

## Соотношение живых и мертвых клеток и размерная структура фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Ю. А. ПОНОМАРЕВА<sup>1,2</sup>, Е. А. ИВАНОВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Сибирский федеральный университет  
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

<sup>2</sup> Институт вычислительного моделирования СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 44  
E-mail: [ponomareva.yulia@mail.ru](mailto:ponomareva.yulia@mail.ru)

Статья поступила 23.09.15

Принята к печати 15.01.16

### АННОТАЦИЯ

На основе ежесуточных четырехлетних исследований фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС оценена жизнеспособность клеток водорослей и описана его размерная структура. Установлено, что несмотря на прохождение водорослей через лопасти турбин высоконапорной плотины ГЭС, высокую скорость течения и влияние сбросов воды вышерасположенной Красноярской ГЭС на планктон, в толще воды изучаемого участка р. Енисей живые водоросли преобладали над мертвыми практически в течение всего года, за редким исключением некоторых дат поздней осенью и зимой. Показано, что водоросли микрофитопланктона (20–64 мкм) и нанофитопланктона (2–20 мкм), составляющие 83 % от численности, проходили через лопасти турбин плотины в значительном количестве в неповрежденном виде, и доля живых клеток варьировала от 21 (в зимний период) до 96 % (в весенне-летний период).

**Ключевые слова:** р. Енисей, нижний бьеф, соотношение живых и мертвых клеток, размеры клеток, фитопланктон.

Река Енисей – одна из великих рек мира и крупнейшая водная артерия Сибири, на которой построены высоконапорные плотины и крупные водохранилища, являющиеся мощным антропогенным фактором, существенно влияющим на экосистему реки. В настоящее время известны работы по исследованию фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС, включающие сведения о разнообразии, динамике численности и биомассы водорослей,

доминирующих видах, продукции и деструкции [Баженова, 1992; Продукционно-гидробиологические исследования..., 1993; Заворуев и др., 2014; Пономарева, Щур, 2014]. На основе данных некоторых авторов проведена сравнительная характеристика фитопланктона разных рек и выявлены основные тенденции долговременных изменений [Минеева, Щур, 2014].

Принято считать, что в условиях высоких скоростей течения, характерных для

р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, фитопланктон развивается слабо или не развивается вовсе и представляет собой смесь видов фитоперифитона и аллохтонных водорослей, в том числе видов фитопланктона водохранилища, сбрасываемых из верхнего бьефа ГЭС [Грезе, 1953]. Однако есть работы, показывающие, что в реках с быстрым течением, фитопланктон способен к росту и размножению [Chételat et al., 2006].

Наряду с известными экологическими факторами, такими как высокая скорость течения реки, турбулентность, низкая температура воды в течение всего года, на фитопланктон нижнего бьефа непосредственное влияние оказывают турбины плотины. Считается, что в турбинах высоконапорных ГЭС происходит гибель и частичное или полное разрушение планктонных организмов под воздействием кавитации (разрыва в зонах мгновенного разряжения у краев лопастей турбин), в результате чего создается дополнительный поток органического загрязнения рек. Есть сведения о гибели планктона при прохождении воды через турбины высоконапорных ГЭС Братской и Усть-Илимской и при водосливе через гребень их плотин. Обнаружено, что по отдельным группам мезо- и микрозоопланктона, а также по фитопланктону, смертность при прохождении воды через турбины этих ГЭС варьирует в пределах от 83 до 99 % [Соколин, 1990].

Для зоопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС проводились специальные исследования (2000–2002 гг.), которые не подтвердили выдвинутые ранее представления о полном разрушении зоопланктона при прохождении через высоконапорную плотину ГЭС. Однако лимнический зоопланктон, попадающий в речной поток с высокой турбулентностью, вскоре погибал, и на расстоянии 15–30 км уже не мог рассматриваться как кормовой объект для бентосных беспозвоночных и рыб [Гладышев и др., 2003]. Для фитопланктона, попавшего из Красноярского водохранилища, вопросы жизнеспособности водорослей в нижнем бьефе исследованы в меньшей степени. Если предположить, что на крупные клетки кавитация воздействует больше, чем на клетки с небольшими размерами, то живых мелких клеток в планктоне реки должно быть больше.

Цель настоящей работы – определение доли живых и мертвых клеток и размерных фракций фитопланктона р. Енисей в условиях круглогодичной открытой воды с низкими температурами и высокими скоростями течения в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили результаты четырехлетних натурных ежесуточных исследований фитопланктона, проведенных в 2008–2011 гг. на р. Енисей в районе водозабора “Гремячий Лог”. Данный участок служит источником питьевого водоснабжения г. Красноярска и расположен в 40 км ниже плотины Красноярской ГЭС, в точке с координатами 55°98′ с. ш., 92°78′ в. д. (рис. 1).

Процедура сбора и обработки материала соответствовала стандартным гидробиологическим методам, которые более подробно рассмотрены в работе Ю. А. Пономаревой и Л. А. Щур [2014]. Концентрирование речной воды осуществляли фильтрационным методом на мембранных фильтрах марки Владипор типа МФАС-ОС-3 (диаметр пор 0,80 мкм). Фиксацию фитопланктона не проводили, изучению подвергался живой материал сразу же после его отбора. Для изучения фитопланктонных организмов использовали методы световой и люминесцентной микроскопии. Определение размеров клеток водорослей проводили под световым микроскопом “Levenhuk 850 T” в счетной камере Горяева при общем увеличении  $\times 400$ , для мелких форм фитопланктона –  $\times 1000$ . По размерам клетки водоросли дифференцировали на три фракции: нанопланктон (2–20 мкм), микропланктон (20–64 мкм) и сетные формы ( $>64$  мкм) [Reynolds, 1984]. Просмотр и вычисление количества живых и мертвых клеток фитопланктона вели под люминесцентным микроскопом “МИКМЕД-2”. Для получения возбуждающего света использовали фильтр БС8-3 в сочетании с тепловым фильтром СЗС-24. В качестве запирающего фильтра служила направляющая с пластиной “зеленая”. При сочетании этого набора фильтров живые клетки на темном фоне люминесцировали ярко-красным цветом, мертвые – зеленым [Горю-

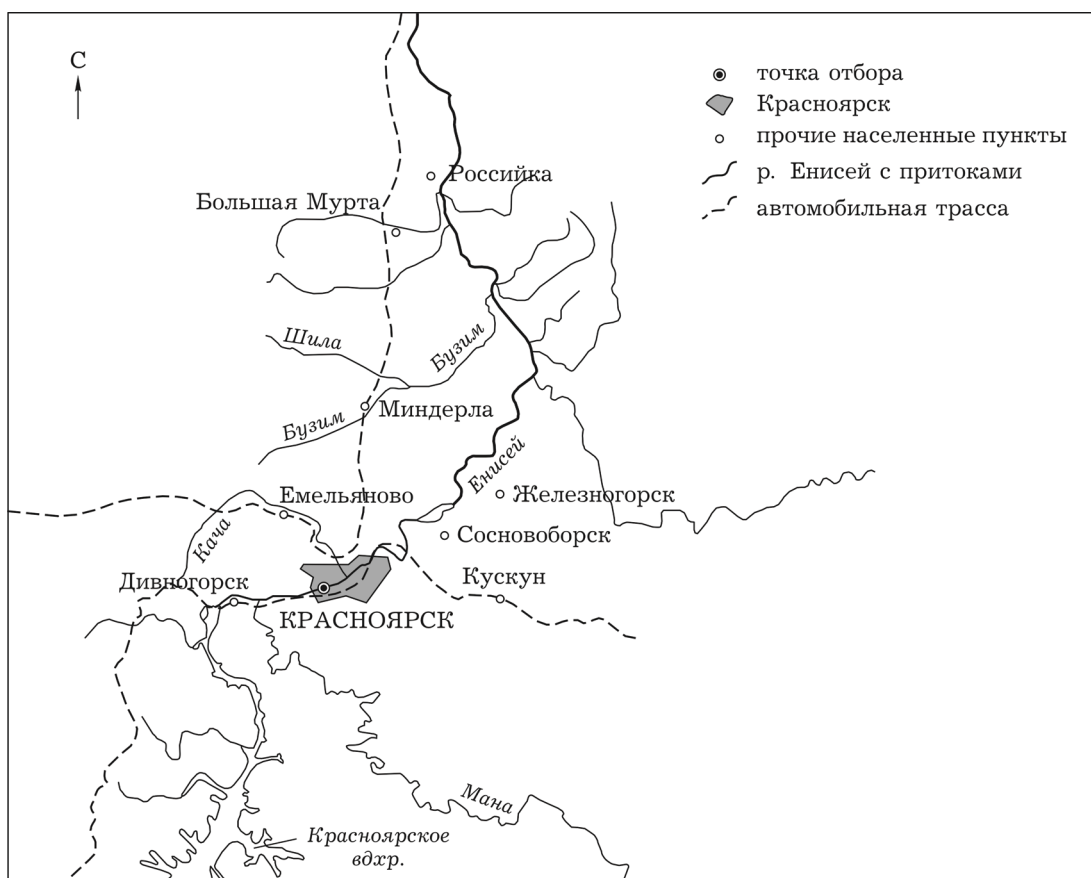


Рис. 1. Карта-схема р. Енисей

нова, 1956]. Всего за период исследований собрано и обработано 1648 количественных проб фитопланктона. Доминирующие виды измерялись в живом состоянии по 21–87 экз., остальные водоросли замерялись по мере обнаружения. Принадлежность водорослей к различным условиям существования определяли согласно С. С. Бариновой с соавт. [2006].

Статистическую обработку данных проводили с использованием компьютерной программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.), для нахождения достоверности различий между арифметическими средними применяли критерий Стьюдента ( $t_{\text{фак}} > t_{\text{ст}}; p \leq 0,05$ ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На изучаемом участке р. Енисей характеризуется высокой скоростью течения (до 2 м/с), обуславливающей полный водообмен за 2–3 сут. Турбулентное движение воды с большими скоростями является одним из важных факторов, воздействующих на речную эко-

систему, и может формировать однородность планктонных сообществ в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Объемы суточных сбросов из верхнего бьефа (2100–6970 м<sup>3</sup>/с) в несколько раз превышают сток воды даже такого крупного притока, как р. Мана (32–231 м<sup>3</sup>/с) [Вышегородцев и др., 2005]. Вторым важным фактором, оказывающим влияние на существование планктона в нижнем бьефе, является наличие открытой воды в реке в течение всего года и низкие температуры воды (2–14 °С). Более ранние наши исследования показали, что можно пренебречь влиянием притоков на фитопланктон и считать, что сообщество фитопланктона однородно в районе нижнего бьефа (в черте г. Красноярска), и его можно детально изучать на примере одной станции [Пономарева, 2015].

По гидрохимическому анализу вода р. Енисей в районе исследования по соотношению ионов относится к гидрокарбонатному классу, к группе кальция, мягкая, характеризуется невысокой минерализацией (59,40–

117,00 мг/л), слабощелочной реакцией среды (7,59–7,70), мутностью от 0,74 до 1,96 мг/л, цветностью – 6,80–11,74°, благополучным кислородным режимом (9,30–14,00 мг O<sub>2</sub>/л). Концентрации биогенных элементов исследуемого участка реки низкие. Концентрации N–NH<sub>4</sub> и N–NO<sub>3</sub> составляют 0,02–0,16 и 0,55–0,98 мг/л соответственно. Содержание N–NO<sub>2</sub> чаще всего аналитически не регистрировалось. Концентрации фосфатов (PO<sub>4</sub>) изменялись от аналитического нуля до 20 мкг/л, фосфора общего (P<sub>общ</sub>) – от аналитического нуля до 32 мкг/л, кремния – от 1,49 до 3,24 мг/л. За период наблюдений содержание железа и марганца не выходило за пределы ПДК. Концентрации меди и цинка превышали ПДК для воды рыбохозяйственного значения. Содержание таких элементов, как кадмий, никель, молибден, свинец, алюминий, ртуть, мышьяк и хром, по материалам за 2008–2011 гг. в 40 км от Красноярской ГЭС аналитически не обнаруживалось. Содержание органических веществ по бихроматной окисляемости в нижнем бьефе Красноярской ГЭС за период наблюдений изменялось от 5,20 до 10,60 мгO<sub>2</sub>/л. В межгодовом аспекте отмечена значительная динамика величин БПК<sub>5</sub>: от 0,70 до 3,00 мгO<sub>2</sub>/л. Присутствие в воде СПАВ аналитически не обнаружено. Концентрация фенолов составляет 0,0007 ± 0,0001 мг/л, нефтепродуктов – 0,0100 ± 0,0008 мг/л [Пономарева, 2015].

В составе фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС выявлено 99 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к шести отделам, восьми классам, 15 порядкам, 28 семействам и 47 родам. Особую роль в формировании фитоценоза исследуемого участка реки играли диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода) и зеленые (22) водоросли, они формировали 87,9 % общего флористического разнообразия. Отделы цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1) немногочисленны и характеризовались небольшим видовым разнообразием. Установлено, что в составе водорослей нижнего бьефа Красноярской ГЭС преобладали водоросли смешанного планктонно-бентосного типа местообитаний (36 видов), группа бентосных составляла 29, планктонных – 21 таксон водорослей ниже рода [Заворуев и др., 2014].

Известно, что в природной воде присутствует определенное количество ослабленных и мертвых клеток планктона, численность которых резко увеличивается при попадании водорослей в экстремальные условия. На участке р. Енисей ниже плотины Красноярской ГЭС к таким факторам, которые могут ограничивать развитие планктона, относятся низкая температура воды, высокая скорость течения, уровенный режим, связанный с расходами стока, и влияние лопастей турбин ГЭС. Поэтому, кроме характеристики видового состава и количественного развития фитопланктона реки, особое значение имеет состояние планктона. Одним из важнейших элементов диагностики жизнеспособности клеток водорослей является определение соотношения живых и мертвых клеток, что может служить показателем эффективности факторов, ингибирующих жизнедеятельность водорослей планктона.

В районе исследования основу количественных показателей р. Енисей определяли диатомовые водоросли, которые в разные сезоны формировали до 89–97 % от общей численности и до 77–95 % от общей биомассы фитопланктона. Процентное содержание живых клеток в толще воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в течение года превышало количество мертвых, но в разные сезоны этот показатель значительно варьировал (рис. 2).

В зимний период при невысоких количественных показателях фитопланктона и его однообразии во всех пробах, наряду с живыми водорослями, отмечали заметное количество пустых створок диатомей. В зимние месяцы численность мертвых клеток достигала 234 тыс. кл./л (февраль 2010 г.), что соответствовало 79 % от общей численности зимнего фитопланктона. В среднем в зимнее время численность мертвых клеток составляла 36 % (84 ± 2,81 тыс. кл./л) (рис. 3).

Весной на фоне возрастающего качественного и количественного обилия фитопланктона число живых клеток в толще воды р. Енисей постепенно росло, достигая максимума в мае (см. рис. 3). С конца апреля по конец июня живые клетки преобладали над мертвыми, достигая 96 % от общей численности (см. рис. 3). В апреле – мае среди живых клеток доминировали диатомовые водо-

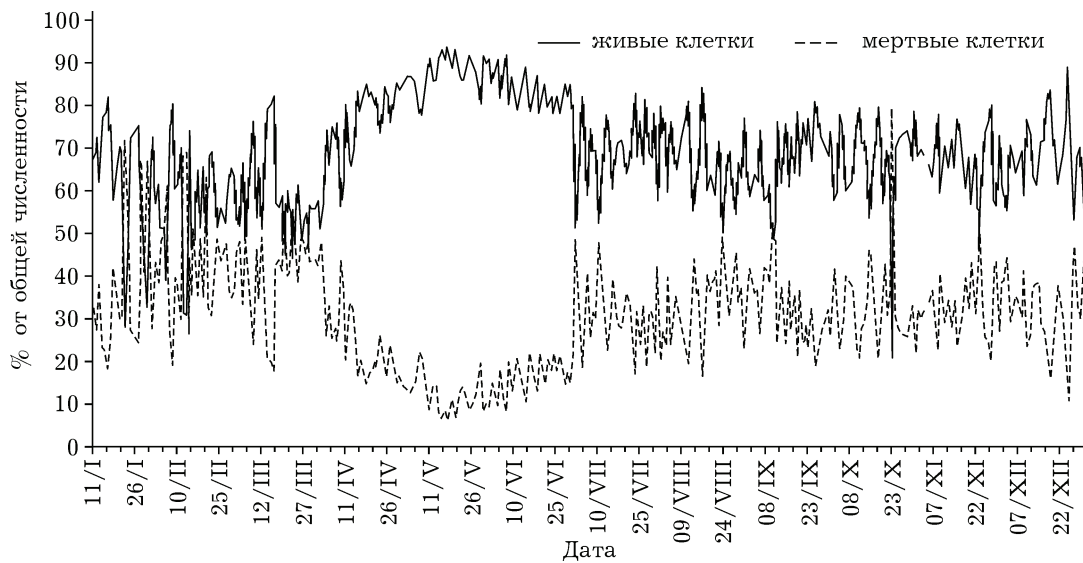


Рис. 2. Средние ежесуточные изменения численности живых и мертвых клеток фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в 2008–2011 гг.

росли бентоса – *Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr.

В июне в планктоне реки доминировала *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., в июле – *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., в августе – *Fragilaria crotonensis* Kitt. По данным Н. А. Кожевниковой [Красноярское водохранилище..., 2008], в верхнем бьефе Красноярского водо-

хранилища (Приплотинный плес, у плотины) в июне в нефотическом холодном слое доминирующее положение занимала *A. islandica*, в июле – августе – *C. radiosa*, субдоминантом являлась *F. crotonensis*. Так как основной водозабор плотины Красноярской ГЭС при НПУ осуществляется с 40 м, но в связи со значительными (до 20 м) колебаниями уровня водохранилища в течение года есть основание предполагать, что горизонт основного водозабора может также находиться ближе, чем 40 м к поверхности. Поэтому основу фитопланктона реки создает сток водорослей через плотину, в том числе и видов, доминировавших в более ранние сроки, но опустившихся в гипolimнион. Установлено, что в июне, в период интенсивного развития *A. islandica* в толще воды изучаемого участка р. Енисей большая часть клеток вида оказалась живой. В июле доля живых клеток в толще воды снижалась, в среднем составляя 69 % ( $1493 \pm 73$  тыс. кл./л) (см. рис. 3). В августе, при преобладании в планктоне реки *F. crotonensis*, в ограниченном количестве встречались доминанты весеннего (*D. vulgare* и *H. arcus*) и раннелетнего (*A. islandica*) планктонов. В этот период доля живых клеток осталась на уровне июльских значений и в среднем составляла 67 %.

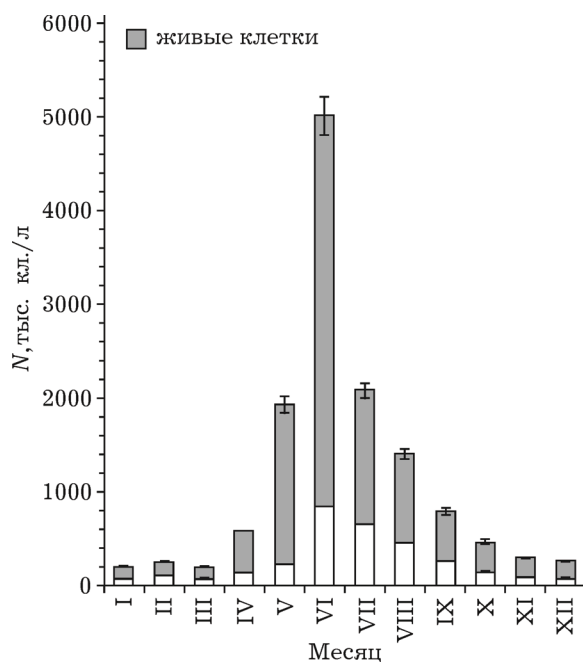


Рис. 3. Сезонная динамика общей численности фитопланктона ( $N$ , тыс. кл./л) и вклада в нее живых клеток в 2008–2011 гг.

В осенний период обилие фитопланктона заметно уменьшилось, но преобладание доли живых клеток над мертвыми сохранилось (см.

рис. 3). Осенью живые клетки в среднем составляли 67 % от общей численности фитопланктона.

Литературных данных, свидетельствующих о состоянии фитопланктона после прохождения через лопасти турбин высоконапорных плотин, очень мало. Первые сведения о проявлении фотосинтетической активности клеток водорослей планктона р. Енисей в пределах г. Красноярска, хотя и ниже по течению от нашего района исследования, приводятся в работе О. П. Баженовой [1988]. При использовании автордиографического метода автором установлено, что у большого количества клеток водорослей фотосинтез не регистрировался. Доля живых клеток в Верхнем Енисее не превышала 10–15 % от общего их числа, в среднем составляя 5–8 %.

Ю. Н. Сорокин [1990] отмечал, что смертность планктона при прохождении воды через турбины Братской и Усть-Илимской ГЭС варьировала в пределах 83–99 %. Судя по степени снижения величины фотосинтеза, где она достигала 86–88 %, отмечалась гибель фитопланктона. Анализ численности планктона в потоке, образованном в результате водослива избытка воды через гребень плотин, показал, что в этом случае смертность планктона еще выше (более 90 %) по всем группам, включая микрозоо- и фитопланктон (97 %) [Сорокин, 1990].

Таким образом, несмотря на известное отрицательное влияние высоких скоростей течения на планктон, в толще воды данного участка р. Енисей живые водоросли преобладали над мертвыми. Это может свидетельствовать о прохождении водорослей через лопасти турбин плотины ГЭС в неповрежденном (или почти в неповрежденном) виде и, возможно, способности некоторых видов размножаться в речных условиях. Подтверждением последнего утверждения является ежегодное увеличение доли живых водорослей (сезонный пик доли живых) в летний период (в июне). Однако возможно, что далее по течению, в потоке реки, водоросли могут разрушаться по аналогии с зоопланктоном [Гладышев и др., 2003], на что указывала О. П. Баженова [1992], но это требует дополнительных исследований.

Исследований по размерной структуре фитопланктона водоемов разного типа достаточно, и они чаще всего посвящены сезонной и многолетней динамике планктона разных размерных групп [Михеева, 1992; Девяткин, Митропольская, 1994; Шкундина, 1995; Mousing et al., 2014]. Другие авторы рассматривают сезонную и многолетнюю изменчивость морфологических признаков отдельных представителей водорослей [Davey, 1986; Генкал, 1990]. По мнению ряда авторов, размер клеток фитопланктона, влияющий на биомассу фитопланктона, непостоянен для одного и того же водоема, но в разное время года, и для разных водоемов в целом [Трифонов, 1979; Михеева, 1992, 1999]. В то же время некоторые авторы отмечают относительную стабильность размерного спектра фитопланктона [Девяткин, Митропольская, 1994]. В озерах размеры фитопланктона изменяются в зависимости от трофического статуса водоема: мелкоклеточные виды водорослей (< 20–35 мкм) – типичные представители олиготрофных водоемов, крупноклеточные обычно встречаются в эвтрофных озерах [Watson et al., 1997; Smith, 2003]. Некоторые авторы считают, что опубликованные данные по размерным группам фитопланктона речных экосистем не дают оснований говорить о наличии или отсутствии связи с трофностью водоемов [Hudon et al., 1996; Chételat et al., 2006]. В то же время установлено, что в реках с быстрым течением размеры клеток фитопланктона значительно меняются в зависимости от скорости течения: чем выше скорость, тем меньше размеры водорослей, и в отличие от озер мало зависят от наличия питательных веществ [Chételat et al., 2006]. При этом практически отсутствуют сведения о том, какие размерные фракции фитопланктона проходят не разрушенными через лопасти турбин высоконапорной плотины ГЭС.

Многолетние наблюдения за состоянием фитопланктона р. Енисей позволили установить не только размеры доминантных видов, встречающихся в толще реки, но также выявить характерные особенности временных изменений размерных характеристик. Большинство представителей фитопланктона реки относятся к микрофитопланктону

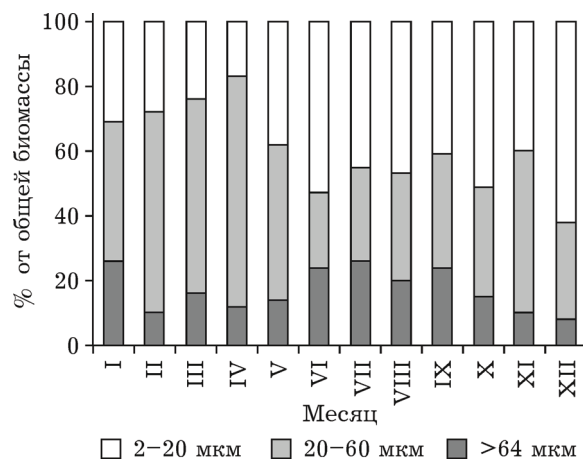


Рис. 4. Сезонная динамика вклада водорослей различной размерной фракции (мкм) в общую биомассу фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

(20–64 мкм, 44 %) и нанопитопланктону (2–20 мкм, 39 %). Именно эти размерные фракции определяют достаточно высокий уровень количественного развития фитопланктона (рис. 4).

В фитопланктоне рек, как правило, доминирующую роль в видовом составе играют диатомовые водоросли, состав которых является отражением всех процессов, происходящих в водоеме, поскольку данный отдел водорослей характеризуется большим видовым разнообразием и наличием видов с узкой экологической валентностью [Шевелева, Воробьева, 2009; Бондаренко и др., 2010]. Диатомовые водоросли формируют не только флористическое богатство водорослей планктона рек, но и определяют количественное развитие фитопланктона [Rojo et al., 1994; Chételat et al., 2006].

В нижнем бьефе Красноярской ГЭС основу количественных показателей фитопланктона составляли диатомовые водоросли, разные виды которых доминировали в разные сезоны. Основу биомассы с января по май в течение четырех лет составлял микрофитопланктон. Из диатомовых водорослей основной вклад в биомассу вносили *Cocconeis pediculus* Ehr., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *D. vulgare*, представители родов *Gomphonema* и *Navicula*. В летние месяцы и вплоть до декабря (за исключением ноября) в биомассе доминировали водоросли нанопитопланктонной фракции – виды *A. islandica* и *C. radiosa*. В летние месяцы в пробах часто регистрировали клетки водорослей с длиной более 64 мкм – *A. formosa*, *F. crotonensis*, *Cymbella stuxbergii* Cl., *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Gomphonema acuminatum* Ehr., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr.

Для анализа изменения размеров клеток из отдела Bacillariophyta разных лет исследования выбраны доминирующие виды с частотой встречаемости более 20 %: *H. arcus* (18–28 %), *A. islandica* (28–49 %), *F. crotonensis* (48–64 %), *D. vulgare* (53–69 %), *A. formosa* (67–85 %), *C. radiosa* (79–95 % частоты встречаемости).

Размеры диаметра створок *A. islandica* варьировали в пределах 6,2–18,6 мкм, а их объемы – 1123–5893 мкм<sup>3</sup>, при среднем значении диаметра  $12,3 \pm 2,9$  мкм и объема клетки  $4361 \pm 1154$  мкм<sup>3</sup> (см. таблицу). Диаметры створок в 2008 и 2010 гг. оказались больше и достоверно отличались от размеров створок в 2009 и 2011 гг. ( $t_{st} = 11,66$  (2008–2009 гг.),  $t_{st} = 8,13$  (2008–2011 гг.),  $t_{st} = 3,60$  (2009–2010 гг.) и  $t_{st} = 3,00$  (2010–2011 гг.);  $t_{st}$  (табл.) =

Размеры клеток доминирующих видов фитопланктона р. Енисей в 2008–2011 гг.

Таксоны водорослей	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.
<i>Aulacoseira islandica</i>	15,1 ± 1,5 (34)	10,5 ± 1,5 (26)	12,6 ± 2,5 (26)	10,5 ± 2,8 (30)
<i>Cyclotella radiosa</i>	10,7 ± 2,2 (38)	11,6 ± 2,4 (33)	10,7 ± 2,4 (84)	13,1 ± 3,1 (49)
<i>Asterionella formosa</i>	66,2 ± 8,4 (77)	65,3 ± 7,6 (71)	66,3 ± 8,3 (72)	67,8 ± 8,4 (52)
<i>Diatoma vulgare</i>	22,5 ± 4,4 (37)	26,2 ± 3,9 (40)	21,0 ± 2,0 (27)	21,8 ± 2,8 (25)
<i>Fragilaria crotonensis</i>	93,6 ± 19,5 (76)	85,3 ± 14,0 (64)	95,3 ± 16,7 (67)	96,7 ± 17,6 (87)
<i>Hannaea arcus</i>	55,4 ± 11,3 (37)	41,9 ± 7,0 (33)	58,2 ± 16,3 (39)	67,3 ± 20,4 (21)

П р и м е ч а н и е.  $M \pm \sigma$  – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в скобках – объем выборки.

= 2,02). По данным М. В. Усолицевой с соавт. [2006], диаметр вегетативных клеток *A. islandica* из р. Амур составлял 7,0–22,0 мкм, что согласуется с данными наших исследований. Объемы клеток *A. islandica* в вегетационный период варьировали в более широком диапазоне – 308–6840 мкм<sup>3</sup> [Усолицева и др., 2006].

Диаметр створки клетки *C. radiosa* варьировал от 6,2 до 20,2 мкм, а объем клеток – от 91 до 2077 мкм<sup>3</sup> (при среднем значении 616 ± 421 мкм<sup>3</sup>). В 2008–2010 гг. размеры створки *C. radiosa* оказались меньше по сравнению с 2011 г., что достоверно подтверждено коэффициентами Стьюдента ( $t_{st} = 4,17; 2,82$  и  $4,69; t_{st (табл.)} = 1,99$  соответственно 2008–2011, 2009–2011, 2010–2011 гг.). Значения средних диаметров створок *Cyclotella* р. Енисей близки к таковым для других водоемов и более ранних периодов исследования р. Енисей, а также вышележащего Красноярского водохранилища [Генкал, 1990; Михеева, 1999; Щур, 2006].

Размеры клеток диатомовых водорослей *A. formosa* не имели достоверных отличий между сравниваемыми годами. Длина клеток *F. crotonensis* в 2009 г. оказались меньше по сравнению с 2008 ( $t_{st} = 2,90; t_{st (табл.)} = 1,98$ ), 2010 ( $t_{st} = 3,70; t_{st (табл.)} = 1,98$ ) и 2011 гг. ( $t_{st} = 4,42; t_{st (табл.)} = 1,97$ ). В 2009 г. длина клеток *H. arcus* также была меньше по сравнению с длиной клеток в 2008 ( $t_{st} = 6,05; t_{st (табл.)} = 2,00$ ), 2010 ( $t_{st} = 5,65; t_{st (табл.)} = 2,01$ ) и 2011 гг. ( $t_{st} = 5,52; t_{st (табл.)} = 2,07$ ). Длина клеток *D. vulgare*, напротив, в 2009 г. имела максимальные размеры и достоверно отличалась от размеров клеток остальных лет исследования ( $t_{st} = 3,96$  (2008–2009 гг.),  $t_{st} = 7,18$  (2009–2010 гг.) и  $t_{st} = 5,33$  (2009–2011 гг.);  $t_{st (табл.)} = 2,00$ ) (см. таблицу). Клетки доминирующих видов диатомовых водорослей в р. Енисей за весь период исследования изменялись в следующих пределах: *F. crotonensis* – 57–180 мкм, объем – 691–3593 мкм<sup>3</sup>, *D. vulgare* – 18,6–37,2 мкм, объем – 497–1809 мкм<sup>3</sup>, *H. acus* – 37,2–99,2 мкм, объем – 2245–6104 мкм<sup>3</sup>. Размеры клеток *A. formosa* на протяжении четырех лет имели длину от 45 до 90 мкм, объем – 124–947 мкм<sup>3</sup>. Для *A. formosa* из озера в Великобритании, по данным В. Кривцова [Krivtsov, 2000], длина клеток составляла 40 мкм. В Красноярском

водохранилище их размеры варьировали в пределах 56–71 мкм [Щур, 2006]. Объемы клеток *A. formosa*, отмеченные другими исследователями, составляют 126 мкм<sup>3</sup> [Krivtsov, 2000]. Так как размеры клеток имели значительный предел варьирования, то можно говорить о размерном сходстве данного вида, развивающегося как в речных, так и в лимнических условиях.

Таким образом, установлено, что фитопланктон р. Енисей представлен мелкими размерными фракциями (83 % от численности): микрофитопланктоном (20–64 мкм) и нанофитопланктоном (2–20 мкм), которые проходили через лопасти турбин плотины ГЭС в неповрежденном состоянии, что подтверждает высокая доля живых клеток в планктоне реки.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метод люминесцентной микроскопии позволил четко дифференцировать клетки фитопланктона на живые и мертвые и установить, что, проходя через лопасти турбин высоконапорной плотины и в условиях высоких скоростей течения воды на исследуемом участке р. Енисей, в фитопланктоне живые клетки водорослей преобладали над мертвыми большую часть года с максимумом в весенне-летний период. Неблагоприятным периодом для развития фитопланктона являлся зимний (январь и февраль), когда в отдельные дни доля мертвых клеток значительно возрастала. Показано, что общая численность и биомасса фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС формировались в основном за счет водорослей с мелкими размерами: нанофитопланктона (2–20 мкм) и микрофитопланктона (20–64 мкм). В то же время можно отметить, что водоросли с большими размерами, например колониальные диатомовые водоросли *Fragilaria crotonensis* и *Asterionella formosa*, проходили через лопасти турбин плотины ГЭС также в неповрежденном виде, и даже доминировали в планктоне реки в летнее время. Установлено, что доля живых водорослей, прошедших через лопасти турбин, достаточно высока, и в весенне-летний период достигала 90 % и выше.



Работа на последнем этапе поддержана в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации Сибирскому федеральному университету на 2014–2016 годы (проект № 3079).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баженова О. П. Исследования фотосинтетической активности водорослей Енисея методом автордиографии // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. III Всесоюз. конф. Ч. 2. Иркутск, 1988. С. 80.
- Баженова О. П. Фитопланктон Енисея (видовой состав, структура и продуктивность): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1992. 19 с.
- Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.
- Бондаренко Н. А., Томберг И. В., Логачёва Н. Ф., Тимошкин О. А. Фитопланктон и гидрохимия рек Витим, Мама и Чуя (Забайкалье, бассейн реки Лены) // Изв. Иркут. гос. ун-та. 2010. Т. 3, № 4. С. 70–81.
- Вышегородцев А. А., Космаков И. В., Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.
- Генкал С. И. Морфология панциря центрических диатомей: аспекты сезонной изменчивости // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитопланктонов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 237–253.
- Гладышев М. И., Дубовская О. П., Махутова О. Н. Живой и мертвый лимнический зоопланктон в верхнем и нижнем бьефах плотины Красноярской ГЭС // Докл. АН. 2003, Т. 390, № 4. С. 571–573.
- Горюнова С. В. Техника применения метода люминесцентной микроскопии для гидробиологических исследований // Жизнь пресных вод СССР. Т. 4, ч. 1. М.; Л.: АН СССР, 1956. 101 с.
- Грезе В. Н. Биологическая продуктивность р. Енисей и ее рыбохозяйственное значение // Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. Биология. 1953. Вып. 125. С. 55–62.
- Девяткин В. Г., Митропольская И. В. Размерный состав и продуктивность фитопланктона прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (Россия) // Альгология. 1994. Т. 4, № 1. С. 55–61.
- Заворуев В. В., Иванова Е. А., Пономарева Ю. А. Таксономический состав и экологическая структура потамофитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС // Вода: химия и экология. 2014. № 7. С. 48–53.
- Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод / под ред. А. Ф. Алимова, М. Б. Ивановой. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2008. 538 с.
- Минеева Н. М., Щур Л. А. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных климатических зон на примере Волги и Енисея // Водн. ресурсы. 2014. Т. 41, № 2. С. 191–199.
- Михеева Т. М. Связь биомассы и численности фитопланктона // Мониторинг фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1992. С. 41–55.
- Михеева Т. М. Альгофлора Беларуси: Таксономический каталог. Минск: БГУ, 1999. 396 с.
- Пономарева Ю. А., Щур Л. А. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона реки Енисей в районе водозабора Гремячий Лог // Биология внутр. вод. 2014. № 1. С. 38–40.
- Пономарева Ю. А. Структура и динамика потамофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2015. 20 с.
- Продукционно-гидробиологические исследования Енисея / под ред. Г. И. Галазий, А. Д. Приймаченко. Новосибирск: Наука, 1993. 198 с.
- Сорокин Ю. Н. К оценке смертности планктона в гидротурбинах высоконапорных ГЭС // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 682–687.
- Трифоновна И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л.: Наука, 1979. 168 с.
- Усольцева М. В., Никулина Т. В., Юрьев Д. Н., Лихошвай Е. В. К изучению развития и морфологических особенностей *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonson (Bacillariophyta) // Альгология. 2006. Т. 16, № 2. С. 145–155.
- Шевелева Н. Г., Воробьева С. С. Состояние и развитие фито- и зоопланктона нижнего участка Ангары, прогноз формирования планктона в Богучанском водохранилище // J. Sib. Fed. Univ.: Biol. 2009. Vol. 2, N 3. P. 313–326.
- Шкундина Ф. Б. Речной фитопланктон и его использование в биологическом мониторинге (на примере реки Белой): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995. 46 с.
- Щур Л. А. Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2006. 20 с.
- Chételat J., Frances R. Pick, Paul B. Hamilton Potamoplankton size structure and taxonomic composition: Influence of river size and nutrient concentrations // Limnol. Oceanogr. 2006. Vol. 51 (1, part 2). P. 681–689.
- Davey M. C. The relationship between size, density and sinking velocity through the life cycle of *Melosira granulata* (Bacillariophyta) // Diatom Res. 1986. Vol. 1, N 1. P. 1–18.
- Hudon C., Paquet S., Jarry V. Downstream variations of phytoplankton in the St. Lawrence River (Québec, Canada) // Hydrobiologia. 1996. Vol. 337. P. 11–26.
- Krivtsov V., Bellinger E. G., Sigee D. C. Changes in the elemental composition of *Asterionella formosa* during the diatom spring bloom // J. Plankton Res. 2000. Vol. 22, N 1. P. 169–184.
- Mousing E. A., Ellegaard M., Richardson K. Global patterns in phytoplankton community size structure – evidence

- for a direct temperature effect // *Marine ecol. progress series*. 2014. Vol. 497. P. 25–38
- Reynolds C. S. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge Univ. Press., 1984. 384 p.
- Rojo C., Alvarez Cobelas M., Arauzo M. An elementary, structural analysis of river phytoplankton // *Hydrobiol.* 1994. Vol. 289. P. 43–55.
- Smith V. H. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2003. Vol. 10. P. 126–139.
- Watson S. B., Mc Cauley E., Downing J. A. Patterns of phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status // *Limnol. Oceanogr.* 1997. Vol. 42. P. 487–495.

## **The Ratio of Living and Dead Cells and Size Structure of the Phytoplankton of the Yenisei River in the Downstream of Krasnoyarsk HPS**

Y. A. PONOMAREVA<sup>1,2</sup>, E. A. IVANOVA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Siberian Federal University*  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

<sup>2</sup> *Institute of Computational modeling, SB RAS*  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/44  
E-mail: ponomarevayulia@mail.ru

Based on daily examination of phytoplankton in the Yenisei River downstream of Krasnoyarsk HPS within a four-year period the share of living and dead cells is evaluated and the dimensional structure of phytoplankton is described. It has been established that in spite of being affected by the passage through the turbines of the high-pressure dam, the high water flow rate and discharges of water from the HPS, living algae predominate over the dead ones in the thickness of water of the studied part of the Yenisei River practically during the entire year with rare exception of several dates in late autumn and winter. Microphytoplankton (20–64 mkm) and nanophytoplankton (2–20 mkm) amounting to 83 % of all algae passed the blades of the turbines of the dam largely in the intact form and the share of their living cells varied from 21 % (in the winter period) to 96 % (in the spring-summer period).

**Key words:** the Yenisei River, downstream, the ratio of living and dead cells, size of cells, phytoplankton.