

EDN: FFQIJG

УДК 574.5

Influence of the Water Level in the Yenisei River on the Ecosystem of its Anabranch within the City of Krasnoyarsk

**Olga P. Dubovskaya^{*a, b}, Elena S. Kravchuk^a,
Elena A. Ivanova^b, Larisa A. Glushchenko^b,
Svetlana P. Shulepina^b, Olesya V. Anishchenko^a,
Alexander P. Tolomeev^{a, b}, Anton V. Drobotov^a,
Inna I. Morozova^b, Anzhelika S. Perminova^b,
Yuliya D. Anishchenko^a and Igor G. Prokopkin^a**

*^aInstitute of Biophysics SB RAS,
FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 01.08.2023, received in revised form 23.08.2023, accepted 04.09.2023

Abstract. Located within the city of Krasnoyarsk, 35 km downstream of the Krasnoyarsk Hydropower Plant, the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River, on the one hand, is an important recreational water body and, on the other hand, is subject to several types of anthropogenic impact (regulation by a dam, inflow of storm and warm waters, fish farming). These impacts worsen its recreational properties due to excessive growth of macrophytes and metaphytic filamentous algae of the genus *Spirogyra*, causing deterioration of organoleptic and microbiological parameters of water. Natural climatic factors can significantly modify the influence of anthropogenic factors, which is of interest in terms of forecasting and decision-making about the elimination of negative factors. The aim of the present work is to assess the influence of the water level regime of the Yenisei River in the spring–summer period on the anabranch ecosystem by comparing the data for the high-water (2021) and medium-water (2020) years. Hydrophysical, hydrochemical, and hydrobiological measurements were carried out from May to August 2020 and 2021 at locations on the left bank: 1 – upstream of the dam (reference), 2 – downstream of the

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: dubovskaya@ibp.krasn.ru

ORCID: 0000-0003-3185-6322 (Kravchuk E.); 0000-0002-3220-103X (Ivanova E.); 0000-0001-5623-1121 (Glushchenko L.); 0000-0003-3759-0510 (Shulepina S.); 0000-0002-1976-599X (Anishchenko O.); 0000-0002-9124-4566 (Tolomeev A.); 0000-0003-1717-0092 (Morozova I.); 0000-0002-7438-0347 (Anishchenko Yu.)

dam, 3 – opposite the outlet of warm water, 4 – at the beach, downstream of the fish farm. In 2021, water entered the anabranch only from downstream (to locations 4 and 3), since the culverts in the dam body were filled up. In 2021, compared to 2020, the abundance and biomass of phyto- and zooplankton in the regulated section of the anabranch significantly increased, the primary production of plankton increased, but the corresponding parameters of phytoperiphyton and zoobenthos, on the contrary, decreased due to their formation on freshly flooded soils. Metaphyton was absent, but in August, *Spirogyra* began to dominate in the phytoperiphyton biomass. Nitrite ion concentrations in the water increased in the regulated part of the anabranch, and the nitrate ion and total phosphorus concentrations increased at all locations, including the reference location, receiving water from the Krasnoyarsk Reservoir. The plankton “abundance outbreak” observed in 2021 at locations 3 and 4 was caused by the water level in the anabranch remaining high over a long period (one and a half months), which made it possible for the biota to use organic matter and nutrients washed out from the flooded banks; the outbreak was similar to those occurring in the ecotone zones of inputs to the upper parts of reservoirs. The annual increase in the concentrations of mineral forms of nitrogen and total phosphorus at the lower locations compared with other locations was probably due to the eutrophic influence of fish farming.

Keywords: phytoplankton, zooplankton, phytoperiphyton, macrozoobenthos, gross primary production, hydrochemical and hydrophysical characteristics, *Spirogyra* sp., dam, anthropogenic factors.

Acknowledgements. The project “Development of scenarios for managing the recreational potential of the Abakanskaya branch of the Yenisei River in Krasnoyarsk based on monitoring of its ecological state and mathematical modeling” was funded by Krasnoyarsk Regional Fund of Science. The study was partly supported by Federal Tasks for the Institute of Biophysics SB RAS No. 0287–2021–0019.

Citation: Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Shulepina S. P., Anishchenko O. V., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Morozova I. I., Perminova A. S., Anishchenko Yu. D., Prokopkin I. G. Influence of the water level in the Yenisei River on the ecosystem of its anabranch within the city of Krasnoyarsk. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2023, 16(3), 336–362. EDN: FFQIJG



Влияние уровня воды в реке Енисей на экосистему его протоки в черте г. Красноярск

О. П. Дубовская^{а, б}, Е. С. Кравчук^а, Е. А. Иванова^б,
Л. А. Глущенко^б, С. П. Шулепина^б, О. В. Анищенко^а,
А. П. Толмеев^{а, б}, А. В. Дроботов^а, И. И. Морозова^б,
А. С. Перминова^б, Ю. Д. Анищенко^а, И. Г. Прокопкин^а

^аИнститут биофизики СО РАН,
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Расположенная в черте города Красноярск в 35 км ниже Красноярской ГЭС Абаканская протока р. Енисей является, с одной стороны, важным рекреационным водоемом, а с другой стороны, подвержена нескольким типам антропогенного воздействия (зарегулирование дамбой, поступление ливневых и теплых вод, наличие садкового рыбоводного хозяйства), ухудшающего ее рекреационные свойства из-за чрезмерного зарастания макрофитами и скоплений метафитона нитчатой водоросли рода *Spirogyra*, ухудшения органолептических и микробиологических показателей воды. Природные климатические факторы способны существенно модифицировать влияние антропогенных факторов, что представляет интерес в плане прогнозирования и принятия решений по ликвидации негативных явлений. Целью работы является оценка влияния режима уровня воды р. Енисей в весенне-летний период на экосистему протоки через сравнение данных в многоводный (2021) и средневодный (2020) годы. Гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические измерения проводили с мая по август 2020 и 2021 гг. сверху вниз на станциях левобережья: 1 – выше дамбы (фон), 2 – ниже дамбы, 3 – напротив выпуска теплых вод ТЭЦ, 4 – пляж, ниже рыбоводных садков. В 2021 г. вода в протоку поступала только снизу (к ст. 4 и 3), так как водопропускные трубы в теле плотины были засыпаны. В 2021 г., по сравнению с 2020 г., на зарегулированном участке протоки значительно увеличилась численность и биомасса фито- и зоопланктона, возросла первичная продукция планктона, а аналогичные показатели фитоперифитона и зообентоса, напротив, снизились по причине их формирования на свежезалитых грунтах. Метафитон отсутствовал, но в августе спирогира стала доминировать в биомассе фитоперифитона. Концентрации нитрит-иона в воде увеличились в зарегулированной части протоки, а нитрат-иона и общего фосфора – на всех станциях протоки, в том числе и на фоновой, получающей воды из Красноярского водохранилища. Наблюдаемая в 2021 г. «вспышка трофии» в планктоне ст. 3 и 4 обусловлена длительным (полтора месяца) удержанием высокого уровня воды в протоке, позволившем использовать биоте вымываемые из затопленных берегов органические вещества и биогены, и аналогична таковой в экотонных зонах выклинивания подпора водохранилищ. Ежегодное увеличение концентраций минеральных форм азота и общего фосфора на нижних станциях, по сравнению с другими станциями, вероятно, обусловлено эвтрофирующим влиянием садкового рыбоводного хозяйства.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, фитоперифитон, макрозообентос, валовая первичная продукция, гидрохимические и гидрофизические показатели, *Spirogyra* sp., дамба, антропогенные факторы.

Благодарности. Проект «Разработка сценариев управления рекреационным потенциалом Абаканской протоки р. Енисей в г. Красноярске на основе мониторинга ее экологического состояния и математического моделирования» проведен при поддержке Красноярского краевого фонда науки. Работа частично поддержана Государственным заданием для Института биофизики СО РАН № 0287–2021–0019.

Цитирование: Дубовская О.П. Влияние уровня воды в реке Енисей на экосистему его протоки в черте г. Красноярска / О.П. Дубовская, Е.С. Кравчук, Е.А. Иванова, Л.А. Глущенко, С.П. Шулепина, О.В. Анищенко, А.П. Толмеев, А.В. Дроботов, И.И. Морозова, А.С. Перминова, Ю.Д. Анищенко, И.Г. Прокопкин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 336–362. EDN: FFQJIG

Введение

Рекреационные водоемы в черте городов имеют большое значение для отдыха горожан и в целом качества жизни населения, поэтому их состояние вызывает озабоченность городских властей, желающих получить комфортную экологическую среду в городе. С другой стороны, городские водоемы обычно являются объектами не только рекреационного использования, но и других типов антропогенного воздействия, например зарегулирования, загрязнения ливневыми, хозяйственными, промышленными и теплыми стоками, отсыпки и изменения берегов, расположения объектов аквакультуры и т.д. Причем один и тот же водоем может подвергаться одновременно нескольким типам воздействия и/или загрязнения. Все это сопровождается изменениями и нарушениями эволюционно сложившихся биоценозов, уменьшением видового разнообразия, снижением способности экосистем к самоочищению, ухудшению их рекреационных свойств. Например, происходят «цветение» воды цианопрокариотами, «зеленые приливы» спиригиры и других нитчатых водорослей, зарастание макрофитами, что приводит к заиливанию дна, засорению поверхности воды комками метафито-

на, ухудшению запаха, микробиологических показателей воды, гипоксии и т.п. (Gladyshev, Gubelit, 2019; Burford et al., 2020).

Природные климатические факторы, такие как водность (осадки) и температурные условия года (сезона), могут существенно модифицировать влияние и проявления обозначенных антропогенных воздействий. В теплые и маловодные годы известны усиления негативных последствий загрязнения и эвтрофирования, в многоводные – вероятны ослабления (Водохранилища и их воздействие..., 1986; Volotov et al., 2014). Однако конкретные проявления изменения водности года через уровень режим на структурные и функциональные показатели биоты экосистем рекреационных водоемов комплексного воздействия представляют особый интерес в плане прогнозирования негативных явлений и последующего принятия решений по их ликвидации.

На Абаканской протоке р. Енисей в черте города Красноярска располагается один из двух официальных городских пляжей города, и жители занимаются любительским рыболовством, отдыхом на воде, спортивно-оздоровительной активностью в течение всего года. Протока зарегулирована – ее верхняя

часть перекрыта дамбой, в теле которой располагаются построенные в прошлом веке водопропускные сооружения (трубы), которые должны обеспечивать пропуск вод в протоку из основного русла р. Енисей. В протоку поступают ливневые стоки и выведен выпуск теплых вод с ТЭЦ-2. На правом берегу в связи с активным градостроительством и благоустройством изменена береговая линия и рельеф дна. Участок акватории Абаканской протоки используется под садковое рыбное хозяйство. Так что протока подвержена комплексному антропогенному влиянию и на ее акватории наблюдались негативные явления, такие как скопления метафитона из-за чрезмерного развития нитчатой водоросли рода *Spirogyra*, чрезмерное зарастание макрофитами и заиливание зоны пляжа, ухудшение органолептических и микробиологических показателей воды (Отчет..., 2021; Kravchuk et al., 2021).

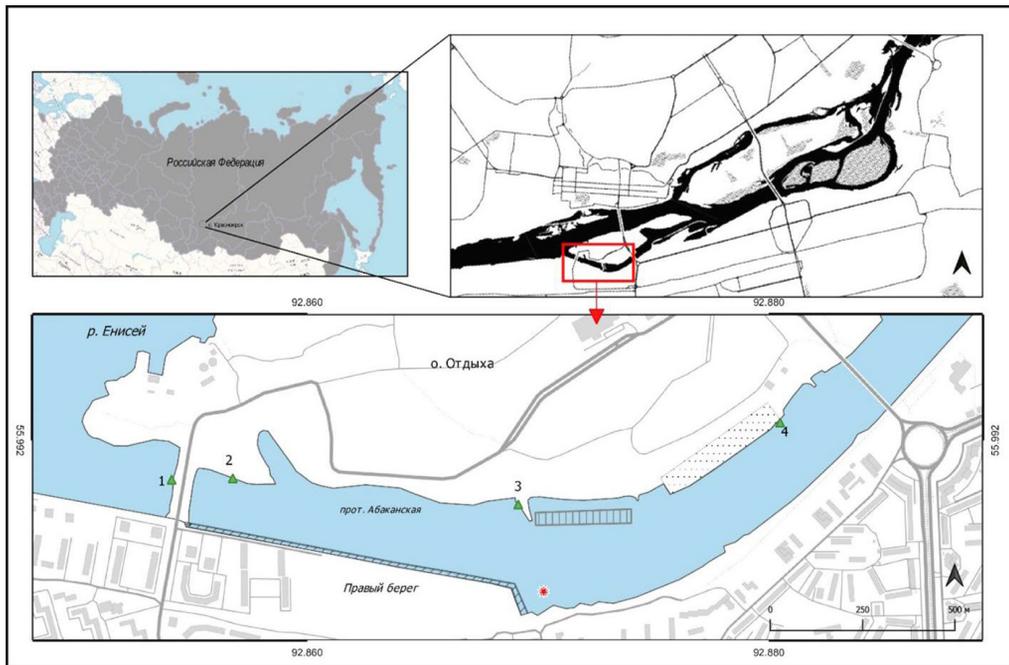
Физические и химические параметры, видовой состав и биомасса фитопланктона, фитоперифитона, зоопланктона, зообентоса и высших водных растений, валовая первичная продукция в протоке в 2018–2019 гг. оценены нами ранее (Kravchuk et al., 2021). Проведен элементный анализ макрофитов и воды (Anishchenko et al., 2023). Гидроэкологические исследования на протоке продолжили в вегетационный сезон 2020 и 2021 гг. Эти годы очень сильно отличались по водности, в связи с чем отличались динамика и объемы попусков воды в р. Енисей из Красноярского водохранилища, находящегося в 35 км выше по течению, а значит и уровенный режим в р. Енисей и протоке. Целью работы является оценка влияния уровня воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС на экосистему протоки и характеристики негативных явлений через сравнение в пространстве протоки структурных и функциональных показателей

биоты в годы с различной водностью – многоводный (2021) и средневодный (2020).

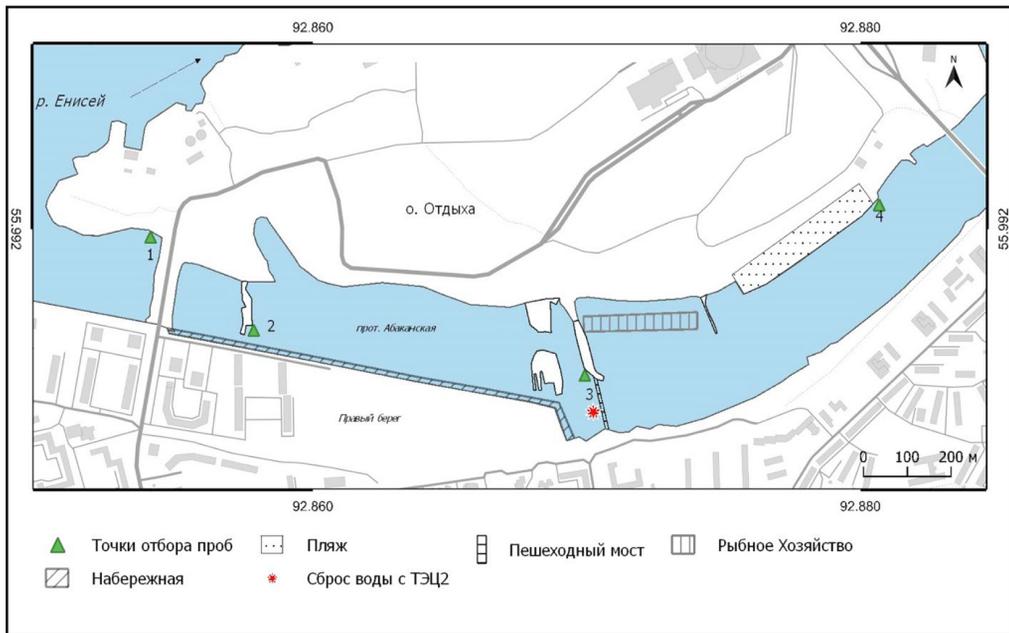
Район и методы исследования

Район исследования

Абаканская протока реки Енисей (55°59' с.ш., 92°51' в.д.) расположена в центре г. Красноярска между о. Отдыха и правым берегом (рис. 1). В верхней части русло протоки перекрывает дамба, по которой проходит автомобильная дорога. Возле правого берега через дамбу проложены две трубы, обеспечивавшие частичный пропуск воды между верхней и основной частями протоки до 2021 г. Измерения скоростей течений вод в Абаканской протоке в 2019 и 2020 гг. показали, что водопропускные сооружения в верхней дамбе работают очень слабо, в протоке, по крайней мере во время летнего вегетационного сезона, реализуется хаотичная разнонаправленная циркуляция вод. Из-за этих явлений естественное самоочищение Абаканской протоки за счет протока вод и выноса в основное русло р. Енисей загрязняющих веществ и биохимических соединений природного и антропогенного происхождения практически отсутствует. В 2020 г. городскими властями на Абаканской протоке был проведен комплекс ремонтно-восстановительных работ: с конца лета к зиме из ее русла были удалены некоторые дюкера и скрыты песчано-гравийные насыпи и острова, которые мешали естественной циркуляции водных масс в протоке, приводя к застаиванию вод. Протока приобрела вид, представленный на рис. 1 А без насыпей и островов, которые видны на рис. 1 В, а также в работе (Kravchuk et al., 2021, рис. 1). Как результат на отдельных участках протоки в значительной степени был изменен рельеф дна (по данным картплоттера с высокой детализацией Garmin Echomap UHD 62cv (Garmin, США)). Основное русло протоки стало глуби-



А



В

Рис. 1. Карта-схема Абаканской протоки р. Енисей в черте г. Красноярска: А – с осени 2020 г. и в 2021 г., В – до осени 2020 г.

Fig. 1. Diagrammatic map of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River within the city of Krasnoyarsk: А – from autumn 2020 and in 2021, В – until autumn 2020

ной не менее 1 м в средней части, остались три глубоководных участка (4–6 м) у правого берега в 0,2, 0,5 и 1,2 км от дамбы. Однако наиболее важная, с нашей точки зрения, проблема работоспособности водопропускных сооружений в дамбе на тот момент не была решена; более того, водопропускная способность дамбы была полностью ликвидирована – к весне 2021 г. трубы засыпаны новой отсыпкой дамбы, так что полевой сезон 2021 г. проведен при полном отсутствии протока воды сверху через дамбу.

Примерно в средней части протоки расположены садки рыбоводного хозяйства (рис. 1) для выращивания и выдерживания рыбы, размещающиеся здесь с 2016 г. В центральной части протоки у правого берега через рассеивающий выпуск осуществляется сброс тёплой технологической воды ТЭЦ-2. Кроме того, в нескольких местах в протоку поступают городские ливневые стоки. Дно протоки сложено каменисто-галечными грунтами, берег пляжа частично отсыпан песком, частично зарос травой, дно в районе пляжа довольно заилено с примесью песка.

Станции отбора проб были те же, что и ранее (Kravchuk et al., 2021), – приурочены к разным типам антропогенного воздействия (рис. 1), а именно: ст. 1 – фоновая, выше дамбы, с речным режимом, ст. 2 – ниже дамбы, напротив самого глубокого участка, ст. 3 – напротив поступления теплых вод ТЭЦ, ст. 4–500 м ниже рыбоводных садков и возле городского пляжа; таким образом ст. 2–4 находятся в зарегулированной дамбой части протоки на левом берегу.

Из-за сброса вод Красноярского водохранилища протока подвержена периодическим колебаниям уровня воды. В 2021 г. они были очень большими и составляли около 2 м (рис. 2), вызывая затопление пляжа почти до самой дороги. Подъем воды начался с 27 мая (260 см) и достиг пика 7 июня (452 см), далее постепенно снижался до 15 июля (237 см). В это время попуски воды из Красноярского водохранилища через Красноярскую ГЭС были не только глубинные, но и поверхностные, предназначенные для сброса форсированного подпорного уровня водохранилища в многоводные годы. В 2020 г. (и предыдущие

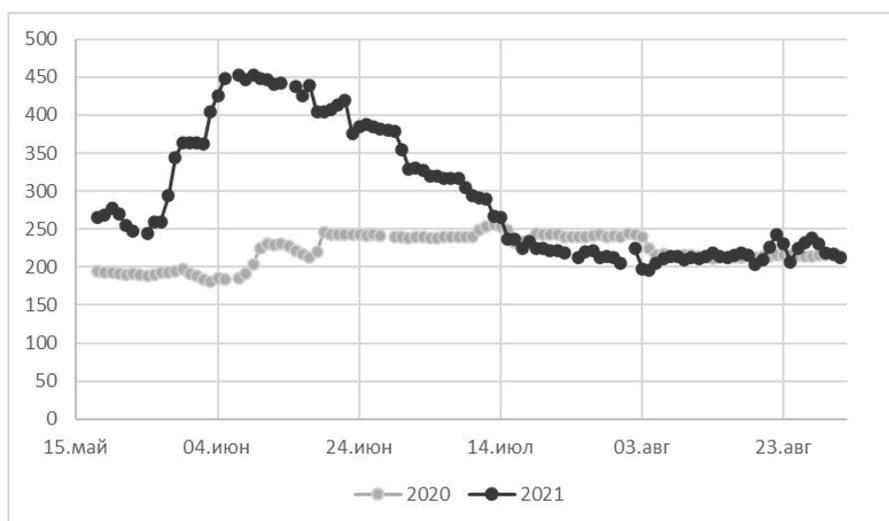


Рис. 2. Динамика уровня воды (см) р. Енисей по гидропосту в г. Красноярске

Fig. 2. Dynamics of the water level (cm) of the Yenisei River at the gauging station in Krasnoyarsk

годы) колебания уровня были гораздо меньше (рис. 2), не вызывая заметного затопления берегов протоки.

Отдельные гидрофизические съемки в 2020 и 2021 гг., в основном аналогичные предыдущим (Kravchuk et al., 2021), показали (Отчет..., 2021), что проведенные в 2020 г. ремонтные мероприятия, изменив рельеф дна, существенно повлияли на температурный режим протоки в 2021 г. Температура верхних слоев стала менее контрастной между станциями 2–4. Очевидно, этому способствовал и большой приток воды из основного русла Енисея через нижнюю открытую часть протоки (со стороны ст. 4) в мае-июле в связи с повышением уровня Енисея (рис. 2). Температуры на глубине 1 м от поверхности в районах ст. 2 и 3 совпадали до 15 июля, но затем на ст. 3 увеличивались почти на 5 °С в августе, что, очевидно, связано с падением уровня и уменьшением разбавления енисейскими водами поступающей теплой воды с ТЭЦ в районе ст. 3. На глубине 4 м у ст. 2 вода прогрелась к 20-м числам июля до 11 °С, на ст. 3 у дна всегда была выше (13,0 °С 5 июля, 19,3 °С 12 августа). Произшедшее выравнивание дна не повлияло на направления и относительные скорости вихревых движений воды (от 0,07 до 0,6 м/с, максимальная – в районе выпуска теплых вод ТЭЦ), следовательно, водообмен между протокой (ст. 2–4) и основным руслом р. Енисей в 2021 г. остался без протока воды сверху вниз. То есть горизонтальная турбулентная диффузия внутри протоки как являлась основным фактором переноса и распределения веществ в ней (Kravchuk et al., 2021), так и остается им в 2021 г. Электропроводность на глубине > 4 м повысилась с 200÷250 до 300÷350 мкСм/см, т.е. в отсутствие протока сверху вниз происходит накопление солей в низинных участках рельефа, эти более плотные слои препятствуют водо-

обмену и способствуют накоплению в них органических и биогенных веществ. Вода, заходящая в протоку снизу, в августе 2021 г. уже не достигала самых верхних участков, затормаживаясь в районе ст. 4. Поступающая более пресная вода плохо перемешивается с более плотными придонными слоями, т.е. не выполняет функцию промывки этих слоев от органики и биогенов.

Методы исследования

Гидрофизические характеристики получали используя: ADCP профайлер (600 кГц) WorkHorse Sentinel 600 (RDI Equipment, США) для измерения вихревых скоростей движения воды; зонд CastAway-CTD (YSI, США) со встроенным GPS приемником для измерения вертикальных профилей температуры и электропроводности; автономные датчики DS 1921G Thermochron-iButtons (Maxim Integrated, США) для непрерывных измерений температуры на глубине 1 м от поверхности в окрестности ст. 2–4 и у дна в глубоководной части у ст. 2 (у правого берега).

Пробы фито- и зоопланктона, фитоперифитона и макрозообентоса, пробы воды на гидрохимический анализ отбирали и другие измерения проводили на 4-х станциях левого берега протоки (рис. 1 А) с глубиной 0,5–0,8 м, в период с мая по август, 6 съемок в 2020 г. (21.05, 2.06, 16.06, 15.07, 5.08, 25.08) и 8 съемок в 2021 г. (31.05, 9.06, 23.06, 8.07, 21.07, 4.08, 18.08, 31.08). Методы отбора проб и обработки идентичны таковым в предыдущие годы и подробно описаны ранее (Kravchuk et al., 2021). Воду зачерпывали пластиковым ведром, измеряли температуру и содержание растворенного кислорода (YSI 550A, YSI Inc.) и pH (pH-метр HI 8424, Hanna Instruments), заполняли чистые пластиковые бутылки на гидрохимический анализ (профильтровывая воду через полиамидный газ с ячейей 130 мкм)

и содержание фитопланктона и хлорофилла *a*. Пробу фитопланктона получали фильтрованием в лаборатории 400 мл воды через мембранные фильтры ОС-2 с диаметром пор 0,45 мкм (Владипор, Россия), консервировали фиксатором Г.В. Кузьмина (Руководство..., 1992). Оставшуюся воду использовали для флуоресцентного анализа на индукционном флуориметре ФЛ-304 (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) и получения пробы на содержание хлорофилла *a*. Пробу зоопланктона получали процеживанием 100 л воды через сеть Апштейна с ячейей 82 мкм, фиксировали формалином до концентрации 2–4 %. Фитоперифитон снимали щеткой с камней и гальки, изъятых в кювету с площади 1–3-х стальных рамок 10x10 см, после чего смывали в банку с небольшим количеством воды. В лаборатории квоту 10–15 мл фиксировали аналогично фитопланктону на счет. Оставшуюся пробу фитоперифитона использовали на флуоресцентный анализ и оценку содержания хлорофилла *a*. Пробы зообентоса отбирали в двукратной повторности из металлической рамки 40x40 см с помощью гидробиологического скребка с размером ячеей 213 мкм. В лаборатории пробы разбирали, выбирая пинцетом организмы в пенициллинку со спиртом (финальная концентрация не менее 70 %).

Для определения валовой первичной продукции (ВПП) фитопланктона и фитоперифитона на каждой станции измеряли освещенность в области фотосинтетически активной радиации (ФАР) наземным сенсором LI-190 SA с регистрирующим устройством LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США), а также измеряли подводную ФАР погружным сенсором LI-193 SA и LI-192SA у поверхности и на глубинах от 0,4 до 1 м. Эвфотическая зона на станциях достигала дна. ВПП определяли флуоресцентным методом через измере-

ние с помощью флуориметра потенциальной фотосинтетической активности – относительной вариабельной флуоресценции планктона и перифитона (Gaevskii et al., 2000), детали изложены в работе (Kravchuk et al., 2021). Для определения содержания хлорофилла «а» воду (в среднем 500 мл) и суспензию фитоперифитона (100 мл), полученную разведением исходных проб в 4–60 раз, фильтровали через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм (Владипор, Россия) с подложкой из суспензии MgCO₃. Экстракцию хлорофилла проводили в 90 % этаноле, концентрацию хлорофилла определяли спектрофотометрически по (Nusch, 1980), детали описаны в (Kravchuk et al., 2021).

Гидрохимический анализ проводили по общепринятым методикам, в частности аммонийный азот – по методу Несслера (ГОСТ 33045–2014), нитратный азот – переводом в нитритный (РД 52.24.380–2017), а нитритный – колориметрическим методом с использованием реактива Грисса (ГОСТ 33045–2014), общий и минеральный фосфор – фотометрическим методом (РД 52.24.387–2006, РД 52.24.382–2006). Пробы фитопланктона и фитоперифитона обрабатывали счетным методом в камере Фукса–Розенталя объемом 3,2 мкл. Размеры клеток определяли с помощью окуляр-микрометра. Сырую массу рассчитывали по объему клеток, приравнивая удельную массу к единице (Руководство..., 1992). Камеральную обработку проб зоопланктона проводили под инвертированным микроскопом Leica DM IL LED (Leica Microsystems GmbH, Германия) в осадочной камере Утермеля, измеряя 10–30 экз. каждого вида/группы в квотах достаточного объема для подсчета 50–100 экз. массовых видов. Остаток пробы просматривали под бинокляром для учета редких видов. Сырую массу рассчитывали по стандартным уравнениям

связи размера и массы (Кононова, Фефилова, 2018). Группы и виды макрозообентоса подсчитывали под бинокляром, сырую массу определяли взвешиванием фиксированных в спирте животных на торсионных весах (тип WT) (Руководство..., 1992).

Статистический анализ проводили в программе Past или Excel, или онлайн в Интернете (<https://www.socscistatistics.com/tests/kolmogorov/default.aspx>; <https://www.socscistatistics.com/tests/mannwhitney/default2.aspx>; <https://medstatistic.ru/calculators/calcmann.html>), используя проверку нормальности по Колмогорову-Смирнову, однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA, расчет достоверности различий средних по Стьюденту (при нормальном распределении вариант) или Манну-Уитни (при ненормальном распределении), расчет парных корреляций Пирсона.

Результаты

В воде Абаканской протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., отмечен достоверный рост содержания нитритов (в среднем до 8 раз) на станциях 2 и 3, нитратов (в 11–27 раз) и общего фосфора (в 2,5–3,3 раза) на всех станциях (табл. 1). При сравнении станций максимальные средние концентрации форм азота и общего фосфора наблюдались в 2020 г. на ст. 4, а в 2021 г. как на ст. 3 (аммоний, нитрат), так и на ст. 4 (аммоний, нитрит, общий фосфор, табл. 1). Содержание растворенного кислорода и рН снизились в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на фоновом участке (ст. 1), на ст. 3 рН достоверно возросла, температура воды достоверно снизилась на ст. 3 (в среднем на 6,1 °С) и 4 (на 3,9 °С) (табл. 1).

Валовая первичная продукция планктона протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., возросла на ст. 2–4, но достоверный рост отмечен только на ст. 3 в связи с увеличением

концентрации хлорофилла «а» и потенциальной фотосинтетической активности микроводорослей. ВПП перифитона снизилась на ст. 1, 2, 4, достоверное снижение отмечено на ст. 1 (табл. 1). Следует отметить, что в течение периода исследования 2021 г. валовая первичная продукция перифитона варьировала в значительной степени (коэффициент вариации CV составлял от 76,3 % на ст. 3 до 178 % на ст. 1), по сравнению с 2020 г. (CV изменялся от 77 до 109 %). Период с 31 мая по 8 июля 2021 г. характеризовался низким содержанием хлорофилла «а» и низкой валовой первичной продукцией фитоперифитона. Рост концентрации хлорофилла «а» и ВПП перифитонных микроводорослей начался с 21 июля, достигнув максимальных значений на ст. 1–3 к 31 августа, на ст. 4 – к 8 августа.

Численность фитопланктона на зарегулированных станциях протоки (ст. 2–4) в 2021 г., по сравнению с 2020 г., возросла (рис. 3 А) в среднем в 8,8 (ст. 2) – 47,6 (ст. 3) раз, но из-за больших колебаний по датам (CV в течение сезона обследования на станциях 210–229 %) средние по годам на каждой станции не различались достоверно ($p > 0,05$). Однако биомасса фитопланктона в 2021 г. достоверно превышала таковую в 2020 г. на ст. 3 (табл. 2). Состав доминантов по биомассе также различался по годам: в 2021 г. было более выражено доминирование очень мелких центрических диатомей (диаметр клеток 3 мкм) в начале сезона, *Asterionella formosa* и других диатомовых – в середине, в июле в доминанты вышли динофитовые водоросли (*Gymnodinium* sp. и *Peridinium* sp.), а с середины августа – эвгленовые р. *Trachelomonas*, отсутствовавшие в 2020 г. (табл. 3). На фоновой речной ст. 1 в оба года численность и биомасса фитопланктона были низки (рис. 3 А, табл. 2).

В соотношении численности зоопланктона по годам (рис. 3 В) обнаружены те же тен-

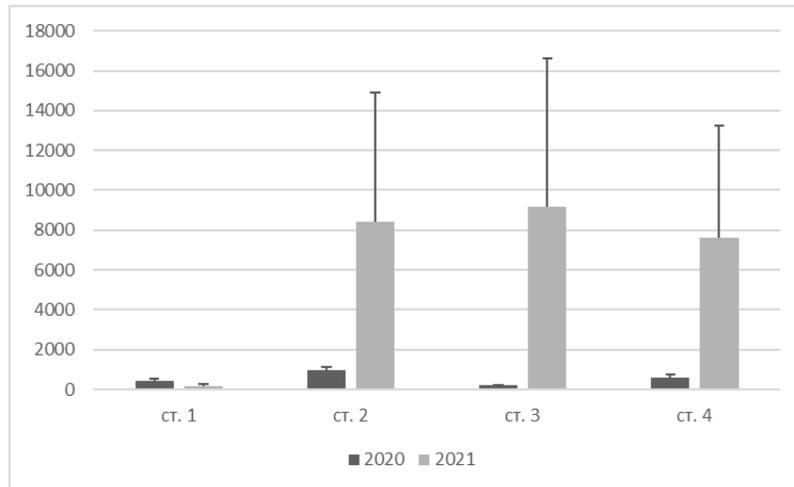
Таблица 1. Сравнение (по критерию Стьюдента (*) или Манна-Уитни) средних за май-август значений (\pm ошибка) гидрохимических (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , P- PO_4^{3-} , P общ., O_2 , мг/л, pH) показателей и температуры (t, °C) воды, валовой первичной продукции фитопланктона (ВПП планкт., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$) и фитоперифитона (ВПП периф., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$) на ст. 1–4 в Абаканской протоке р. Енисей в 2020 и 2021 гг.

Table 1. Comparison (according to Student's *t*-test (*) or Mann-Whitney) of average values for May-August (\pm standard error) of hydrochemical (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , P- PO_4^{3-} , P total, O_2 , mg/L, pH) parameters and temperature (t, °C) of water, gross primary production of phytoplankton (GPP plankt., gO_2/m^2 day) and phytoperiphyton (GPP periph., gO_2/m^2 day) at locations 1–4 in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021

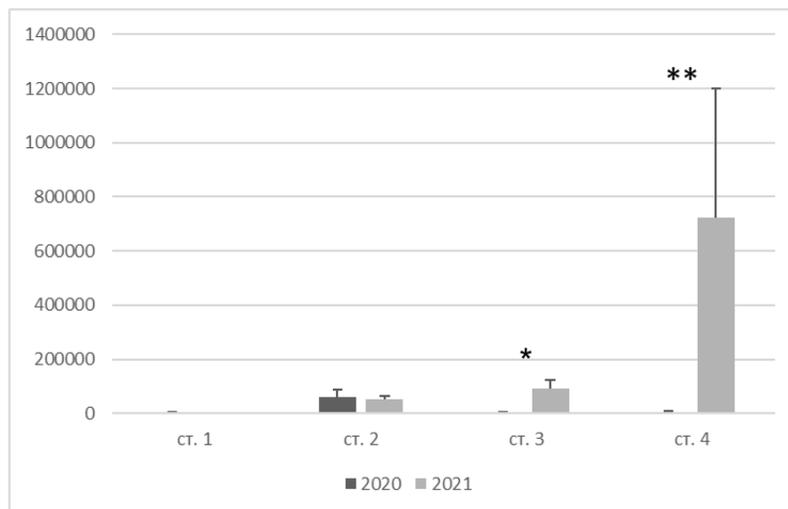
Показатели	Станция 1		p	Станция 2		p
	2020	2021		2020	2021	
NH_4^+	0,199 \pm 0,062	0,132 \pm 0,021	>0,05	0,197 \pm 0,049	0,143 \pm 0,015	>0,05
NO_2^-	0,003 \pm 0,001	0,004 \pm 0,003	>0,05	0,005 \pm 0,002	0,039 \pm 0,007	<0,01
NO_3^-	0,031 \pm 0,010	0,737 \pm 0,099	<0,01	0,027 \pm 0,012	0,733 \pm 0,098	<0,01
P- PO_4^{3-}	0,004 \pm 0,001	0,005 \pm 0,0004	>0,05	0,002 \pm 0,001	0,0014 \pm 0,0001	>0,05
P общ.	0,008 \pm 0,002	0,020 \pm 0,003	<0,05	0,007 \pm 0,002	0,020 \pm 0,002	<0,05
O_2	14,40 \pm 1,33	11,65 \pm 0,34	<0,05*	11,50 \pm 0,84	11,09 \pm 0,57	>0,05*
pH	8,24 \pm 0,04	7,88 \pm 0,03	<0,01	8,24 \pm 0,05	8,31 \pm 0,08	>0,05
t	13,8 \pm 0,9	12,4 \pm 1,0	>0,05*	17,6 \pm 1,8	19,0 \pm 1,0	>0,05
ВПП планкт. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	0,32 \pm 0,06	0,25 \pm 0,06	>0,05	1,63 \pm 0,34	2,18 \pm 0,55	>0,05
ВПП периф. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	10,39 \pm 3,27	2,39 \pm 1,51	<0,05	6,87 \pm 3,22	3,05 \pm 1,60	>0,05
Показатели	Станция 3		p	Станция 4		p
	2020	2021		2020	2021	
NH_4^+	0,191 \pm 0,041	0,157 \pm 0,017	>0,05	0,295 \pm 0,142	0,157 \pm 0,011	>0,05
NO_2^-	0,005 \pm 0,001	0,040 \pm 0,009	<0,01	0,016 \pm 0,007	0,043 \pm 0,010	>0,05
NO_3^-	0,047 \pm 0,012	1,013 \pm 0,066	<0,01	0,081 \pm 0,018	0,894 \pm 0,101	<0,01
P- PO_4^{3-}	0,005 \pm 0,002	0,0027 \pm 0,0005	>0,05	0,003 \pm 0,001	0,0025 \pm 0,0004	>0,05
P общ.	0,010 \pm 0,003	0,0260 \pm 0,0013	<0,01	0,011 \pm 0,003	0,0362 \pm 0,0071	<0,01
O_2	9,03 \pm 0,38	10,44 \pm 0,52	>0,05*	9,90 \pm 0,52	11,25 \pm 0,56	>0,05*
pH	7,94 \pm 0,04	8,21 \pm 0,11	<0,05	8,23 \pm 0,15	8,21 \pm 0,09	>0,05
t	26,8 \pm 0,8	20,7 \pm 1,8	<0,05*	23,9 \pm 0,5	20,0 \pm 1,2	<0,05*
ВПП планкт. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	0,12 \pm 0,04	2,73 \pm 0,74	<0,01	1,07 \pm 0,41	3,76 \pm 2,18	>0,05
ВПП периф. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	2,45 \pm 0,82	2,55 \pm 0,69	>0,05	20,61 \pm 9,23	6,96 \pm 3,62	>0,05

денции, что и в фитопланктоне, но средние в 2021 г. были достоверно выше, чем в 2020 г., не только на ст. 3 (по критерию Стьюдента $p = 0,019$), но и на ст. 4 (по критерию Манна-Уитни $p < 0,05$); то же и в биомассе зоопланктона (табл. 2). В конце июня (23.06) концентрация зоопланктона за счет массового развития крупной коловратки *Asplanchna priodonta* достигала огромных величин – 3993000 экз./м³ и 122453 мг/м³, судя по содержанию желуд-

ков эти коловратки потребляли крупные диатомовые водоросли, в частности, астерионеллу. В 2021 г., по сравнению с 2020 г., на ст. 2–4 было выражено доминирование *A. priodonta*, в составе доминантов по биомассе появились виды р. *Polyarthra*, циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*; а на фоновой речной ст. 1 – виды *Eudiaptomus graciloides*, *Hetercope borealis* (табл. 4). Следует отметить появление в 2021 г. впервые в протоке коловра-



A



B

Рис. 3. Средняя за период май-август численность фитопланктона (А, тыс. кл./л) и зоопланктона (В, экз/м³) на станциях Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг.; * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$

Fig. 3. The average abundance of phytoplankton (A, thousand cells/L) and zooplankton (B, ind./m³) at the locations of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River for the period of May-August in 2020 and 2021; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$

ток *Pompholix complanata* Gosse (на ст. 3 и 4) и *Brachionus calyciflorus* Pallas (на ст. 2–4).

В распределении средней численности фитоперифитона по годам наблюдалась обратная тенденция – понижение в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на всех станциях, достоверно на фоновой ст. 1 (рис. 4 А). В 2021 г. были выражены изменения по датам: CV со-

ставлял 100 (ст. 3) – 215 % (ст. 2), численность фитоперифитона постепенно увеличивалась, достигая максимума в августе (ст. 2 и 4) или уже в конце июня (ст. 3). В 2021 г., по сравнению с предыдущим годом, было менее выражено доминирование спирогиры и *Cymbella ventricosa*, в составе доминантов появились другие виды диатомовых (рр. *Achnanthes*,

Таблица 2. Средние за май-август биомассы (мг/м³ для фито- и зоопланктона, г/м² для фитоперифитона и макрозообентоса) в 2020 и 2021 гг. и их различия (жирным шрифтом выделены уровни значимости $p < 0,05$, ** по критерию Манна-Уитни) по годам в Абаканской протоке р. Енисей

Table 2. Average biomass for May-August (mg/m³ of phyto- and zooplankton, g/m² of phytoperiphyton and macrozoobenthos) in 2020 and 2021 and their differences (significance levels $p < 0.05$ in bold, ** according to the Mann-Whitney test) in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River

Сообщество	Станция	Год		Критерий Стьюдента	p
		2020 (5–6 дат)	2021 (8 дат)		
Фитопланктон	1	813,2 ± 127,7	601,1 ± 214,0	0,85	0,413
	2	871,7 ± 299,5	758,5 ± 155,0	0,34	0,744
	3	419,5 ± 111,5	1109,1 ± 288,8	2,23	0,048
	4	1036,0 ± 310,2	2133,8 ± 788,6	1,3	0,222
Зоопланктон	1	16,0 ± 5,7	18,4 ± 10,4	0,20	0,842
	2	454,3 ± 236,4	547,3 ± 173,4	0,32	0,758
	3	37,6 ± 15,5	861,5 ± 257,9	3,19	0,009
	4	102,7 ± 58,0	17839,6 ± 15016,4	1,18	**<0,05
Фитоперифитон	1	30,48 ± 13,71	4,71 ± 2,80	1,84	0,093
	2	7,29 ± 3,04	31,65 ± 29,45	0,82	0,430
	3	1,83 ± 0,78	3,99 ± 1,56	1,24	0,242
	4	38,69 ± 29,1	5,41 ± 2,84	1,14	0,279
Макрозообентос	1	5,56 ± 1,15	1,48 ± 0,55	3,20	0,008
	2	3,01 ± 1,51	0,43 ± 0,25	1,69	**<0,05
	3	0,57 ± 0,17	0,59 ± 0,16	0,09	0,933
	4	2,03 ± 0,61	0,56 ± 0,19	2,3	0,042

Cymbella, *Fragillaria* и др.) и десмидиевых (*Closterium acerosum*) (табл. 5). Тем не менее на ст. 2–4 к концу сезона (31.08) биомасса *Spirogyra* sp. составляла 50–90 % общей биомассы перифитона.

Аналогичная тенденция наблюдалась в распределении по годам количества макрозообентоса: в 2021 г., по сравнению с 2020 г., численность была достоверно ниже на ст. 1 и 3, а биомасса – на всех станциях, кроме 3 (рис. 4 В, табл. 2); количественные показатели достигали максимума в августе. В составе доминантов зарегулированной протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., более выражено присутствие личинок хирономид (*Chironomus* sp., *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Smittia aquatilis* и др.), пиявок, снизилась частота доминирования

брюхоногих моллюсков, сменился состав доминантов олигохет (табл. 6). На речной ст. 1 в оба года доминировали амфиподы, а в 2021 г. в состав доминантов попали и веснянки (табл. 6).

Коэффициенты корреляции численности фито- и зоопланктона (для зоопланктона – со сдвигом на одну дату съемки) на ст. 4 с уровнем воды в реке Енисей (табл. 7) были положительными и достоверными в 2021 г., в отличие от предыдущего года, когда фитопланктон коррелировал с уровнем слабо положительно, а зоопланктон – сильно отрицательно. Численность донных сообществ (для зообентоса – со сдвигом на одну дату) на ст. 4 была отрицательно или слабо связана с уровнем воды. С температурой воды на ст. 4 связь численностей биоты была отрицательная или

Таблица 3. Доминант и субдоминант в биомассе фитопланктона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–6 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе; не включены виды, бывшие субдоминантом единожды

Table 3. Dominant and subdominant in the biomass of phytoplankton of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–6 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass; species that were subdominant once are not included

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Bacillariophyta								
<i>Asterionella formosa</i> Hass.					1	1	1	
Centricaceae			2			3	1	2
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.			1	1	1			
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kutz.	1		1					
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.	1		1	1				
<i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun.					1			
<i>Cymbella lanceolata</i> (Ehr.) V.H.	1			1				
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.	1						1	
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.			2	1				
<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>mesodon</i> (Her.) Grun.					1			
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schm.	1		1		3			
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.			1					
<i>Melosira islandica</i> O. Müll.		1	1				1	1
<i>Melosira varians</i> Ag.	4			1	2	1	2	2
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.			1					1
<i>Opephora martyi</i> Herib.					2			
<i>Synedra acus</i> Kutz.	1	1	1	1	1	6	1	
<i>Synedra ulna</i> var. <i>contracta</i> <i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	1			1			1	
<i>Synedra</i> sp.						1		1
Charophyta								
<i>Spirogyra</i> sp.		1		2				
Chlorophyta								
<i>Chlamidomonas</i> sp.					1		1	
<i>Ulotrix zonata</i> Kutz.	1							
Euglenophyta								
<i>Trachellomonas hispida</i> (Petry) Stein emend. Defl.					1	1		
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.					1		1	
Dinophyta								
<i>Gymnodinium</i> sp.								4
<i>Peridinium</i> sp.						2	5	4
Cryptophyta								
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehr.		1						
Chrysophyceae								
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof.		2				1	1	
<i>D. sociale</i> var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemm.		2						
Общее число таксонов	51	31	39	49	43	40	43	39

Таблица 4. Доминант и субдоминант в биомассе зоопланктона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–8 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе

Table 4. Dominant and subdominant in the zooplankton biomass of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–8 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass

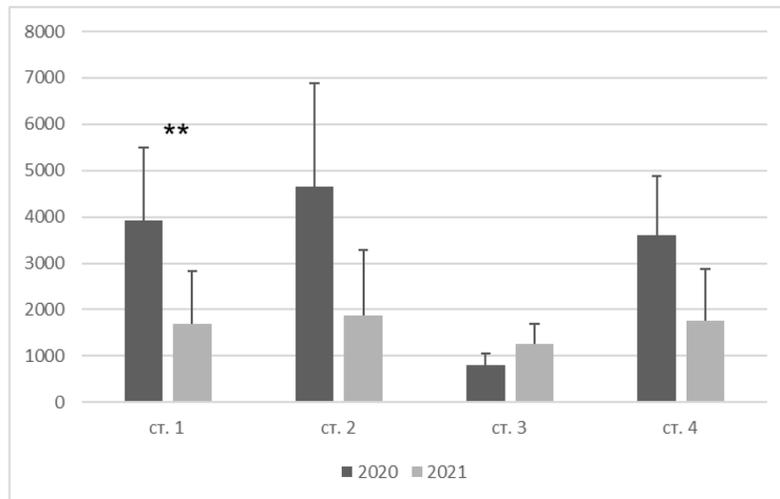
Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Соперода:								
<i>Heterocope borealis</i> (Fischer)					2			
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg)					2			
Науплии Соперода	2				1			2
Копеподиты Сyclopoida	3	2	3	2	2	1		1
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)				1	1			
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg					2			
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)						1		
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)						4	4	1
Харпacticoida					2			
<i>Harpacticella inopinata</i> G.O. Sars	1				1			
Cladocera:								
<i>Sida crystallina</i> O.F. Müller emend. Korovchinsky								1
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	2		1					
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	1	2	1	4	1		2	3
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)					1			
<i>Alonella nana</i> (Baird)		2						
<i>Chydorus cf. sphaericus</i> (O.F. Müller)	1							
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	2							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)				2		1	1	
Rotifera:								
<i>Polyarthra</i> spp.						1	1	1
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse		3	6	3		8	8	7
<i>Notholca squamula</i> (Müller)					1			
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)			1	1				
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)		1						
Общее число таксонов	39	46	39	50	33	50	57	56

слабая в оба года за исключением фитоперифитона в 2021 г. с достоверной положительной корреляцией (табл. 7).

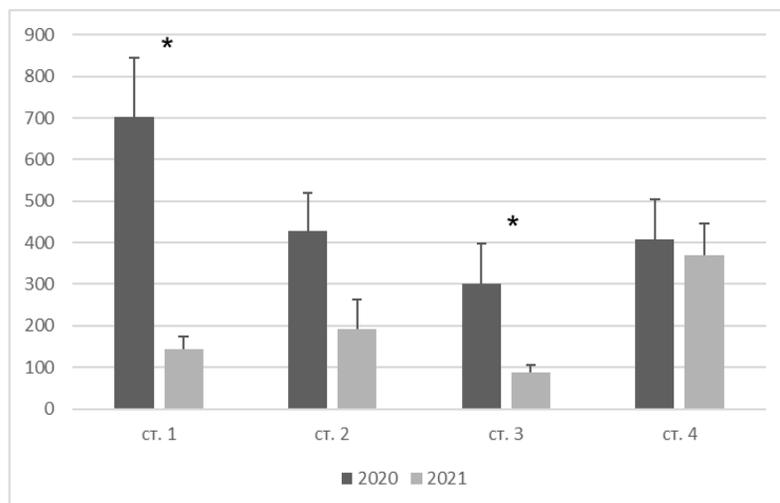
Обсуждение

Средние по четырем станциям величины количественных характеристик биоты Аба-

канской протоки в 2018–2019 гг. (по Kravchuk et al., 2021) достоверно не отличались от таковых в 2020 г. (рис. 5), т.е. уровень развития биоты в 2020 г. был таким же, как в предыдущие годы. И гидрологические условия 2020 г. можно считать фоновыми, как и в два предыдущих года, с обычным водным режимом,



A



B

Рис. 4. Средняя за период май-август численность фитоперифитона (А, млн.кл./м²) и макрозообентоса (В, экз/м²) на станциях Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг.; * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$

Fig. 4. Average abundance of phytoplankton (A, million cells/m²) and macrozoobenthos (B, ind./m²) for the period of May-August at the locations of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$

с небольшими колебаниями уровня воды в протоке в течение вегетационного сезона (рис. 2).

Согласно полученным данным в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на зарегулированном участке протоки значительно увеличились численность и биомасса фито- и зоопланктона, возросла первичная продукция планкто-

на, а аналогичные показатели фитоперифитона и зообентоса, напротив, снизились. При этом количество такого биогена, как нитрат-ион, а также общего фосфора в воде увеличилось на всех станциях протоки, в том числе и на фоновой – речной, относящейся к нижнему бьефу Красноярской ГЭС. Очевидно, в многоводный 2021 г. приходящая в протоку

Таблица 5. Доминант и субдоминант в биомассе фитоперифитона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–5 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе; не включены виды, бывшие субдоминантом единожды

Table 5. Dominant and subdominant in the phytoperiphyton biomass of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–5 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass; species that were subdominant once are not included

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Цианопхита								
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.		1						1
Бацилларифита								
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.		1	1			1		1
<i>Achnanthes</i> sp. Bory					1	2		
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	1		1	1	2			
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.								2
<i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun.		1						
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.		1		1	1		2	
<i>Cymbella tumida</i> (Breb.) V.H.							1	1
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.	1	1	5	3	1	2	1	1
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.					1	1		
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schm.	1		1					
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.								1
<i>Fragilaria</i> sp. Lyngb.					2			
<i>Aulacoseira undulata</i> (Ehr.) Kutz.								1
<i>Melosira varians</i> Ag.			1	2		1	2	1
<i>Navicula menisculus</i> Schum.							1	
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.	1				1	1		1
<i>Navicula</i> sp. Bory					1			
<i>Nitzschia palea</i> (Kutz.) W. Sm.						1	1	
<i>Pinnularia</i> sp. Ehr.								1
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	2	2			1		3	
Харофита								
<i>Closterium acerosum</i> (Schr.) Ehr.					1			1
<i>Spirogyra</i> sp. Lyngb.						1	1	1
<i>Spirogyra</i> sp. Lyngb. 96–20 µm	2	1	2	5		2	1	1
Хлорофита								
<i>Ulotrix zonata</i> Kutz.	3	1			1	2		
<i>Mougeotia</i> sp. Ag.		1	1		1	1	1	
<i>Stigeoclonium tenue</i> Kutz.	1				1	1		
Общее число таксонов	41	37	34	29	43	40	56	43

Таблица 6. Доминант и субдоминант в биомассе макрозообентоса Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–7 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе

Table 6. Dominant and subdominant in the biomass of macrozoobenthos of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–7 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Amphipoda (Амфиподы)								
<i>Eulimnogammarus cyaneus</i> Dub.					1			
<i>Eulimnogammarus viridis</i> Dub.	5				7	2		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing	3	4		1	5	2	2	1
Oligochaeta (Олигохеты)								
<i>Eiseniella tetraedra</i> Savigny	4				1	1		
<i>Enchytraeus</i> sp.								2
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede			4					
<i>Stylogrilus herringianus</i> Claparede						1	2	
<i>Tubifex tubifex</i> O.F. Muller		2						
Hirudinea (Пиявки)								
<i>Glossiphonia (G.) complanata</i> L.				1				
<i>Helobdella stagnalis</i> Linne		1					2	
<i>Herpobdella octoculata</i> Linne			2	2		3	6	
Chironomidae (Хирономиды)								
<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>monilis</i> Linne						1		
<i>Endochironomus albipennis</i> Meigen		1						
<i>Chironomus</i> sp.			1			1		6
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>								2
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i>						1		1
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer				1				
<i>Smittia aquatilis</i> Goethebuer								2
<i>Procladius choreus</i> Meigen								1
<i>Psectrocladius delatoris</i> Zelentsow								1
Trichoptera (Ручейники)								
<i>Mystacides bifidus</i> Martynov			1					
Ephemeroptera (Поденки)								
<i>Caenis miliaria</i> Tshernova				1		1	1	
Plecoptera (Веснянки)								
<i>Alloperla</i> sp.					1			
<i>Isoperla asiatica</i> Rauser					1			
Mollusca (Моллюски)								
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud		2	3	4		1	3	
<i>Physa acuta</i> Draparnaud				1				
<i>Valvata ambigua</i> Westerlund				1				
<i>Valvata piscinalis</i> O.F. Muller			1					
Общее число таксонов	40	31	22	41	25	40	24	40

Таблица 7. Коэффициенты корреляции численности (N и N-lag) на ст. 4 Абаканской протоки с уровнем воды в р. Енисей по гидропосту «г. Красноярск» и с температурой воды на станции в вегетационные сезоны 2020 и 2021 гг.

Table 7. Correlation coefficients of abundance (N and N-lag) at location 4 of the Abakanskaya anabranch with the water level in the Yenisei River at the gauging station “City of Krasnoyarsk” and with the water temperature at the location in the growing seasons of 2020 and 2021

Показатели	Уровень		Температура воды	
	2020 г.	2021 г.	2020 г.	2021 г.
Фитопланктон, N	0,24	0,73	-0,03	-0,37
Зоопланктон, N-lag	-0,68	0,74	-0,58	-0,33
Фитоперифитон, N	-0,88	-0,49	-0,72	0,58
Макрозообентос, N-lag	-0,64	0,10	-0,75	0,36

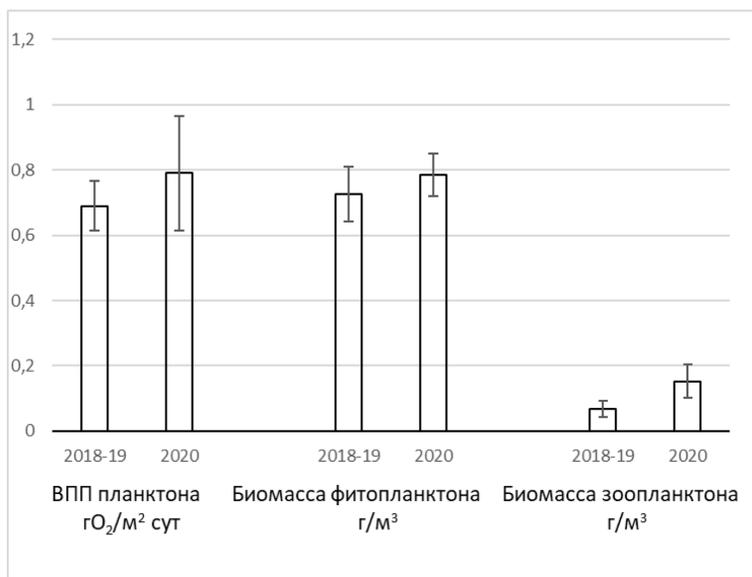
Примечание. N-lag – численность в следующую дату съемки; достоверные коэффициенты ($p < 0,05$) выделены жирным шрифтом.

вода содержала больше биогенов и организмов (например, зоопланктеров *Eudiaptomus graciloides* и др. из водохранилища), чем в обычный 2020 г., так как вода из Красноярского водохранилища почти половину сезона 2021 г. исследования поступала не только из гипolimниона, но и из эпилимниона, которая в самом водохранилище при форсированном уровне могла содержать большее количество биогенов и органических веществ, вымываемых из «летовавших» не один год почв берегов водохранилища. Известно, что чем больше время летования, тем больше эвтрофирующий эффект от затопленных почв (Водохранилища и их воздействие..., 1986).

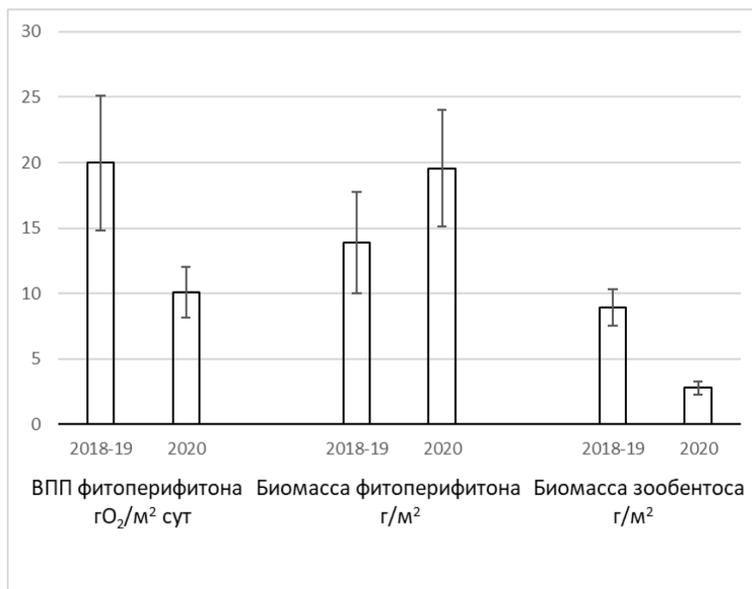
Эта вода из водохранилища с повышенным количеством питательных веществ поступала в протоку снизу (со стороны ст. 4), заливала песчано-травянистый пляж и берега до самой дороги, с которых происходило вымывание биогенных и органических веществ, и таким образом дополнительно обогащалась детритом, органическими веществами и биогенами. Они стимулировали развитие планктона в сравнительно малоподвижной воде протоки. О поступлении дополнительных питательных веществ (биогенов и органики) в 2021 г. может свидетельствовать появление

в доминантах фитопланктона эвгленовых, динофитовых, мелких диатомовых водорослей, наряду с крупными диатомеями, очевидно, составивших основу питания зоопланктона и обусловивших его пики. В реках умеренного пояса «цветущими» таксонами часто являются мелкие центрические диатомовые водоросли (Chételat et al., 2006). Индикаторами наличия органических веществ являются также коловратки рода *Brachionus*, в частности, альфа-мезосапроб *Brachionus calyciflorus*, впервые отмеченный в зарегулированной части протоки в 2021 г. Доминирующая в протоке *Asplanchna priodonta* – всеядная коловратка, приспособляющая свой рацион к окружающей среде, т.е. питающаяся водорослями при их массовом развитии (Karpes et al., 2000; Oganjan et al., 2013), способная достигать значительных величин в водоемах и водотоках с высоким уровнем трофии (Лазарева и др., 2007; Fefilova, 2011), в том числе в формирующихся водохранилищах (Шевелева, 2021).

Средняя за сезон биомасса фитопланктона на ст. 4 в 2021 г., по сравнению с предыдущим годом, возросла в 2,1 раза, а зоопланктона – в 173,7 раз! Подобные «вспышки трофии» (Цееб, 1978) или «вспышки развития» (Ду-



A



B

Рис. 5. Средние по станциям 1–4 характеристики структуры и функционирования биоты в Абаканской протоке р. Енисей за период май-август 2018–2019 гг. и 2020 г., различия средних между годами не достоверны ($p > 0,05$) (в 2018–2019 гг. биомасса фитоперифитона без учета спиругиры)

Fig. 5. Average characteristics of the structure and functioning of the biota for locations 1–4 in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River for the period of May-August 2018–2019 and 2020; differences in means between years are not significant ($p > 0.05$) (in 2018–2019, the biomass of phytoperiphyton excluding *Spirogyra*)

бовская, 2009) планктона известны в первые годы формирования водохранилищ в их верхних частях, а также в зонах подпора притоков, при замедлении течения (до $\sim 0,2$ м/с), в зонах осаждения взвесей (Водоохранилища и их воздействие..., 1986; Krylov, 2020; Mineeva et al., 2022). Чем больше площадь залитой суши, тем сильнее вспышка трофии (Цееб, 1978; Водоохранилища и их воздействие..., 1986). Чем выше плотина, тем больше обилие лимнического планктона, по сравнению с рекой (Sługocki et al., 2021). Максимальное разнообразие и обилие бактерио- и зоопланктона в зоне подпора отмечены в устьевой области притока равнинного водохранилища (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2014). То есть в этих участках имеет место «краевой эффект» (Дубовская, 2009; Krylov et al., 2010), по наличию которого можно определить как экотон зону подпора реки (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2014) или участок на границе, например, затопленного русла Волги и Главного плеса Рыбинского водохранилища (Mineeva, 2021). Такой зоной можно считать и нижнюю часть Абаканской протоки в 2021 г. Очевидно, вымываемые из затопленных грунтов и растительности биогенные элементы и растворенное органическое вещество, а также детрит способствуют развитию в протоке не только фито-, но и бактериопланктона, в связи с чем «вспышка» зоопланктона как потребителя последних более выражена, чем таковая фитопланктона. Это наблюдается во многих водохранилищах (Водоохранилища и их воздействие..., 1986) или устьевых областях их притоков (Bolotov et al., 2014).

В связи с вышесказанным именно уровень воды оказывается определяющим развитие планктона фактором в нижней части зарегулированной протоки в 2021 г., о чем свидетельствуют высокие и достоверные коэффициенты корреляции численности

фито- и зоопланктона с ним. Температура воды в 2021 г., по сравнению с 2020 г., в зарегулированной части протоки была гораздо ниже и не могла обуславливать наблюдаемую вспышку развития планктона, что подтверждают недостоверные отрицательные коэффициенты корреляции первой с численностью планктона. Впрочем, и в 2020 г. численность планктона в нижней части протоки слабо или отрицательно коррелировала с температурой, что можно связать с низкой вариабельностью сравнительно высокой температуры здесь в этот год (на ст. 4 $22,5\text{--}26,3$ °C в 2020 г. против $15,1\text{--}24,7$ °C в 2021 г.).

В сформировавшихся водохранилищах развитие планктона обычно отрицательно связано с водностью года, например, с суммарным объемом притока вод за май-октябрь (Mineeva et al., 2022) или притоком воды ливней во влажный сезон (Zhou et al., 2008), в связи с разбавляющим эффектом бедных речных вод и увеличением мутности (Водоохранилища и их воздействие..., 1986). Однако в случае с Абаканской протокой в 2021 г. высокая водность Енисея и соответствующий высокий уровень воды в Красноярском водохранилище и в реке ниже оказывают эвтрофирующее влияние за счет затопления долгое время «летовавших» берегов водохранилища, реки и протоки, и поступления с них детрита, органики и биогенов. Основным фактором, позволившим оказать вышеназванный эвтрофирующий эффект, является длительное время удерживания высокого уровня (максимальный уровень на отметках 400–450 см держался около 20 дней, а высокий уровень выше 300 см – полтора месяца – рис. 2). Важность увеличения времени удерживания воды в участках водоема или водотока (и соответствующего уменьшения их проточности) для развития планктона, особенно зоопланктона, подчеркивается в литературе (Водоохранили-

ща и их воздействие..., 1986; Baranyi et al., 2002; Chételat et al., 2006; Zhou et al., 2008; Czerniawski, Sługocki, 2018; Wang et al., 2018). Например, ракообразный зоопланктон развивался в пойменных водоемах р. Дунай через 10 дней и достигал пика через 20 дней после их заполнения (Baranyi et al., 2002). И для развития фитоперифитона гидрологический режим важен так же, как и биогены (Biggs, Close, 1989; Tonkin et al., 2009).

Однако стоит отметить, что увеличение содержания биогенов в воде на ст. 3 и 4, по сравнению с фоновым участком (ст. 1), является тенденцией, которая была обнаружена в предыдущих исследованиях (Kravchuk et al., 2021; Anishchenko et al., 2023) и которая сохраняется также в 2021 г. Иными словами, степень эвтрофирования этих участков увеличивается в форме многолетнего тренда и объяснять этот тренд только следствием высокого уровня воды недостаточно. Существует предположение, что увеличение содержания биогенных веществ (форм азота, общего фосфора, калия) является прямым следствием деятельности расположенного между ст. 3 и 4 садкового рыбоводного хозяйства (Anishchenko et al., 2023). Отсутствие стокового течения, доминирование ветровых течений и разнонаправленной циркуляции воды в протоке (Kravchuk et al., 2021) приводит к приносу вышеназванных биогенов (или их предшественников) от садков с рыбой то к ст. 4, то к ст. 3, что объясняет повышение их концентраций на обеих станциях, по сравнению с фоновой, и высокую ошибку средних значений (NH_4 , NO_2 , P общ. на рис. 2 у (Kravchuk et al., 2021); здесь табл. 1). Кроме того, отмеченная в работе (Kravchuk et al., 2021, рис. 9) тенденция к увеличению во всей зарегулированной протоке (ст. 2–4), по сравнению с рекой (ст. 1), количества азота, связанного в биомассе перифитона, метафитон-

ных матов и высшей водной растительности, может свидетельствовать о наличии внутренней биогенной нагрузки из донных отложений, накопленных в предыдущие годы.

В зарегулированной протоке не доминируют цианопрокариоты, в отличие от водохранилищ, где эвтрофирующий эффект затопления почв и замедления течения проявляется именно в чрезмерном развитии цианопрокариот (Водохранилища и их воздействие..., 1986; Wang et al., 2018). Это связано отчасти с тем, что мелководность протоки способствует развитию конкурентов цианопрокариот – макрофитов и фитоперифитона, в том числе видов р. *Spirogyra* (Kravchuk et al., 2021). В результате затопления поймы протоки сообщества литорального фитоперифитона и зообентоса формируются на свежеслитых грунтах заново, поэтому, в отличие от планктона, в 2021 г. их количественные показатели ниже, чем в 2020 г. Коэффициенты корреляции показывают, что фитоперифитон в нижней части протоки ожидаемо развивается по мере падения уровня и увеличения прогрева воды. К концу сезона спирогиры опять доминирует в биомассе фитоперифитона, как и в предыдущие годы (Kravchuk et al., 2021; Отчет..., 2021). Следует отметить, что в отдельные даты в июне, а также 21 июля и 4 августа 2021 г. *Spirogyra* sp. присутствовала в толще воды, несмотря на ее отсутствие в пробах перифитона прибрежной зоны. Мы предполагаем, что рост спирогиры начался в глубоководной части протоки в условиях низкой турбулентности (Gladyshev, Gubelit, 2019), и только в период ее максимального развития и снижения уровня воды она появилась в прибрежном перифитоне на глубинах менее 0,5 м. Для мелководий многих водохранилищ характерно массовое появление нитчатых водорослей среди затопленной наземной растительности, последняя служит субстратом для

прикрепления и, наряду с залитыми почвами, источником биогенных веществ при отмирании (Водохранилища и их воздействие..., 1986). Продукция нитчаток может быть очень высока (Водохранилища и их воздействие..., 1986), в Абаканской протоке первичная продукция фитоперифитона даже в многоводный 2021 г. на большинстве станций была в той или иной степени выше, чем ВПП фитопланктона. В 2018–2019 гг. в целом на всех станциях ВПП фитоперифитона на порядок превышала ВПП фитопланктона (Kravchuk et al., 2021).

Высшая водная растительность в 2021 г. развивалась слабо, растительно-водорослевые маты на поверхности воды с комками метафитона не образовывались (Отчет..., 2021). Причинами слабого формирования макрофитов, очевидно, были высокий уровень воды значительную часть сезона, экскаваторные работы в предыдущем году (с августа 2020 г.) по расширению, выравниванию и углублению ложа протоки в районе ст. 2 и 3. Кроме того, в августе 2020 г. проводились выкосы подводной растительности специальной техникой в районе ст. 3 и 4. В связи с этими обстоятельствами отборы проб макрофитов в 2020–2021 гг., по сравнению с 2018–2019 гг. (Kravchuk et al., 2021), были более фрагментарны и эти данные здесь не обсуждаются.

Аналогично фитоперифитону, литоральный макрозообентос развился на свежезалитых грунтах к концу сезона, поэтому его количественные показатели в 2021 г. были ниже таковых в 2020 г. Формирующиеся сообщества состояли в основном из хирономид и олигохет, причем мотыль (хирономиды р. *Chironomus*) преимущественно доминировал в зарегулированной части протоки в 2021 г. (табл. 6). Это соответствует известным данным о формировании бентоса водохранилищ: выраженной хирономидной («мотылевой»)

стадией в начале заселения залитых заросшей растительностью больших площадей – источников легкоусвояемого детрита, затем обилие олигохет (Цееб, 1978; Водохранилища и их воздействие..., 1986; Скальская и др., 2005). В условиях варьирующего расхода и уровня воды в реке хирономиды, являясь ранними колонизаторами, заселяют одними из первых вновь затопленную литораль, и, например, через 48 дней их количество может сравняться с таковым в глубоких неосушаемых участках (Kjærstad et al., 2018). В этих условиях олигохеты всегда остаются доминирующим таксоном на мелководьях (Kjærstad et al., 2018).

Заключение

Если в 2018–2019 гг. основным фактором, определяющим облик экосистемы Абаканской протоки, явилось отсутствие стокового течения в зарегулированной части протоки, приведшее к формированию лентических вместо лотических сообществ и нивелировавшее специфические проявления антропогенных факторов на отдельных участках (Kravchuk et al., 2021), то в 2021 г. таким фактором выступил сохраняющийся полтора месяца высокий уровень воды в р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, оказавший эвтрофирующий эффект на экосистему протоки за счет вымывания органических и биогенных веществ из затопленных берегов Красноярского водохранилища, Енисея и самой протоки. Это привело к вспышке развития планктона (значительному увеличению численности и биомассы фито- и зоопланктона, возрастанию первичной продукции планктона, появлению видов-индикаторов высокой трофности) в зарегулированной части протоки, особенно на нижних станциях, куда поступила вода р. Енисей. Несмотря на то, что в 2021 г. показатели фитоперифитона и зообентоса были ниже, чем в предыдущие годы,

поскольку этим сообществам пришлось формироваться заново на свежезалитых грунтах, к концу сезона нитчатка *Spirogyra* sp. опять доминировала в биомассе фитоперифитона, как и в предыдущие годы. В 2020 г. уровень режим и характеристики экосистемы протоки существенно не отличались от предыдущих лет. Ежегодное увеличение концентраций минеральных форм азота и общего фосфора на нижних станциях, по сравнению

с другими станциями, вероятно, обусловлено эвтрофирующим влиянием антропогенного фактора – садкового рыбоводного хозяйства. Отсутствие в протоке стокового течения через дамбу вниз способствует увеличению содержания биогенов от рыбоводного хозяйства как на нижерасположенной ст. 4, так и на вышерасположенной ст. 3, в зависимости от поступления воды снизу и/или ветрового нагона воды.

Список литературы / References

Водохранилища и их воздействие на окружающую среду (1986) Москва, Наука, 367 с. [*Reservoirs and their environmental impact* (1986) Moscow, Nauka, 367 p. (in Russian)]

ГОСТ 33045–2014. Межгосударственный стандарт. Вода. Методы определения азотсодержащих веществ (2015) Москва, Стандартинформ, 20 с. [*GOST 33045–2014. Interstate standard. Water. Nitrogen-containing substances measurement methods* (2015) Moscow, Standartinform, 20 p. (in Russian)]

Дубовская О.П. (2009) Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы). *Журнал общей биологии*, 70(2): 168–192 [Dubovskaya O.P. (2009) Non-predatory mortality of the crustacean zooplankton, and its possible causes (a review). *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 70(2): 168–192 (in Russian)]

Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. (2018) *Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона европейского севера России*. Сыктывкар, ИБ Коми НЦ УрО РАН, 152 с. [Kononova O.N., Fefilova E.B. (2018) *Methodological guideline for the determination of dimensional and weight characteristics of zooplankton organisms in the European North of Russia*. Syktyvkar, IB Komi SC UB RAS, 152 p. (in Russian)]

Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. (2007) Доминантные комплексы ракообразных и коловраток гипертрофного озера Неро (Ярославская область). *Биология внутренних вод*, 1: 61–72 [Lazareva V.I., Smirnova S.M., Phrolova A.N. (2007) Dominant complexes of crustaceans and rotifers in hypertrophic Lake Nero (Yaroslav Region, Russia). *Inland Water Biology* [Biologiya vnutrennih vod], 1: 61–72 (in Russian)]

Отчет о научно-исследовательской работе «Разработка сценариев управления рекреационным потенциалом Абаканской протоки р. Енисей в г. Красноярске на основе мониторинга ее экологического состояния и математического моделирования» (итоговый) (2021) Красноярск, ИБФ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, 100 с. [*Report on the research work «Development of scenarios for managing the recreational potential of the Abakanskaya branch of the Yenisei River in Krasnoyarsk based on monitoring of its ecological state and mathematical modeling» (final)* (2021) Krasnoyarsk, IBP SB RAS, FRC KSC SB RAS, 100 p. (in Russian)]

РД 52.24.382–2006. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 27 с. [*RD 52.24.382–2006. Mass concentration of phosphates and polyphosphates*

in water. Procedure of measurement by photometric method (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 27 p. (in Russian)]

РД 52.24.387–2006. *Массовая концентрация фосфора общего в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом после окисления персульфатом калия* (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 26 с. [RD 52.24.387–2006. *Mass concentration of total phosphorus in water. Procedure for measurement by photometric method after oxidation by potassium persulfate* (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 26 p. (in Russian)]

РД 52.24.380–2017. *Массовая концентрация нитратного азота в водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе* (2017) Ростов-на-Дону, 30 с. [RD 52.24.380–2017. *Mass concentration of nitrate nitrogen in water. Measurement technique by photometric method with Griess reagent after reduction in cadmium reducer* (2017) Rostov-on-Don, 30 p. (in Russian)]

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992) СПб., Гидрометеиздат, 318 с. [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems (1992) Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 318 p. (in Russian)]

Скальская И. А., Баканов А. И., Флеров Б. А. (2005) Особенности формирования перифитонных и бентосных сообществ в волжских водохранилищах (обзор). *Биология внутренних вод*, 1: 3–10 [Skalskaya I. A., Bakanov A. I., Flerov B. A. (2005) Peculiarities of the formation of periphyton and benthos communities in the Volga Reservoirs (review). *Inland Water biology* [Biologiya vnutrennih vod], 1: 3–10 (in Russian)]

Цееб Я. Я. (1978) Изменения гидробиологического режима рек, вызванные созданием водохранилищ электростанций (на примере днепровского каскада). *Проблемы гидробиологии и альгологии*. Киев, Наукова думка, с. 73–85 [Tseeb Ya. Ya. (1978) Changes in the hydrobiological regime of rivers caused by the creation of reservoirs for power plants (a case study of the Dnieper cascade). *Problems of hydrobiology and algology*. Kyiv, Naukova Dumka, p. 73–85 (in Russian)]

Шевелева Н. Г. (2021) Формирование зоопланктона Богучанского водохранилища в период его заполнения. *Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*, 95: 25–40 [Sheveleva N. G. (2021) Formation of zooplankton in the Boguchany Reservoir during its filling. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS* [Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina RAN], 95: 25–40 (in Russian)]

Anishchenko Yu. D., Anishchenko O. V., Zuev I. V., Ivanova E. A., Kolmakova A. A. (2023) Assessment of anthropogenic impact on the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk based on elemental analysis of macrophytes and water. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 16(1): 87–108 (in Russian)

Baranyi C., Hein T., Holarek C., Keckeis S., Schiemer F. (2002) Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. *Freshwater Biology*, 47(3): 473–482

Biggs B. J. F., Close M. E. (1989) Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology*, 22(2): 209–231

Bolotov S. E., Romanenko A. V., Tszvetkov A. I., Otyukova N. G., Sokolova E. A., Krylov A. V. (2014) Bacterio- and zooplankton in the outfall of a tributary of a flatland water reservoir during a period of abnormal climatic conditions. *Inland Water Biology*, 7(1): 37–47

- Burford M. A., Carey C. C., Hamilton D. P., Huisman J., Paerl H. W., Wood S. A., Wulff A. (2020) Perspective: Advancing the research agenda for improving understanding of cyanobacteria in a future of global change. *Harmful Algae*, 91: 101601
- Czerniawski R., Sługocki Ł. (2018) A comparison of the effect of beaver and human-made impoundments on stream zooplankton. *Ecohydrology*, 11(5): e1963
- Chételat J., Pick F.R., Hamilton P.B. (2006) Potamoplankton size structure and taxonomic composition: influence of river size and nutrient concentrations. *Limnology and Oceanography*, 51(1-Part 2): 681–689
- Fefilova E. B. (2011) The state of a river in Pechora basin after an oil spill: assessment of changes in zooplankton community. *Water Resources*, 38(5): 637–649
- Gaevskii N. A., Kolmakov V. I., Popel' nitskii V. A., Gold V. M., Dubovskaya O. P. (2000) Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton microalgae by the chlorophyll fluorescence method. *Russian Journal of Plant Physiology*, 47(6): 820–825
- Gladyshev M. I., Gubelit Y. I. (2019) Green tides: new consequences of the eutrophication of natural waters (invited review). *Contemporary Problems of Ecology*, 12(2): 109–125
- Kappes H., Mechenich C., Sinsch U. (2000) Long-term dynamics of *Asplanchna priodonta* in Lake Windsborn with comments on the diet. *Hydrobiologia*, 432(1–3): 91–100
- Kjærstad G., Arnekleiv J. V., Speed J. D. M., Herland A. K. (2018) Effects of hydropeaking on benthic invertebrate community composition in two central Norwegian rivers. *River Research and Applications*, 34(3): 218–231
- Kravchuk E. S., Dubovskaya O. P., Shulepina S. P., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Ageev A. V., Morozova I. I., Anishchenko Yu. D., Gladyshev M. I. (2021) Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 14(2): 208–237 (in Russian)
- Krylov A. V. (2020) Distribution and interannual changes of the zooplankton of the Durgun water basin and adjoining water objects (the Western Mongolia). *Inland Water Biology*, 13(1): 41–50
- Krylov A. V., Tsvetkov A. I., Malin M. I., Romanenko A. V., Poddubnii S. A., Otjukova N. G. (2010) Communities of hydrobionts and the physical-chemical characteristics of the estuary area of inflow of a flat water basin. *Inland Water Biology*, 3(1): 59–69
- Mineeva N. M., Semadeni I. V., Solovyeva V. V., Makarova O. S. (2022) Chlorophyll content and the modern trophic state of the Volga River reservoirs (2019–2020). *Inland Water Biology*, 15(4): 410–414
- Mineeva N. M. (2021) Long-term dynamics of chlorophyll in plankton of different sites in a large plain reservoir. *Inland Water Biology*, 14(6): 679–690
- Nusch E. A. (1980) Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archiv für Hydrobiologie*, 14: 14–36
- Oganjan K., Virro T., Lauringson V. (2013) Food spectrum of the omnivorous rotifer *Asplanchna priodonta* in two large northeastern European lakes of different trophic. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 42(3): 314–323
- Sługocki Ł., Czerniawski R., Kowalska-Górska M., Teixeira C. A. (2021) Hydro-modifications matter: Influence of vale transformation on microinvertebrate communities (Rotifera, Cladocera, and Copepoda) of upland rivers. *Ecological Indicators*, 122: 107259

Tonkin J.D., Death R. G., Joy M.K. (2009) Invertebrate drift patterns in a regulated river: dams, periphyton biomass or longitudinal patterns? *River Research and Applications*, 25(10): 1219–1231

Wang F., Maberly S.C., Wang B., Liang X. (2018) Effects of dams on riverine biogeochemical cycling and ecology. *Inland Waters*, 8(2): 130–140

Zhou S., Tang T., Wu N., Fu X., Cai Q. (2008) Impacts of a small dam on riverine zooplankton. *International Review of Hydrobiology*, 93(3): 297–311