

УДК 574.587 DOI 10.21685/2500-0578-2024-1-4

ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В НИЗОВЬЕ Р. АНГАРЫ ПОСЛЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ

А. В. Андрианова*Институт вычислительного моделирования Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия
andrav@icm.krasn.ru*

Аннотация. Ангара – одна из крупнейших рек Сибири, зарегулированных крупными водохранилищами. Эксплуатация водохранилищ влечет за собой изменение среды обитания для биоты реки, вследствие чего на лидирующие позиции выходят организмы с высокой экологической адаптивностью и устойчивостью к загрязнению. Проведение плановых мероприятий по реконструкции водной фауны и рыбного хозяйства в связи с гидростроительством возможно будет лишь при условии детального знания водной жизни Ангары в современных условиях. В настоящее время наблюдается существенный пробел в гидробиологических исследованиях не зарегулированного нижнего участка Ангары. Цель работы – выявить изменения в донной фауне нижнего участка Ангары после зарегулирования Богучанской ГЭС. В 2015 г. Богучанская ГЭС вышла на проектный уровень производства. Пробы зообентоса собирали в 2015 и 2022 гг. Бентофауну исследовали в нижнем течении р. Ангары на участке в 436 км ниже плотины Богучанской ГЭС у обоих берегов реки на глубинах до 1,5 м. Сбор и камеральную обработку материала проводили согласно общепринятым методическим рекомендациям. Биотопы зообентоса представлены галечно-песчаным грунтом с разной степенью заиливания и макрофитами. Бентофауна носила гаммаридно-хирономидный характер. В 2022 г. по сравнению с 2015 г. видовой состав хирономид увеличился, а поденок и ручейников, напротив, снизился. Структурная организация сообществ претерпела изменения: произошло увеличение доли хирономид и снижение доли поденок, ручейников и моллюсков. Численность хирономид увеличилась в 4 раза, амфипод – вдвое. Количество ручейников снизилось примерно в 5 раз, моллюсков – в 3 раза, а поденок – в 12 раз. При этом общий уровень численности бентофауны увеличился незначительно – всего в 1,5 раза. В настоящее время численность донной фауны составила 2,9 тыс./м², биомасса – 14,6 г/м². Общий тренд выявленных изменений направлен на увеличение численности толерантных бентонтов (хирономид и амфипод) и снижение индикаторных таксонов, чувствительные к загрязнению (поденок, веснянок, ручейников, моллюсков). Причина трансформации донных сообществ – каскадное зарегулирование реки. Замыкающее каскад Богучанское водохранилище является реципиентом постепенно накапливающихся изменений и оказывает прямое воздействие на гидрохимический и гидробиологический режим ниже расположенного речного русла Ангары.

Ключевые слова: р. Ангара, Богучанская ГЭС, зообентос, зарегулирование, структурная организация, амфиподы, хирономиды

Благодарности: автор выражает благодарность сотрудникам Красноярского филиала «ВНИРО» («НИИЭРВ»), принимавших участие в экспедиционных исследованиях.

Для цитирования: Андрианова А. В. Трансформация сообществ макрозообентоса в низовье р. Ангары после зарегулирования // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-4>

TRANSFORMATION OF MACROZOOBENTHOS COMMUNITIES IN THE LOWER REACHES OF THE ANGARA RIVER AFTER REGULATION

A.V. Andrianova*Institute of computational modeling of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia
andrav@icm.krasn.ru*

Abstract. The Angara River is one of the largest rivers in Siberia, overregulated by large reservoirs. Reservoir operation entails a change in the habitat for the river biota, as a result of which organisms with high environmental adaptability and resistance to pollution take the leading positions. Only if there is a detailed knowledge of the Angara aquatic life in modern conditions, it will be possible to carry out scheduled activities for the reconstruction of aquatic fauna and fisheries in connection with hydraulic engineering. Nowadays, there is a significant gap in hydrobiological studies of the unregulated lower section of the Angara. The work objective is to identify changes in the

bottom fauna of the lower Angara section after the regulation of the Boguchanskaya HPP. In 2015, Boguchanskaya HPP reached the design production level. Samples of zoobenthos were collected in 2015 and 2022. Benthic fauna was studied in the lower reaches of the Angara River at a site of 436 km below the Boguchanskaya HPP dam on both river banks at depths up to 1,5 m. The collection and office analysis of the material were carried out according to generally accepted methodological recommendations. Zoobenthos biotopes are represented by pebble-sandy soil with varying degrees of siltation and macrophytes. The benthic fauna was gammarid-chironomid in nature. In 2022, compared with 2015, an increase in species composition was revealed due to chironomids; on the contrary, the number of species of mayflies and caddis flies decreased. The structural organization of communities changed: there was an increase in the proportion of chironomids and a decrease in the proportion of mayflies, caddis flies and mollusks. The number of chironomids increased by 4 times, and amphipods doubled. The number of caddis flies decreased by about 5 times, mollusks – by 3 times, and mayflies – by 12 times. At the same time, the total number of benthic fauna increased slightly – only by 1.5 times. Currently, the number of benthic fauna is 2,9 thous ind/m², biomass is 14,6 g/m². The general trend of the revealed changes is aimed at increasing the number of tolerant benthos (chironomids and amphipods) and reducing indicator taxa sensitive to pollution (mayflies, stoneflies, caddis flies and mollusks). The reason for the transformation of bottom communities is the cascade regulation of the river. The Boguchanskiy reservoir, which closes the cascade, is the recipient of gradually accumulating changes and has a direct impact on the hydrochemical and hydrobiological regime below the Angara riverbed.

Keywords: the Angara River, Boguchanskaya HPP, zoobenthos, regulation, structural organization, amphipods, chironomids

Acknowledgments: the author expresses gratitude to the employees of the Krasnoyarsk branch of VNIRO (NIIERV) (Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography) who took part in the expeditionary research.

For citation: Andrianova A.V. Transformation of macrozoobenthos communities in the lower reaches of the Angara river after regulation. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-4>

Введение

Регулирование речного стока необходимо для рационального использования речных ресурсов. По этой причине крупные водохранилища расположены в зонах интенсивного экономического развития, где высока потребность в водных ресурсах для энергетических, коммунально-бытовых, рекреационных и технических целей [1]. Однако создание плотин оказывает значительное влияние на гидрологические, химические и биологические процессы в реках выше и ниже плотины [2–6]. Зарегулирование рек и эксплуатация водохранилищ влечет за собой изменение среды обитания для биоты реки, вследствие чего на лидирующие позиции выходят организмы с высокой экологической адаптивностью и устойчивостью к загрязнению: зеленые, диатомовые и цианобактерии среди фитопланктона, веслоногие среди зоопланктона, олигохеты и хирономиды среди зообентоса [7].

Разнообразные речные системы Сибирского региона являются достаточно устойчивыми к внешним воздействиям, однако на сегодняшний момент ни один водоток не смог сохранить свои исконные природные свойства после зарегулирования. Условия среды обитания гидробионтов в условиях зарегулирования могут меняться и формироваться в течение нескольких лет. Экологические перестройки гидробиоценозов

требуют особого внимания, углубленного изучения и многолетнего мониторинга как для оценки нанесенного экологического ущерба, так и для выработки научных основ стратегии преодоления негативных последствий и восстановления биологического потенциала экосистем, подвергшихся зарегулированию. Однако Гидрологическая сеть Росгидромета (Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды) в Красноярском крае включает всего 137 постов, ее плотность составляет 6 тыс. км² на одну гидрологическую станцию, что явно недостаточно, особенно в условиях освоения северных территорий края [8].

Ангара – одна из крупнейших рек Сибири, наряду с Енисеем и Волгой входит в число водотоков, зарегулированных крупными водохранилищами. Ангара давно привлекала к себе внимание ученых [9, 10], особенно в связи с тем, что она является единственным истоком озера Байкал. Ангара – это магистраль, по которой распространяется в Енисей и за его пределы уникальная байкальская фауна, повышающая общие продукционно-биологические возможности этих водоемов [9]. Начало активного изучения Ангары в прошлом веке было обусловлено именно перспективами строительства на ней крупных гидроэлектростанций. На сегодняшний день на Ангаре располагается каскад, в состав которого входят четыре гидроэлектростанции (Иркутская, Братская, Усть-Илимская и Богучанская)

с водохранилищами, в низовье реки планируется строительство Нижнебогучанской ГЭС.

По результатам исследований иркутских и красноярских гидробиологов были подготовлены прогнозы состояния различных компонентов экосистем планируемых ангарских водохранилищ в период их формирования и стабилизации [11, 12]. Однако в настоящее время наблюдается существенный пробел в гидробиологических исследованиях не зарегулированного нижнего участка Ангары. В частности, за последние 20 лет зообентосу посвящена единственная публикация [13] в период исследования до строительства Богучанской ГЭС. Наполнение Богучанского водохранилища началось в 2012 г., а в июле 2015 г. станция вышла на проектный уровень производства. Естественно, что сознательное проведение плановых мероприятий по реконструкции водной фауны и рыбного хозяйства в связи с гидростроительством возможно будет лишь при условии детального знания водной жизни Ангары в современных условиях.

Известно, что зообентос – один из важнейших элементов континентальных водоемов и водотоков. Роль зообентоса в водных экосистемах сложно переоценить, особенно в горных водотоках, где развитие планктона ограничено высокими скоростями течения. Донные беспозвоночные способствуют естественному самоочищению вод и хорошо отражают происходящие изменения внешней среды, в том числе и антропогенного характера [14]. Кроме того, зообентос – важнейшая составляющая кормовой базы большинства видов сибирских рыб (осетровых, сиговых, хариусовых, карповых и др.) [15].

Цель данного исследования – выявить изменения в донной фауне нижнего участка Ангары после зарегулирования Богучанской ГЭС.

Материалы и методы

Река Ангара вытекает из Байкала и является самым многоводным правобережным притоком Енисея, с которым сливается на 2091 км от его устья, преодолевая путь в 1779 км. Основной особенностью Ангары является формирование водных масс под влиянием олиготрофного Байкала, поставляющего бедные органическим веществом воды. В устье Ангары байкальская вода составляет около 45 % всего стока [16]. Водосбор Ангары – ассиметричен, его левобережная часть составляет 80 % всей площади. В нижнем течении от плотины Богучанской ГЭС до устья река представляет собой плес шириной 700–1500 м, в редких сужениях – до 400 м. Глубины 3–5 м располагаются чаще вдоль берегов,

посередине реки нередко встречаются мели [17]. В силу особенностей подстилающих пород в русле Ангары преобладают каменистые грунты – галечные и галечно-песчаные, а в месте выхода горных пород – плитняки. При замедлении скорости течения откладываются пески, заиленные пески. Для Ангары характерно зарастание высшей водной растительностью (мхами, рдестами) полосами на мелководье вдоль берегов, островов и мелей. Газовый режим благоприятен для гидробионтов, содержание кислорода в воде в местах отбора проб составило 8,9–12,9 мг/л. Скорость течения донной фауны колебалась от 0,03 до 0,37 м/с, температура воды – от 6,3 до 18,2 °С.

Бентофауну исследовали в нижнем течении р. Ангары на участке в 436 км ниже плотины Богучанской ГЭС (9–445 км от устья) в конце лета (август–сентябрь) в 2015 и 2022 гг. Результаты работ в 2022 г. частично опубликованы [18, 19]. В 2015 г. сбор проб проводили на 9, а в 2022 г. – на 11 створах у обоих берегов реки на глубинах до 1,5 м. В качестве пробоотборников использовали скребки (гидробиологический и Дулькейта) и рамки с площадью захвата 1/7–1/18 м². Всего собраны и обработаны 72 количественные пробы зообентоса. Сбор и камеральную обработку материала проводили согласно общепринятым методическим рекомендациям [20, 21]. При анализе структуры сообщества рассчитывали долю каждого вида (таксона) в общей численности и биомассе бентоса. Далее использовали классификацию Чельцова-Бебутова в модификации В. Я. Леванидова: доминанты – 15 % и более, субдоминанты – 5,0–14,9 %, второстепенные виды – 1,0–4,9 %. Индекс видового разнообразия Шеннона (H') рассчитывали по численности беспозвоночных.

Все полученные результаты статистически обработаны с использованием пакета программ EXCEL и SPSS. В связи с отклонением данных от нормального распределения во всех анализируемых выборках применены непараметрические методы статистики. При сравнении выборок использовали U-критерий Манна – Уитни и критерий Вилкоксона. Нулевую гипотезу о тождественности законов распределения выборок случайных величин отвергали при $p < 0,05$. В табличном материале совокупные данные представлены в виде средних арифметических со стандартной ошибкой.

Результаты

На исследованном участке р. Ангары биотопы зообентоса представлены преимущественно галечно-песчаным грунтом с разной

степенью заиливания, локально отмечены мягкие фракции грунта (ил, заиленный песок). Макрофиты (погруженные и полупогруженные) произрастали практически по всей береговой линии, степень их развития – от единичных до сплошных. Таким образом, сообщества зообентоса в условиях развития высшей водной растительности характеризуются как фитофильные, по типу грунта – от псаммофилных и пелофильных до псаммолитореофильных и литореофильных.

Бентофауна р. Ангары носила гаммаридно-хириномидный характер, при этом доля гомотопных беспозвоночных составляла свыше 60 %. В составе бентоса имеются представители двух генетических групп: широко распространенной палеарктической гидрофауны и байкальской, проникающей в Ангару из озера. Из числа байкальских иммигрантов обнаружены 7 видов амфипод и хириномиды *Diamesa baicalensis* Tshernovskij.

В 2015 г. в донной фауне зарегистрировано 75 видов и таксонов более высокого ранга (табл. 1). Наибольшее видовое богатство отме-

чено среди хириномид – 19 видов, из них 13 относятся к подсемейству Chironominae. Вторую позицию занимали ручейники – 15 видов, поденки и олигохеты – по 10 видов. В состав совокупной группы «прочие» вошли редкие и малочисленные таксоны: веснянки, стрекозы, двукрылые (исключая хириномид), пиявки, водяные клещи, жуки и клопы.

В 2022 г. в зообентосе р. Ангары выявлено 87 видов и таксонов более высокого ранга (табл. 1). Наибольшее количество видов (37) выявлено среди хириномид, из них 17 относятся к подсемейству Orthoclaadiinae и 19 – к подсемейству Chironominae. Второе место по качественному разнообразию принадлежало ручейникам – 10 видов. Поденки и олигохеты представлены 8 видами, амфиподы – 7 видами. Среди «прочих» таксономических групп (нематоды, пиявки, планарии, ногохвостки, веснянки) выявлено по 1–3 вида.

Количество видов беспозвоночных в пробах в оба года исследования в среднем составило 14–15, индекс видового разнообразия Шеннона – 2,3 бит/экз. (табл. 1).

Таблица 1

Структурные характеристики донных сообществ в низовье Ангары

Table 1

Structural characteristics of benthic communities in the lower reaches of the Angara River

Показатели	2015 г.	2022 г.
Общее число видов	75	87
Число видов в пробе	13,5 ± 1,1	14,6 ± 0,9
Общее число видов хириномид	19	37
Число видов хириномид в пробе	4,0 ± 0,5	6,0 ± 0,6
Число видов ЕРТ*	27	19
Число видов ЕРТ в пробе	4,3 ± 0,4	1,4 ± 0,2
Индекс Шеннона, бит/экз.	2,3 ± 0,1	2,3 ± 0,1

П р и м е ч а н и е: * ЕРТ – Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera.

Амфиподы в Ангаре распространены повсеместно и массово, при этом главенствуют *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus* sp. В 2022 г. в числе доминантов зафиксирован также *Philolimnogammarus viridis* (Dybowsky, 1874). Регулярно встречалась *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858), остальные виды амфипод (*Micruropus wohli* Dybowsky, *Ph. cyaneus* Dybowsky и *Eulimnogammarus verrucosus* Gerstfeldt) отмечались эпизодически.

В хириномидном сообществе наиболее многочисленными популяциями образовывал *Microtendipes pedellus* (De Geer, 1776), в 2022 г. к нему добавилась *Micropsectra* гр. *praecox*. Другие виды хириномид попадали в число доминантов лишь эпизодически. В 2015 г. часто встречались *Stictochironomus* sp., *Polypedilum scalaenum*

Schrank, pp. *Cricotopus* и *Orthocladus*. В 2022 г. хириномидные сообщества были представлены разнообразнее. В верховье исследованного участка на заиленном грунте высокой численности достигали *Sergentia* гр. *coracina*, *Diplocladius cultriger* Kieffer, *Paracladius conversus* Walker, *Pseudodiamesa* гр. *nivosa*, *Chironomus* sp. Ниже по течению среди доминантов и субдоминантов отмечены *Pagastia orientalis* Tshernovskiy, *Prodiamesa olivacea* Meigen, *Epoicocladus flavens* Malloch, *Tanytarsus pallidicornis* Walker, *Cladotanytarsus* гр. *mancus*, *Polypedilum scalaenum* Schrank и представители родов *Cricotopus* и *Orthocladus*. Количество видов хириномид в пробах в 2015 г. составило в среднем 4 и увеличилось в 2022 г. до 6 (табл. 1).

Поденки и ручейники играли заметную роль в зообентосе Ангары, лидирующие позиции стабильно занимали поденки *Ephemera sachalinensis* Matsumura и ручейники *Apatania zonella* Zetterstedt. В 2015 г. регулярно встречались ручейники *Molanna angustata* Curtis, *Athripsodes cinereus* Curtis, представители родов *Mystacides*, *Oecetis* и *Goera*. Среди поденок эпизодически отмечались скопления *Caenis horaria* Linne, *Heptagenia sulfurea* O. F. Müller и *Potamathus luteus* Linne. В 2022 г. совместная встречаемость поденок и ручейников снизилась со 100 до 64 %, а число их видов в пробах – в среднем с 4,3 до 1 (см. табл. 1). Помимо доминантов в 2022 г. в пробах неоднократно отмечались лишь ручейники *Pseudostenophylax sp.* и *Goera sp.*

Олигохеты являлись постоянными обитателями донных биотопов Ангары. Их встречаемость в 2015 г. составила 75 %, а в 2022 г. – 86 %. Наиболее многочисленные скопления образовывали *Tubifex tubifex* (O. F. Müller, 1773), *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede и *Lumbriculus variegatus* (O. F. Müller, 1773). Кроме того, эпизодически фиксировалось высокое представительство *Eiseniella tetraedra* Savigny, *Uncinaxis uncinata* Levinsen, 1884 и *Stylodrilus heringianus*

Claparede. Регулярно в пробах встречалась *Spirosperma ferox* Eisen.

Встречаемость «прочих» обитателей дна составляла свыше 71 %. Наиболее частыми являлись двукрылые представители семейств Ceratopogonidae и Limoniidae.

Основу численности и биомассы зообентоса Ангары составляли амфиподы (рис. 1). В 2015 г. они приносили около 50 %. На второстепенных ролях по вкладу в общую численность располагались поденки (18 %) и хирономиды (13 %); по вкладу в общую биомассу – моллюски (22 %) и поденки (15 %). Доля остальных бентонтов в 2015 г. не в среднем превышала 9 % (олигохеты).

В 2022 г. доля хирономид в общей численности увеличилась в 2,5 раза (с 13 до 32 %). При этом заметно снизилась доля индикаторных таксонов, чувствительных к загрязнению: поденок – в 18 раз, ручейников – в 5 раз, моллюсков (брюхоногих и двустворчатых) – в 6 раз (рис. 1). Вслед за численностью произошли изменения и в структуре биомассы зообентоса. Доля амфипод в общей биомассе увеличилась с 46 до 66 %, а хирономид – с 2 до 11 % (т.е. в 5 раз); при этом вдвое снизилась доля поденок и моллюсков (рис. 1).

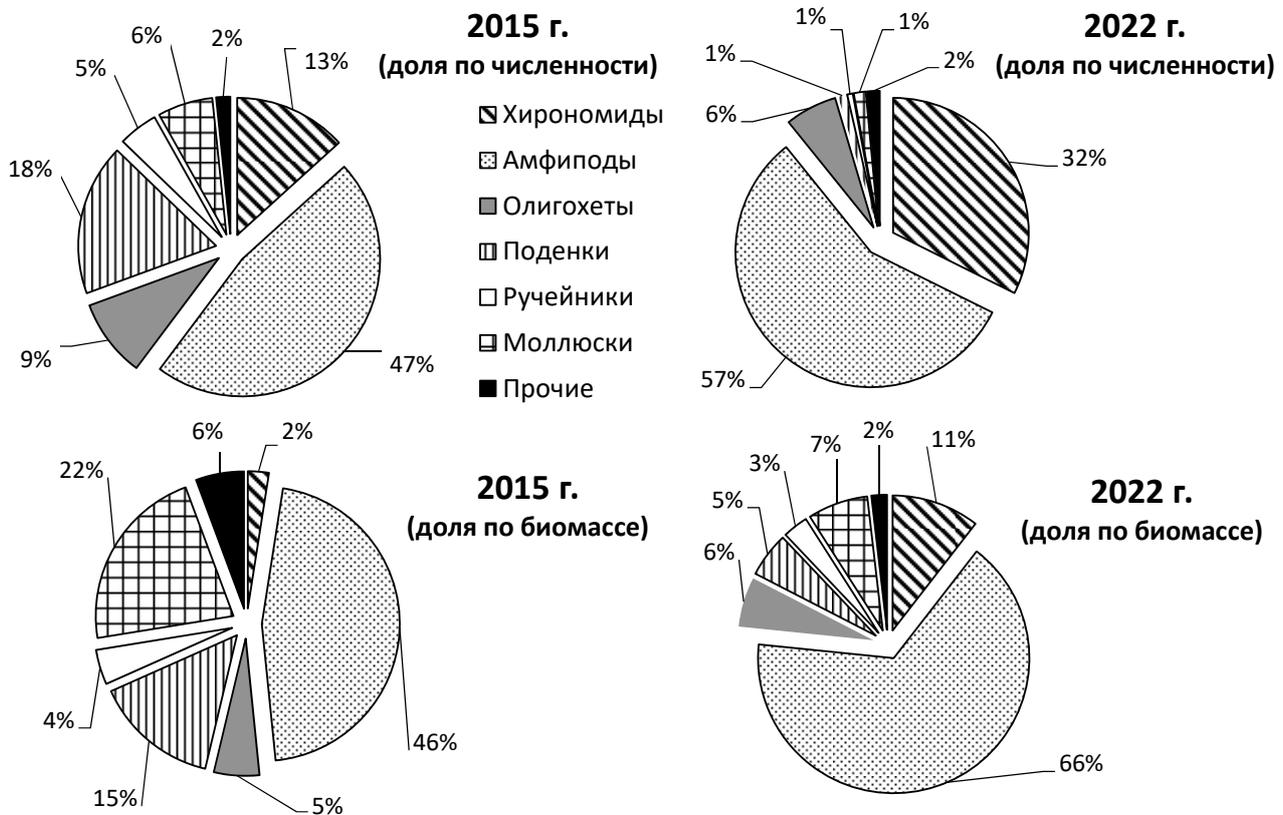


Рис. 1. Структурообразующие комплексы зообентоса (% численности и биомассы) в р. Ангаре в 2015 и 2022 гг.

Fig. 1. Structure-forming complexes of zoobenthos (% of abundance and biomass) in the Angara River in 2015 and 2022

Статистический анализ данных подтвердил достоверность выявленных межгодовых различий для численности и биомассы амфипод, поденок и моллюсков, а также для численности хирономид, ручейников и общей численности зообентоса.

Сравнительный анализ абсолютных значений численности и биомассы основных групп

зообентоса продемонстрировал схожую динамику (табл. 2). По прошествии 7 лет численность хирономид увеличилась почти в 4 раза, амфипод – почти в 2 раза. Количество ручейников снизилось примерно в 5 раз, моллюсков – в 3 раза, а поденок – в 12 раз. При этом общий уровень численности бентофауны увеличился незначительно – всего в 1,5 раза.

Таблица 2

Численность и биомасса основных групп зообентоса в р. Ангаре

Table 2

The number and biomass of the main groups of zoobenthos in the Angara River

Группы зообентоса	Численность, экз./м ²			Биомасса, г/м ²		
	2015 г.	2022 г.		2015 г.	2022 г.	
Хирономиды	265 ± 78	950 ± 264	↑3,6	0,34 ± 0,13	1,61 ± 0,68	↑4,7
Амфиподы	940 ± 190	1670 ± 199	↑1,8	6,39 ± 1,22	10,2 ± 1,34	↑1,6
Олигохеты	184 ± 56	182 ± 62		0,74 ± 0,41	0,92 ± 0,27	
Поденки	358 ± 77	29 ± 8	↓12	2,03 ± 0,41	0,82 ± 0,23	↓2,5
Ручейники	93 ± 23	20 ± 4	↓4,7	0,57 ± 0,14	0,47 ± 0,14	
Моллюски	130 ± 31	42 ± 8	↓3	3,05 ± 0,72	1,11 ± 0,34	↓2,7
Прочие	33 ± 5	44 ± 8		0,79 ± 0,35	0,28 ± 0,09	
Общее	2002 ± 231	2907 ± 311	↑1,5	13,9 ± 1,32	14,6 ± 1,59	

Изменения биомассы наиболее всего затронули семейство хирономид – произошло увеличение примерно в 5 раз. Кроме того, биомасса амфипод возросла в 1,6 раз, а поденок и моллюсков напротив снизилась в 2,5 и 2,7 раз соответственно (см. табл. 2). При этом общая биомасса бентоса осталась на прежнем уровне.

Обсуждение

В настоящее время вследствие наличия каскада ГЭС Ангара практически утратила свой первоначальный облик крупной порожистой реки с быстрым течением, и на протяжении большей части русла превращена в серию водохранилищ. Смена речного режима на озерный, произошедшая в водохранилищах, интенсивный размыв их берегов неизбежно приводят к трансформации сообществ гидробионтов, в том числе фауны донных биоценозов. При наполнении водохранилищ происходит постепенная смена реофильных сообществ беспозвоночных на лимнофильные [22, 23]. Во всех водохранилищах Ангары, независимо от времени их возникновения, ведущие группы бентоса одни и те же: хирономиды, олигохеты, амфиподы, моллюски. Роль оксиреофильных организмов (поденки, веснянки, ручейники, мошки и др.) в водохранилищах существенно снижается. По мере удаления от Байкала его влияние ослабевает, видовое богатство байкальских эндемиков снижается [22].

В настоящее время в донной фауне нижнего не зарегулированного участка Ангары доминируют амфиподы байкальского происхождения, составляющие 57 и 66 % общей численности и биомассы соответственно. Известно, что ракообразные являются одними из самых активных гидробионтов, расселяющихся за пределы естественных ареалов. Озеро Байкал не имеет аналогов среди континентальных водоемов мира по таксономическому разнообразию фауны амфипод. Ангара исторически служит донором эндемичной байкальской фауны, проникающей в р. Енисей [9]. Еще в IX в. Б. Дыбовский впервые установил, что амфиподы байкальского происхождения распространяются от Байкала до среднего течения Ангары [24], а Е. Ф. Гурьянова нашла первые формы байкальских амфипод в Енисее [25]. В настоящее время они добрались и до Верхнего Енисея, где активно заселили участок ниже Саяно-Шушенского водохранилища в зонах массового произрастания макрофитов [26]. При этом количественное преимущество в Енисее и Ангаре имел *G. fasciatus*, который является эврибионтным видом и обладает высокими адаптивными свойствами, что способствовало его удачному акклиматизированию в 22 водоемах на Европейской части России, на Урале, в Сибири и Казахстане с целью обогащения кормовой базы рыб [27]. Наряду с *G. fasciatus* в низовье Ангары главенствовал *Micruropus sp.*, однако в Енисее он распространился лишь ниже устья Ангары и в небольшом количестве [26].

Другой байкальский эндемик *Ph. viridis*, который входит в тройку лидеров среди амфипод в низовье Ангары, расселился вплоть до дельты Енисея [28]. Однако большей численности он достигал на участках Верхнего Енисея, вероятно, из-за тяготения к каменисто-галечным грунтам, омываемым быстрым течением [26].

В целом, зообентос в низовье Ангары имеет схожие черты с донной фауной Енисея на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья Ангары [3, 15, 29]. В частности, оба водотока характеризуются массовым развитием амфипод (*G. fasciatus*, *Ph. viridis*) и хирономид (*M. pedellus*, *M. sp. praecox*, *Stictochironomus sp.*, *Chironomus sp.*, *P. olivacea*, *P. orientalis*, представители родов *Sergentia*, *Polypedilum*, *Cricotopus*, *Orthocladius*). В зообентосе обеих рек среди поденок доминирует *E. sachalinensis*, а среди ручейников – *Apatania*. Общие количественные показатели донной фауны также вполне согласуются: численность составляет около 3 тыс. экз./м² при биомассе 10,5 г/м² в Енисее и 14,6 г/м² в Ангаре [15]. Однако различия заключаются в соотношении структурообразующих таксонов. В Енисее в 2015 г. доминировали хирономиды (58 % общей численности), амфиподы добавляли 35 % [15]. В Ангаре, напротив, амфиподы составляют 57 %, а хирономиды лишь 32 % общей численности.

Более ранние исследования донной фауны в низовье Ангары выполнялись в 2002–2003 гг. на участке 315–705 км от устья в связи с планируемым сооружением Богучанской ГЭС [13]. Отмечалось, что основу зообентоса тогда составляли амфиподы, а доля поденок и ручейников возрастала ниже Гороховой шиверы (545–538 км от устья). На участке (299–445 км от устья), совпадающем с нашими исследованиями, общая численность зообентоса в среднем не превышала 2,5 тыс. экз./м², а биомасса – 8 г/м². По прошествии 20 лет, согласно нашим исследованиям, численность увеличилась незначительно (до $3,2 \pm 0,4$ тыс. экз./м²), а биомасса выросла вдвое (до $16,1 \pm 1,9$ г/м²) [18]. При этом число видов ручейников снизилось с 16 до 10, а поденок – с 13 до 8.

Согласно нашим данным, в последствии произошла существенная перестройка донных сообществ, которую можно трактовать как негативную с точки зрения экологического состояния реки. Общий тренд изменений направлен на увеличение численности толерантных бентонтов (хирономид и амфипод) и снижение индикаторных таксонов, чувствительных к загрязнению (поденок, веснянок, ручейников, моллюсков). Одной из возможных причин произошедшей трансформации, вероятно, является

негативное влияние Богучанской ГЭС и водохранилища, наполнение которого началось в 2012 г., а в июле 2015 г. станция вышла на проектный уровень производства.

Аналогичные изменения в донных сообществах происходят во многих водотоках после зарегулирования [5, 6, 30]. Так, непосредственно в Ангаре в нижнем бьефе Иркутской ГЭС около плотины зафиксированы все основные группы зообентоса, в том числе поденки и веснянки, однако далее вниз по течению из структуры макрозообентоса выпадало значительное количество групп, а поденки, веснянки и ручейники, являющиеся надежным показателем чистой воды, встречались крайне редко [31].

После зарегулирования Красноярской ГЭС из донной фауны практически исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилось число видов и количество ручейников и поденок. В то же время произошел рост общих количественных показателей бентоса, обусловленный распространением байкальских амфипод вверх по течению Енисея, а также массовым развитием хирономид и олигохет [3, 29]. Еще в 1970-е гг. на участке г. Красноярск – устье р. Ангары отмечалось увеличение доли олигохет в биомассе зообентоса в 15 раз, а гаммарид и хирономид – в 5–6 раз по сравнению с 1940–1950 гг. В то же время доля ручейников, поденок и веснянок в зообентосе реки снизилась в 2–5 раз [32]. Анализ временной динамики указывает на продолжающееся увеличение биомассы зообентоса Енисея, особенно на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары [3].

Причины увеличения биопродуктивности рек после зарегулирования известны – это повышение трофности, т.е. обогащение водной толщи биогенными элементами [11, 30, 33]. Так, поток биогенов и органического вещества в Енисее увеличился более чем в 2 раза, что стимулировало развитие фитопланктона и обусловило повышение трофности водотока [33]. Аналогичная картина наблюдалась и на исследованном нами нижнем участке Ангары, где количественные показатели планктонных сообществ увеличились после зарегулирования вследствие стока озерного планктона из Богучанского водохранилища [19].

Органику, поступающую из водохранилищ и дополнительно привнесенная сточными водами, является субстратом для развития ряда бентических организмов, таких как олигохеты, некоторые хирономиды, гаммариды. В каскаде ангарских водохранилищ происходит кумулятивный эффект [11]. В каждом последующем водохранилище увеличивается минерализация вод, нарастают запасы биогенов, уменьшается

прозрачность и концентрация растворенного кислорода в придонных слоях, возникают анаэробные сероводородные зоны, нарастает лимнофильность водных масс по сравнению с материнской рекой. Повышение концентраций биогенов и органических веществ в воде водохранилищ обусловлено поступлением их из затопленных пород, почв и растительности. Замыкающее каскад Богучанское водохранилище является реципиентом постепенно накапливающихся изменений и оказывает прямое воздействие на гидрохимический и гидробиологический режимы ниже расположенного речного русла Ангары.

Заключение

Сообщества зообентоса в низовье р. Ангары развивались на галечно-песчаных грунтах с разной степенью заиливания и покрытия водной растительностью. Бентофауна носила гаммаридно-хириноmidный характер с преимущественным развитием гомотопных животных. В 2015 г., когда выше стоящая Богучанская ГЭС вышла на проектный уровень, в донной фауне зарегистрировано 75 видов и таксонов при наибольшем видовом богатстве хириноmid. По прошествии 7 лет работы Богучанской ГЭС

видовой состав бентонтов расширился до 87 таксонов за счет ранее не встречавшихся видов хириноmid, однако видовое богатство ручейников и поденок, напротив, снизилось. Кроме того, выявлена трансформация структурной организации зообентоса, выраженная в увеличении доли хириноmid и снижении доли поденок, ручейников и моллюсков в общей численности. Вслед за численностью произошли изменения и в структуре биомассы зообентоса: увеличилась доля хириноmid и амфипод. В итоге к 2022 г. численность хириноmid увеличилась в 4 раза, амфипод – в 2 раза. Количество поденок снизилось в 12 раз, ручейников – в 5, моллюсков – в 3 раза. Аналогичная динамика выявлена и для биомассы структурообразующих таксонов: увеличение хириноmid и амфипод и снижение поденок и моллюсков. Таким образом, общий тренд трансформации направлен на увеличение численности толерантных бентонтов (хириноmid и амфипод) и снижение индикаторных таксонов, чувствительных к загрязнению (поденок, веснянок, ручейников, моллюсков). Одной из причин произошедшей трансформации является влияние Богучанского водохранилища, воды которого увеличивают трофность нижнего бьефа, что в свою очередь стимулирует развитие ряда бентических организмов, таких как олигохеты, хириноmidы, гаммариды.

Список литературы

1. Яныгина Л. В. Особенности многолетней динамики зообентоса на зарегулированном участке реки Оби // Журнал Сибирского федерального университета. Сер.: Биология. 2016. № 9. С. 427–440. doi: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-427-440
2. Кожова О. М., Ербаева Э. А. Биологические последствия зарегулирования р. Ангары // Охрана речных вод Сибири. Новосибирск : Наука, 1982. С. 182–189.
3. Андрианова А. В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
4. Santos R. M. B., Sanches Fernandes L. F., Cortes R. M. V. [et al.]. Integrative assessment of river damming impacts on aquatic fauna in a Portuguese reservoir // Science of the Total Environment. 2017. Vol. 601–602. P. 1108–1118. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.05.255
5. Mihalic J. E. Seasonal effects of a hydropowering dam on a downstream benthic macroinvertebrate community // River Research and Applications 2019. Vol. 35, iss. 6. P. 714–724. doi: 10.1002/rra.3434
6. Zhang H., Zhu Ch., Mo K. [et al.]. Dam cascade alters taxonomic composition of benthic macroinvertebrate community in upper Yangtze River // River Research and Applications. 2021. Vol. 37, iss. 8. P. 1070–1079. doi: 10.1002/rra.3787
7. Wei M., Huang S., Li L. [et al.]. Evolution of water quality and biota in the Panjiakou Reservoir, China as a consequence of social and economic development: implications for synergies and trade-offs between Sustainable Development Goals // Sustainability Science. 2022. Vol. 17. P. 1385–1404. doi: 10.1007/s11625-021-01046-2
8. Shaparev N. Ya., Andrianova A. V. The Yenisei River in Terms of Sustainable Water Management // Geography and Natural Resources. 2018. Vol. 39 (4). P. 307–315. doi: 10.1134/S1875372818040030
9. Грезе И. И. Гидробиология низовьев р. Ангары // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. М. : Изд-во АН СССР, 1953. Т. 5. С. 203–211.
10. Баикалова А. Я. Об амфиподах р. Ангары. Труды Байкальской лимнологической станции. Л. : Изд-во АН СССР, 1957. Т. 15. С. 377–387.
11. Воробьева С. С., Стрижова Т. А., Земская Т. И. Современное состояние и прогноз формирования ангарских водохранилищ // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск : Наука, 1986. С. 159–164.
12. Boulion V. V., Sirotskii S. E. Biological productivity of the Boguchanskoe reservoir: modeling and prediction // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42 (4). P. 361–370. doi: 10.1134/S1062359015040020

13. Бажина Л. В., Клеуш В. О. Макрозообентос Красноярской акватории реки Ангара до наполнения водохранилища Богучанской ГЭС // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 66–77.
14. Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири : аналит. обзор // ГПНТБ СО РАН. Сер. Экология. Вып. 85. 2007. 87 с.
15. Андрианова А. В., Дербинева Е. В., Гадинов А. Н. [и др.] Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 45. С. 142–163. doi: 10.17223/19988591/45/8
16. Ербаева Э. А., Сафронов Г. П. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) реки Ангары и ее водохранилищ // Евразийский энтомологический журнал. 2004. № 3 (4). С. 325–332.
17. Корытный Л. М. Реки Красноярского края. Красноярск : Красноярское кн. изд-во, 1991. 157 с.
18. Андрианова А. В. Донная фауна и оценка экологического состояния нижнего участка р. Ангары // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. 2023. Т. 43. С. 39–58. doi: 10.26516/2073-3372.2023.43.39 EDN: AGFNGX
19. Андрианова А. В., Спицына Т. П., Пономарева Ю. А. [и др.]. Современное состояние гидробиологических сообществ в низовье реки Ангары // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Сер.: Естественные и Технические Науки. 2023. № 8. С. 7–13. doi: 10.37882/2223-2982.2023.08.01 EDN: FMVEUF
20. Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России : метод. пособие. М. : Изд-во ВНИРО, 2003. 95 с.
21. РД 52.24.309-2016. Руководящий документ. «Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши» (утв. Росгидрометом 8.12.2016). 2016. 104 с.
22. Ербаева Э. А. Изменение макрозообентоса при зарегулировании Ангары // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск : Наука, 1986. С. 165–170.
23. Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод : монография / под ред. акад. А. Ф. Алимова, д-ра биол. наук М. Б. Ивановой; отв. за вып. проф. З. Г. Гольд. Красноярск : Сибирский федеральный ун-т, 2008. 538 с.
24. Камалтынов Р. М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaridea) Ангары и Енисея // В кн. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. Новосибирск : Наука, 2009. С. 293–325.
25. Гурьянова Е. Ф. К фауне Crustacea – Malacostraca устьев р. Енисея // Российский гидробиологический журнал. 1929. Т. 8, № 10–12. С. 285–298.
26. Andrianova A. V., Yakubailik O. E., Shan'ko Y. V. Modern data on the spatial distribution of the baikal amphipods in the Yenisei River and their visualization in the geoinformational web system // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9, № 4. P. 299–312. doi: 10.1134/S2075111718040021
27. Yanygina L. V. Spatial distribution of *Gmelinoides fasciatus* Steb. in thermally polluted water (Belovo Reservoir, Southwest Siberia) // International Journal of Environmental Research. 2015. Vol. 9 (3). P. 877–884. EDN: UQRYXX
28. Еремина М. В. Таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса реки Енисей в районе Вороговского многоостровья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8 (2). doi: 10.21685/2500-0578-2023-2-3
29. Гадинов А. Н. Структура зообентоса нижнего бьефа р. Енисей до и после строительства плотины Красноярской ГЭС // Проблемы использования и охраны природных ресурсов центральной Сибири. КНИИГиМС, 2007. Вып. 9. С. 106–108.
30. Zhao Weihua, Wang Haijun, Wang Hongzhu [et al.]. Macroinvertebrates in the bed sediment of the Yellow River // International Journal of Sediment Research. 2011. Vol. 26, № 3. P. 255–268. doi: 10.1016/S1001-6279(11)60093-0
31. Зиновьев В. П. Влияние антропогенных факторов на гидробионтов реки Ангары в районе Иркутск – Свирск // Гидробиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск : ИГУ им. А. А. Жданова, 1981. С. 121–124.
32. Комлев В. Г. Количественные изменения зообентоса р. Енисей на участке г. Красноярск – устье р. Ангары // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 2: Элементы биотического круговорота : тез. докл. к V Всесоюзному лимнологическому совещанию (2–4 сент. 1981 г., Лиственничное на Байкале). Иркутск, 1981. С. 138–139.
33. Сороковикова Л. М., Башенхаева Н. В. Евтрофирование и качество воды Енисея // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.

References

1. Yanygina L.V. Features of long-term dynamics of zoobenthos in a regulated section of the Ob River. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Ser.: Biologiya* = Journal of Siberian Federal University. Biological series. 2016;(9):427–440. (In Russ.). doi: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-427-440
2. Kozhova O.M., Erbaeva E.A. Biological consequences of the Angara River regulation. *Okhrana rechnykh vod Sibiri* = Protection of river waters in Siberia. Novosibirsk: Nauka, 1982:182–189. (In Russ.)
3. Andrianova A.V. Dynamics of development of the Yenisei zoobenthos in the downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal. Biology. 2013;(1):74–88. (In Russ.)

4. Santos R.M.B., Sanches Fernandes L.F., Cortes R.M.V. et al. Integrative assessment of river damming impacts on aquatic fauna in a Portuguese reservoir. *Science of the Total Environment*. 2017;601–602:1108–1118. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.05.255
5. Mihalicz J.E. Seasonal effects of a hydropeaking dam on a downstream benthic macroinvertebrate community. *River Research and Applications*. 2019;35(6):714–724. doi: 10.1002/rra.3434
6. Zhang H., Zhu Ch., Mo K. et al. Dam cascade alters taxonomic composition of benthic macroinvertebrate community in upper Yangtze River. *River Research and Applications*. 2021;37(8):1070–1079. doi: 10.1002/rra.3787
7. Wei M., Huang S., Li L. et al. Evolution of water quality and biota in the Panjiakou Reservoir, China as a consequence of social and economic development: implications for synergies and trade-offs between Sustainable Development Goals. *Sustainability Science*. 2022;17:1385–1404. doi: 10.1007/s11625-021-01046-2
8. Shaparev N.Ya., Andrianova A.V. The Yenisei River in Terms of Sustainable Water Management. *Geography and Natural Resources*. 2018;39(4):307–315. doi: 10.1134/S1875372818040030
9. Greze I.I. Hydrobiology of the lower reaches of the Angara River. *Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva* = Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1953:5:203–211. (In Russ.)
10. Bazikalova A.Ya. On the amphipods of the Angara River. *Trudy Baykal'skoy limnologicheskoy stantsii* = Proceedings of the Baikal limnological station. Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1957;15:377–387. (In Russ.)
11. Vorob'eva S.S., Strizhova T.A., Zemskaya T.I. Current state and forecast of the formation of Angara reservoirs. *Prognozirovanie ekologicheskikh protsessov* = Forecasting environmental processes. Novosibirsk: Nauka, 1986:159–164. (In Russ.)
12. Boulion V.V., Sirotskii S.E. Biological productivity of the Boguchanskoe reservoir: modeling and prediction. *Biology Bulletin*. 2015;42(4):361–370. doi: 10.1134/S1062359015040020
13. Bazhina L.V., Kleush V.O. Macrozoobenthos of the Krasnoyarsk water area of the Angara River before filling the reservoir of the Boguchanskaya HPP. *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova* = Readings in memory of V.Ya. Levanidov. 2014;(6):66–77. (In Russ.)
14. Bezmaternykh D.M. Zoobenthos as an indicator of the ecological state of aquatic ecosystems in Western Siberia: analytical review. *GPNTB SO RAN. Ser. Ekologiya* = Ecological series. 2007;(85):87. (In Russ.)
15. Andrianova A.V., Derbineva E.V., Gadinov A.N. et al. Food supply and fish productivity potential of the Yenisei basin (upper and middle reaches). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal. Biology. 2019;(45):142–163. (In Russ.). doi: 10.17223/19988591/45/8
16. Erbaeva E.A., Safronov G.P. Chironomidae (Diptera, Chironomidae) of the Angara River and its reservoirs. *Evraziatskiy entomologicheskii zhurnal* = Eurasian Entomological Journal. 2004;(3):325–332. (In Russ.)
17. Korytnyy L.M. *Reki Krasnoyarskogo kraya* = Rivers of the Krasnoyarsk Territory. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe kn. izd-vo, 1991:157. (In Russ.)
18. Andrianova A.V. Bottom fauna and assessment of the ecological state of the lower section of the Angara River. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya. Ekologiya* = Bulletin of Irkutsk State University. Biology. Ecology. 2023;43:39–58. (In Russ.). doi: 10.26516/2073-3372.2023.43.39
19. Andrianova A.V., Spitsyna T.P., Ponomareva Yu.A. et al. Current state of hydrobiological communities in the lower reaches of the Angara River. *Sovremennaya nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki. Ser.: Estestvennye i Tekhnicheskie Nauki* = Modern science: current problems of theory and practice. Series: Natural and Technical Sciences. 2023;(8):7–13. (In Russ.). doi: 10.37882/2223-2982.2023.08.01
20. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dal'nego Vostoka Rossii: metod. posobie* = Methodological recommendations for collecting and identifying zoobenthos during hydrobiological studies of watercourses in the Russian Far East: study guide. Moscow: Izd-vo VNIRO, 2003:95. (In Russ.)
21. RD 52.24.309-2016. *Rukovodyashchiy dokument. «Organizatsiya i provedenie rezhimnykh nablyudeniy za sostoyaniem i zagryazneniem poverkhnostnykh vod sushi» (utv. Rosgidrometom 8.12.2016)* = Guiding document. “Organization and conduct of routine observations of the state and pollution of land surface waters” (enacted by Roshydromet). 2016:104. (In Russ.)
22. Erbaeva E.A. Changes in macrozoobenthos during regulation of the Angara River. *Prognozirovanie ekologicheskikh protsessov* = Forecasting environmental processes. Novosibirsk: Nauka, 1986:165–170. (In Russ.)
23. *Krasnoyarskoe vodokhranilishche: monitoring, biota, kachestvo vod: monografiya. Pod red. akad. A.F. Alimova, d-ra biol. nauk M.B. Ivanovoy; otv. za vyp. prof. Z.G. Gol'd* = Krasnoyarsk reservoir: monitoring, biota, water quality: monograph. Edited by A.F. Alimov, M.B. Ivanova, Z.G. Gold. Krasnoyarsk: Sibirskiy federal'nyy un-t, 2008:538. (In Russ.)
24. Kamaltynov R.M. Higher crustaceans (Amphipoda: Gammaride) of the Angara and Yenisei. *Annotirovannyi spisok fauny ozera Baykal i ego vodosbornogo basseyna. T. II: Vodoemy i vodotoki yuga Vostochnoy Sibiri i Severnoy Mongolii. Kn. 1* = An annotated list of the fauna of Lake Baikal and its drainage basin. Vol.I: Reservoirs and watercourses of the south of Eastern Siberia and Northern Mongolia. Book 1. Novosibirsk: Nauka, 2009:293–325. (In Russ.)
25. Gur'yanova E.F. On the fauna of Crustacea – Malacostraca in the mouth of the Yenisei River. *Rossiyskiy gidrobiologicheskii zhurnal* = Russian hydrobiological journal. 1929;8(10–12):285–298. (In Russ.)

26. Andrianova A.V., Yakubailik O.E., Shan'ko Y.V. Modern data on the spatial distribution of the baikal amphipods in the Yenisei River and their visualization in the geoinformational web system. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2018;9(4):299–312. doi: 10.1134/S2075111718040021
27. Yanygina L.V. Spatial distribution of *Gmelinoides fasciatus* Steb. in thermally polluted water (Belovo Reservoir, Southwest Siberia). *International Journal of Environmental Research*. 2015;9(3):877–884.
28. Eremina M.V. Taxonomic composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos of the Yenisei River in the Vorogovskiy multi-string area. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2023;8(2). (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2023-2-3
29. Gadinov A.N. Structure of zoobenthos in the lower reaches of the Yenisei River before and after the construction of the Krasnoyarsk hydroelectric power station dam. *Problemy ispol'zovaniya i okhrany prirodnykh resursov tsentral'noy Sibiri. KNIIGiMS = Problems of use and protection of natural resources of central Siberia. KNIIGiMS*. 2007;(9):106–108. (In Russ.)
30. Zhao Weihua, Wang Haijun, Wang Hongzhu et al. Macroinvertebrates in the bed sediment of the Yellow River. *International Journal of Sediment Research*. 2011;26(3):255–268. doi: 10.1016/S1001-6279(11)60093-0
31. Zinov'ev V.P. The influence of anthropogenic factors on hydrobionts of the Angara River in the Irkutsk - Svirsk region. *Gidrobiologicheskie issledovaniya v Vostochnoy Sibiri = Hydrobiological research in Eastern Siberia*. Irkutsk: IGU im. A.A. Zhdanova, 1981:121–124. (In Russ.)
32. Komlev V.G. Quantitative changes in the zoobenthos of the Yenisei River in the section Krasnoyarsk - the mouth of the Angara River. *Krugovorot veshchestva i energii v vodoemakh. Vyp. 2: Elementy bioticheskogo krugovorota: tez. dokl. k V Vsesoyuznomu limnologicheskomu soveshchaniyu (2–4 sent. 1981 g., Listvenichnoe na Baykale) = Cycle of matter and energy in water bodies. Vol. 2: Elements of the biotic cycle: abstracts from the All-Union Limnological Conference*. Irkutsk, 1981:138–139. (In Russ.)
33. Sorokovikova L.M, Bashenkhaeva N.V. Eutrophication and water quality of the Yenisei waters. *Vodnye resursy = Water resources*. 2000;27(4):498–503. (In Russ.)