяющей выражать биомассу в единицах этого важного компонента растительной клетки [27]. Он коррелирует с биомассой фитопланктона, содержанием биогенных элементов, взвешенного органического вещества и с прозрачностью воды. Полученные связи между перечисленными параметрами дают основание использовать концентрацию хлорофилла *a* для оценки трофического статуса водоёма, первичной продукции фитопланктона, а также интенсивности самоочищения вод [28].

Концентрация хлорофилла *a*, являясь показателем продуктивности водоема, связана с объемом клеток водорослей [29]. Известно, что мелкоклеточные виды водорослей имеют более высокую фотосинтетическую активность. Высокие значения фотосинтетической активности мелкоклеточных видов частично обуславливаются большим содержанием хлорофилла в клетках, а частично – большей эффективностью преобразования поглощенной энергии. В ходе работы установлено, что общая численность и биомасса фитопланктона р. Енисей формировались в основном за счет водорослей с мелкими размерами: нанофитопланктона (2–20 мкм) и микрофитопланктона (20–64 мкм). И только в летние месяцы в пробах часто регистрировались клетки водорослей с длиной более 64 мкм. Стоит отметить, что спад фотосинтетической активности, приходящийся на весенне-летний период, очевидно, связан с изменением видового состава фитопланктона с доминированием в биомассе клеток с большими объемами (рис. 3). Как сказано выше, к числу доминирующих видов с конца апреля до конца мая относились *D. vulgare* и *H. arcus* с объемами клеток 677 ± 15 и $3\,741 \pm 151$ мкм³ соответственно. Объем клеток доминанта летнего фитопланктона, *A. islandica*, составлял $4\,361 \pm 97$ мкм³. Объемы других ведущих и постоянных видов следующие: *C. radiosa* – 247 ± 12 мкм³, *A. formosa* – 346 ± 13 мкм³, *F. crotonensis* – 1784 ± 65 мкм³.

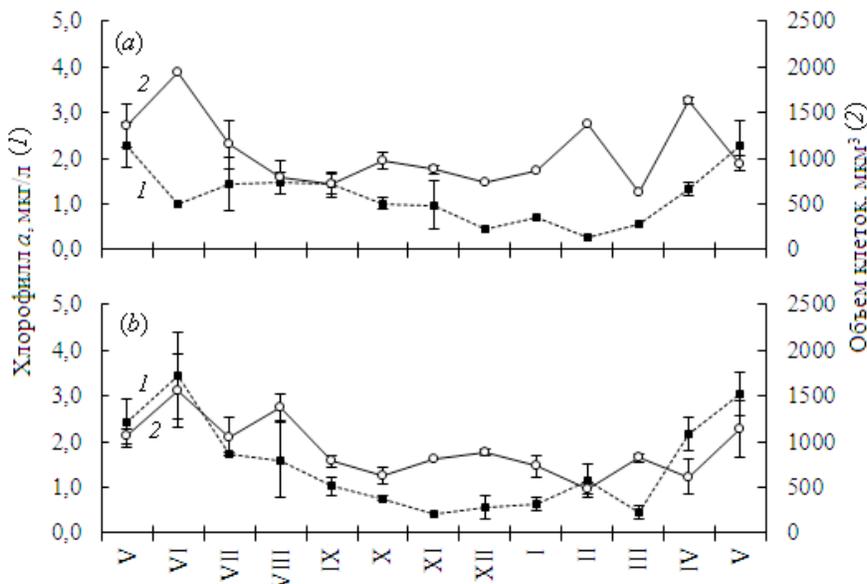


Рис. 3. Среднемесячные значения содержания хлорофилла *a* (1) и объема клеток фитопланктона (2) в 2012–2013 (а) и 2013–2014 гг. (б)

[Fig. 3. Monthly mean values of chlorophyll *a* concentration (1) and cell volume (2) in 2012–2013 (a) and 2013–2014 (b). On the Y-axis - Chlorophyll *a* concentration (1), µg/L and cell volume (2), µm³; on the X-axis - Month]

Вследствие низкой обеспеченности минеральным питанием развитие фитопланктона в р. Енисей характеризуется невысокими показателями (средняя биомасса меньше 2,0 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* меньше 5 мкг/л), типичными для мезотрофных и олиготрофных вод, что согласуется с более ранними исследованиями [30] (рис. 4). Низкая продуктивность фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС, очевидно, обусловлена низкими температурами сбрасываемых глубинных вод Красноярского водохранилища и высокими скоростями течения, характерными для данного участка реки.

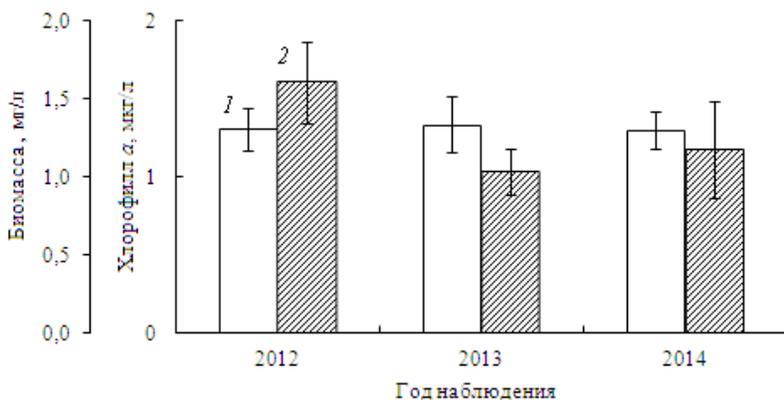


Рис. 4. Межгодовая динамика концентрации хлорофилла *a* (1) и биомассы фитопланктона (2)

[Fig. 4. Interannual dynamics of chlorophyll *a* concentration (1) and biomass of phytoplankton (2). On the Y-axis - Phytoplankton biomass, mg/L and Chlorophyll *a* concentration, µg/L; on the X-axis - Year]

Причиной различных оценок категорий трофности по хлорофиллу *a* и биомассе фитопланктона, возможно, являются известная вариабельность удельного содержания хлорофилла *a* в единице биомассы и имеющий место нелинейный характер связи между концентрацией хлорофилла *a* и биомассой клеток водорослей [22, 28]. На удельное содержание хлорофилла *a* в единице биомассы влияет огромное количество экологических факторов, которые подробно рассмотрены в работе [27]. К числу основных факторов относятся: обеспеченность водорослей минеральным питанием, световой режим, время суток, сезон года, температурные условия, а также таксономический и размерный состав альгоценозов. Однако влияние большинства факторов неотделимо друг от друга, и поэтому содержание хлорофилла в клетках водорослей, по-видимому, определяется всем комплексом условий.

Процент содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона на протяжении двухгодичных измерений возрастал в зимние месяцы, причем в 2013–2014 г. в несколько раз по сравнению с предыдущим годом (рис. 5). В сезонной динамике процентного содержания хлорофилла *a* от-

мечена тенденция: высокое содержание хлорофилла *a* в единице биомассы зимой, уменьшение его количества весной, затем окончательный спад в конце лета и вновь увеличение осенью.

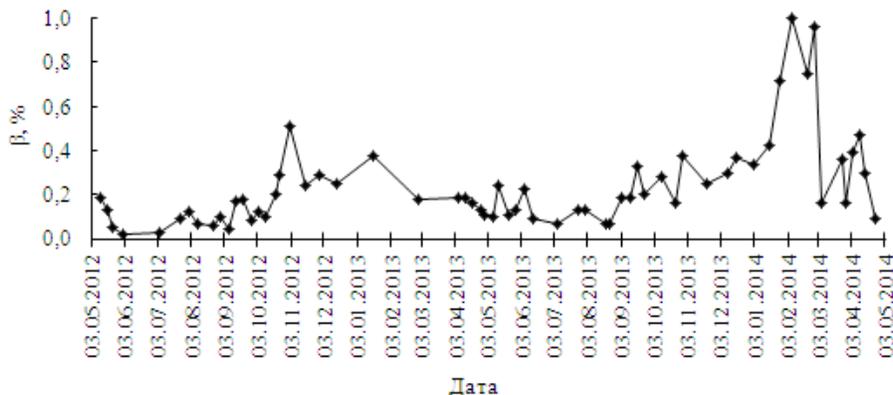


Рис. 5. Сезонная динамика содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона (β , %) в 2012–2014 гг.

[Fig. 5. Seasonal dynamics of chlorophyll *a* content per phytoplankton biomass unit (β , %) (2012-2014). On the Y-axis - Chlorophyll *a* content per phytoplankton biomass unit, %; on the X-axis - Date]

Сезонные изменения удельного содержания хлорофилла *a* в клетке можно объяснить, во-первых, изменениями поступающей солнечной радиации – при высокой летней инсоляции в результате светового ингибирования может наблюдаться снижение содержания хлорофилла *a* в клетках [31]. Во-вторых, размерной структурой альгоценоза, подверженной сезонным флуктуациям – удельное содержание хлорофилла *a* в клетке у мелких форм выше, чем у крупных, поскольку мелкоразмерный планктон при одинаковом содержании хлорофилла *a* эффективнее поглощает солнечное излучение [9].

Заключение

В флористическом составе фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС зарегистрировано 99 видов и внутривидовых таксонов водорослей. Максимальным количеством видов характеризуются диатомовые водоросли, которые преобладают в планктоне во все сезоны года. Доминирующими видами весеннего комплекса являлись *D. vulgare* и *H. arcus*, летнего – *A. islandica*, *C. radiosa*, *F. crotonensis*. В течение года в реке наблюдаются резкие колебания количественных показателей фитопланктона. Максимальные значения общей численности и общей биомассы фитопланктона за все время наблюдений приходились на июнь, что совпадало с интенсивным развитием холодолюбивого вида *A. islandica*. Летом обогащение реки фитопланктоном ниже плотины Красноярской ГЭС происходит за счет стока водорослей из верхнего бьефа. Процент содержания хлорофилла в единице

биомассы фитопланктона имеет сезонные колебания. На протяжении двухгодичных измерений процент содержания хлорофилла возрастал в зимние месяцы. Концентрация хлорофилла *a* зависит от размерной структуры фитопланктона. Доминирование в численности и биомассе фитопланктона клеток водорослей с большими объемами в весенне-летний период отразилось на снижении концентрации хлорофилла *a* в этот период. По показателям продуктивности фитопланктона (биомасса и содержание хлорофилла *a*) енисейские воды относятся к категории олиготрофных и мезотрофных.

Литература

1. Meiers S.T., Jenkins S.E., Anderson R.V. Possible Effect of Lock and Dam 19 on Phytoplankton Communities of the Upper Mississippi River // *Northeastern Naturalist*. 2008. № 15. PP. 391–402.
2. Xiao L.J., Wang T., Hu R., Han B.P., Wang S., Qian S., Padišák, J. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir // *Water Research*. 2011. № 45. PP. 5099–5109.
3. Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., Baird I.G., Darwall W., Lujan N.K., Harrison I., Stiassny M.L.J., Silvano R.A.M., Fitzgerald D.B., Pelicice F.M., Agostinho A.A., Gomes L.C., Albert J.S., Baran E., Petrere Jr M., Zarfl C., Mulligan M., Sullivan J.P., Arantes C.C., Sousa L.M., Koning A.A., Hoeninghaus D.J., Sabaj M., Lundberg J.G., Armbruster J., Thieme M.L., Petry P., Zuanon J., Torrente Vilara G., Snoeks J., Ou C., Rainboth W., Pavanelli C.S., Akama A., Soesbergen A. van, Sáenz L. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong // *Science*. 2016. № 351. PP. 128–129.
4. Becker V., Huszar V.L.M., Crossetti L.O. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir // *Hydrobiologia*. 2009. № 628. PP. 137–151.
5. Fonseca B.M., Bicudo C.E.M. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil) // *Hydrobiologia*. 2011. № 665. PP. 229–245.
6. Martinet J., Descloux S., Guedant P., Rimet F. Phytoplankton functional groups for ecological assessment in young sub-tropical reservoirs: case study of the Nam-Theun 2 Reservoir, Laos, South-East Asia // *Journal of Limnology*. 2014. № 73. PP. 536–550.
7. Космаков И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск : Кларетианум, 2001. 144 с.
8. Сороковикова Л.М., Башенхаева Н.В. Евтрофирование и качество воды Енисея // *Водные ресурсы*. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.
9. Бондаренко Н.А., Минеева Н.М., Щур Л.А. Функционирование фитопланктона крупных пресноводных систем при разной обеспеченности ресурсами // *Гидробиологический журнал*. 2012. Т. 48, № 3. С. 21–33.
10. Пономарева Ю.А. Химический состав воды и структура фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2013. № 7. С. 183–188.
11. Гресе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
12. Чайковская Т.С. Фитопланктон и сток водорослей Верхнего Енисея и его притоков // *Природные комплексы низших растений Западной Сибири*. Новосибирск : Наука, 1977. С. 2–20.

13. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея / отв. ред. Г.И. Галазий, А.Д. Приймаченко. Новосибирск : Наука, 1993. 198 с.
14. Апонасенко А.Д., Дрюккер В.В., Сороковикова Л.М., Щур Л.А. О воздействии притоков на экологическое состояние реки Енисей // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 6. С. 692–699.
15. Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
16. Пономарева Ю.А., Щур Л.А. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона реки Енисей в районе водозабора Гремячий Лог // Биология внутренних вод. 2014. № 1. С. 38–40.
17. Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2011. 107 с.
18. Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив : PiliesStudio, 2006. 498 с.
19. Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1984. 384 p.
20. Алимов А.Ф. О некоторых проблемах современной гидробиологии // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 7–13.
21. Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Филимонов В.С., Щур Л.А. Некоторые возможности контактных оптических методов для исследования водных экосистем // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 1998. Т. 34, № 5. С. 721–726.
22. Окснюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–77.
23. Красноярское водохранилище : мониторинг, биота, качество вод / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой; отв. за вып. З.Г. Гольд. Красноярск : Сибирский федеральный ун-т, 2008. 538 с.
24. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Ivanova E.A., Kravchuk E.S. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River // Appl. Phycol. 2010. Vol. 22. PP. 11–24.
25. Науменко Ю.В. Доминанты фитопланктона реки Оби // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 10. С. 35–41.
26. Баженова О.П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск : Изд. ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. 248 с.
27. Минеева Н.М., Щур Л.А. Содержание хлорофилла а в единице биомассы фитопланктона (обзор) // Альгология. 2012. Т. 22, № 4. С. 423–437.
28. Гаевский Н.А., Семенова Л.А., Матковский А.К. Трофический статус вод экосистемы Обско-Газовской устьевой области по показателям фитопланктона // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 10. С. 170–179.
29. Aponasenko A.D., Shchur L.A., Lopatin V.N. Relationship of the chlorophyll content with the biomass and disperse structure of phytoplankton // Doklady Biological Sciences. 2007. Vol. 412, № 1. PP. 61–63.
30. Минеева Н.М., Щур Л.А. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных климатических зон на примере Волги и Енисея // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 2. С. 191–199.
31. Falkowski P.G., Laroche J. Acclimation to spectral irradiance in algae // J. Phycol. 1991. № 27. PP. 8–14.

*Поступила в редакцию 25.10.2016 г.; повторно 12.04.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.*

Авторский коллектив:

Пonomарева Юлия Андреевна – канд. биол. наук, м.н.с. отдела вычислительных моделей в гидрофизике Института вычислительного моделирования СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 44).

E-mail: ponomarevayulia@mail.ru

Postnikova Полина Владимировна – канд. физ.-мат. наук, н.с. отдела вычислительных моделей в гидрофизике Института вычислительного моделирования СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 44).

E-mail: polina@icm.krasn.ru

Ponomareva YuA, Postnikova PV. Temporal dynamics of structural and functional characteristics of the Yenisei river phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric power station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:167-182. doi: 10.17223/19988591/38/10 In Russian, English summary

Yulia A. Ponomareva, Polina V. Postnikova

Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

**Temporal dynamics of structural and functional characteristics
of the Yenisei river phytoplankton downstream
of the Krasnoyarsk hydroelectric power station**

The Yenisei River is the biggest waterway in Siberia. In the second half of the 20th century, the Yenisei River was overlapped by dams, and it deeply damaged the natural hydrological, hydrochemical and hydrobiological regimes of the river. As a result of constructing the Krasnoyarsk hydroelectric power station, a significant river component - phytoplankton, which occupies the central place in the formation of the aquatic ecosystem - has changed downstream of the river. In the river, phytoplankton is formed from phytoperiphyton and allochthonous algae, including phytoplankton species of upstream reservoirs. Therefore, knowledge of transformation laws of phytoplankton species composition, which occurs during the regulation of the river flow and formation of reservoirs, may contribute to the development of ideas about changing the aquatic communities. The aim of this research was to explore the formation of phytoplankton under the conditions of water discharge in the Krasnoyarsk HPS and to study chlorophyll *a* concentration.

We collected phytoplankton samples at a distance of 34 km below the Krasnoyarsk HPS (55°59'1.8"N, 92°47'13.4"E) in 2008-2014 and analyzed them according standard hydrobiological methods (See Table). In 2012-2014, we measured fluorescent water characteristics along with the study of algae. We took the nomenclature for algae considering taxonomic transformations according to the system adopted by the International algae database (<http://www.algaebase.org>). A quantitative processing of phytoplankton samples was conducted daily, species composition and biomass of algae was determined weekly. In size, algae cells were differentiated according to Rainey. The degree of complexity of phytoplankton communities was determined calculating the Shannon species diversity index (by biomass). The dominant algae included species making the main contribution into the total phytoplankton biomass. In 2012-2014, along with the study of algae, we determined chlorophyll *a* concentration by fluorimetric method, weekly (See Fig. 3). We collected and processed a total of 2453 qualitative and quantitative phytoplankton samples for the period of study; 89 samples to determine chlorophyll *a* content.

Altogether, we found 99 species, kinds and forms of algae from 6 groups in the river phytoplankton. In the Yenisei River, diatoms, which predominate in plankton in all seasons, are characterized by the maximum number of species. There is a certain sequence in the appearance of dominant algae. From late April to late May, *Diatoma vulgare* Bory and *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr. were recorded in quantities, in June - *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., in July - *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., in August - *Fragilaria crotonensis* Kitt. (See Fig. 1). Upstream of the Krasnoyarsk reservoir *A. islandica* had a dominant position in nephotic cold layer in June, in July and August - *C. radiosa*; *F. crotonensis* was a subdominant. It is known that deep water discharge through the dam (18-40 м) is specific for the Krasnoyarsk reservoir. This causes the flow of algae over the dam. In general, the dynamics of the total number and the total biomass of phytoplankton had the form of unimodal curve within the year (with a peak in June) (See Fig. 2). Nanophytoplankton (2-20 mkm) and microphytoplankton (20-64 mkm) made the biggest contribution to the total biomass of phytoplankton. We recorded peaks of number and biomass of phytoplankton in June in all years in question. We found that the percentage of chlorophyll content per phytoplankton biomass unit had seasonal variations and increased in winter (See Fig. 5). It is known, that the concentration of chlorophyll *a* depends on dimensional structure of phytoplankton. In spring and summer, the domination of algae cells with bigger volumes in phytoplankton caused a decrease in chlorophyll *a* concentration.

Key words: Yenisei River; downstream; *Bacillariophyta*; cell size; chlorophyll *a*.
The article contains 5 Figures, 1 Table, 31 References.

Funding: The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants No 16-34-00132 мол_a and No 16-41-240425 p_a).

References

1. Meiers ST, Jenkins SE, Anderson RV. Possible effect of lock and dam 19 on phytoplankton communities of the upper Mississippi River. *Northeastern Naturalist*. 2008;15(3):391-402. doi: <http://dx.doi.org/10.1656/1092-6194-15.3.391>
2. Xiao LJ, Wang T, Hu R, Han BP, Wang S, Qian S, Padisák J. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water Research*. 2011;45(16):5099-5109. doi: [10.1016/j.watres.2011.07.012](https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.07.012)
3. Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, Fluet-Chouinard E, Giarrizzo T, Nam S, Baird IG, Darwall W, Lujan NK, Harrison I, Stiassny MLJ, Silvano RAM, Fitzgerald DB, Pelicice FM, Agostinho AA, Gomes LC, Albert JS, Baran E, Petrere Jr M, Zarfl C, Mulligan M, Sullivan JP, Arantes CC, Sousa LM, Koning AA, Hoenighaus DJ, Sabaj M, Lundberg JG, Armbruster J, Thieme ML, Petry P, Zuanon J, Torrente Vilara G, Snoeks J, Ou C, Rainboth W, Pavanelli CS, Akama A, Soesbergen A van, Sáenz L. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*. 2016;351(6269):128-129. doi: [10.1126/science.aac7082](https://doi.org/10.1126/science.aac7082)
4. Becker V, Huszar VLM, Crossetti LO. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*. 2009;628:137-151. doi: [10.1007/s10750-009-9751-7](https://doi.org/10.1007/s10750-009-9751-7)
5. Fonseca BM, Bicudo CEM. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil). *Hydrobiologia*. 2011;665:229-245. doi: [10.1007/s10750-011-0626-3](https://doi.org/10.1007/s10750-011-0626-3)
6. Martinet J, Descloux S, Guedant P, Rimet F. Phytoplankton functional groups for ecological assessment in young sub-tropical reservoirs: case study of the Nam-Theun 2 Reservoir, Laos, South-East Asia. *Journal of Limnology*. 2014;73(3):536-550. doi: [10.4081/jlimnol.2014.958](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.958)

7. Kosmakov IV. Termicheskiy i ledovyy rezhim v verkhnikh i nizhnikh b'efakh vysokonapornykh gidroelektrostantsiy na Enisee [Thermal and ice conditions in upper and lower reaches of high-pressure hydroelectric power stations on the Yenisei river]. Krasnoyarsk: Klaretianum Publ.; 2001. 144 p. In Russian
8. Sorokovikova LM, Bashenkhaeva NV. The Yenisei River: water quality and eutrophication. *Water Resources*. 2000;27(4):453-458
9. Bondarenko NA, Mineeva NM, Shchur LA. Phytoplankton functioning in large freshwater systems differing in their resources. *Hydrobiological Journal*. 2012;48(5):19-30. doi: [10.1615/HydrobJ.v48.i5.20](https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v48.i5.20)
10. Ponomareva YuA. Water chemical composition and phytoplankton structure in the tail-water of Krasnoyarsk hydropower station. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – Bulletin of KrasGAU*. 2013;7:183-188. In Russian
11. Greze VN. Kormovye resursy ryb reki Enisey i ikh ispol'zovanie [Food resources of fish of the Yenisei river and their use]. Vol. 41. Moscow: Pishchepromizdat Publ.; 1957. 236 p. In Russian
12. Chaykovskaya TS. Fitoplankton i stok vodorosley Verkhnego Eniseya i ego pritokov [Phytoplankton and flow of algae of the Upper Yenisei river and its tributaries]. In: *Prirodnye komplekсы nizshikh rasteniy Zapadnoy Sibiri* [Natural resources of lower plants of West Siberia]. Popova TG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 2-20. In Russian
13. *Produksionno-gidrobiologicheskie issledovaniya Eniseya* [Productional hydrobiological research of the Yenisei river]. Galaziy GI, Priymachenko AD, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1993. 198 p. In Russian
14. Aponasenko AD, Dryukker VV, Sorokovikova LM, Shchur LA. The effect of tributaries on the environmental conditions in the Enisei river. *Water resources*. 2010;37(6):817-824. doi: [10.1134/S0097807810060072](https://doi.org/10.1134/S0097807810060072)
15. Andrianova AV. Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):74-88. In Russian, English summary
16. Ponomareva YuA, Shchur LA. Seasonal and interannual dynamics of phytoplankton of the Yenisei River in the area of the Gremyachii Log water-intake facilities. *Inland Water Biology*. 2014;7(1):34-36. doi: [10.1134/S1995082914010118](https://doi.org/10.1134/S1995082914010118)
17. Genkal SI, Bondarenko NA, Shchur LA. Diatomovye vodorosli ozer yuga i severa Vostochnoy Sibiri [Diatom algae of lakes in the south and north of Eastern Siberia]. Rybinsk: Rybinskiy dom pečati Publ.; 2011. 107 p. In Russian
18. Barinova SS, Medvedeva LA, Anisimova OV. Bioraznoobrazie vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy [Biodiversity of algae - indicators of the environment]. Tell-Aviv: PiliesStudio Publ.; 2006. 498 p. In Russian
19. Reynolds CS. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge and New York: Cambridge Univ. Press; 1984. 384 p.
20. Alimov AF. O nekotorykh problemakh sovremennoy gidrobiologii [On some problems of modern hydrobiology]. *Biologiya vnutrennikh vod – Inland Water Biology*. 1996;1:7-13. In Russian
21. Aponasenko AD, Lopatin VN, Filimonov VS, Shchur LA. Some prospects of using contact optical methods for studying water ecosystems. *Izvestia Akademii nauk. Rossijskaa akademiya nauk. Fizika atmosfery i okeana*. 1998;34(5): 721-726
22. Oksiyuk OP, Zhukinskiy VN, Braginskiy LP, Linnik PN, Kuz'menko MI, Klenus VG. Kompleksnaya ekologicheskaya klassifikatsiya kachestva poverkhnostnykh vod sushi [Complex ecological classification of surface water quality]. *Gidrobiologicheskij zhurnal – Hydrobiological Journal*. 1993;29(4):62-77. In Russian
23. *Krasnoyarskoe vodokhranilishche: monitoring, biota, kachestvo vod: monografiya* [Krasnoyarsk water reservoir: monitoring, biota, water quality: A monograph]. Alimov AF,

- Ivanova MB, editors. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2008. 538 p. In Russian
24. Sushchik NN, Gladyshev MI, Ivanova EA, Kravchuk ES. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River. *J. Appl. Phycol.* 2010;22:11-24. doi: [10.1007/s10811-009-9418-9](https://doi.org/10.1007/s10811-009-9418-9)
 25. Naumenko YuV. Dominanty fitoplanktona reki Obi [Dominants of the Ob river plankton]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal.* 1998;83(10):35-41. In Russian
 26. Bazhenova OP. Fitoplankton Verkhnego i Srednego Irtysha v usloviyakh zaregulirovannogo stoka: monografiya [Phytoplankton of the Upper and Middle Irtysh under conditions of a regulated flow: A monograph]. Omsk: OmGAU Publ.; 2005. 248 p. In Russian
 27. Mineeva NM, Shchur LA. Chlorophyll *a* content in phytoplankton biomass (review). *Al'gologiya.* 2012;22(4):423-437. In Russian
 28. Gaevskiy NA, Semenova LA, Matkovskiy AK. Troficheskiy status vod ekosistemy Obsko-Tazovskoy ust'evoy oblasti po pokazatelyam fitoplanktona [Trophic status of waters of the Ob-Tazov estuarine area according to phytoplankton parameters]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya.* 2009;10:170-179. In Russian
 29. Aponasenko AD, Shchur LA, Lopatin VN. Relationship of the chlorophyll content with the biomass and disperse structure of phytoplankton. *Doklady Biological Sciences.* 2007;412(1):61-63.
 30. Mineeva NM, Shchur LA. Comparative analysis of phytoplankton habitat in large river systems in different climatic zones: Case study of the Volga and Yenisei rivers. *Water Resources.* 2014;41(2):188-195. doi: [10.1134/S0097807814020109](https://doi.org/10.1134/S0097807814020109)
 31. Falkowski PG, Laroche J. Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* 1991;27(1):8-14. doi: [10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x)

*Received 25 October, 2016; Revised 12 April, 2017;
Accepted 26 April, 2017; Published 15 June, 2017*

Author info:

Ponomareva Yulia A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Computation Models in Hydrophysics, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: ponomarevayulia@mail.ru

Postnikova Polina V, Cand. Sci. (Phys.-math.), Senior Researcher, Department of Computation Models in Hydrophysics, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: polina@icm.krasn.ru