

УДК 574.5

DOI 10.21685/2500-0578-2023-2-3

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАКРОЗООБЕНТОСА РЕКИ ЕНИСЕЯ В РАЙОНЕ ВОРОГОВСКОГО МНОГООСТРОВЬЯ

М. В. Еремина

Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Красноярск, Россия
margeremina@yandex.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Макрозообентос – важный компонент экосистемы р. Енисей, в первую очередь как кормовой объект промысловых видов рыб. Последнее полное описание зообентосного сообщества р. Енисей в нижнем течении (от впадения р. Ангара до устья) представлено в работе 1957 г. Соответственно, более современной информации о состоянии макрозообентоса нет. Цель данной работы – установить таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса р. Енисей в районе Вороговского многоостровья. **Материалы и методы.** Исследование макрозообентоса реки проводилось на 2 разрезах (6 станциях): в районах о. Верхний Выгов и о. Монастырский. Пробы зообентоса отбирались и обрабатывались согласно общепринятым в отечественной гидробиологии методикам. Все пробы отбирались в 3 повторностях. **Результаты, выводы.** За время исследования в составе зообентоса выявлен 41 вид из 11 таксономических групп, включая олигохет, брюхоногих и двусторчатых моллюсков, амфипод, водяных клещей, поденок, ручейников, жуков и двукрылых. Средние значения плотности донного сообщества р. Енисей в 2 исследуемых районах колебались незначительно: в районе о. Верхний Выгов средняя численность и биомасса составили 690 ± 326 экз./м² и $3,08 \pm 2,28$ г/м², в районе о. Монастырский – 645 ± 142 экз./м² и $2,98 \pm 0,86$ г/м² соответственно. По уровню развития макрозообентосного сообщества участок реки относится к малокормному типу. Структурно-функциональную основу донного сообщества р. Енисей в районе Вороговских островов составляют амфиподы, моллюски и олигохеты.

Ключевые слова: р. Енисей, Вороговское многоостровье, макрозообентос, биоразнообразие, численность, биомасса, соотношение таксономических групп

Для цитирования: Еремина М. В. Таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса реки Енисей в районе Вороговского многоостровья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-3>

TAXONOMIC COMPOSITION AND QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF MACROZOOBENTHOS OF THE YENISEI RIVER IN THE AREA OF VOROGOVSKY MULTI-ISLAND

M.V. Eremina

Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Krasnoyarsk, Russia
margeremina@yandex.ru

Abstract. Background. Macrozoobenthos is an important component in the ecosystem of the Yenisei River, primarily as a fodder object of commercial fish species. The last complete description of the zoobenthos community of the Yenisei River (from the confluence of the Angara River to the estuary) is presented in the article of 1957. Accordingly, there is no more up-to-date information about the state of macrozoobenthos. The purpose of this work is to establish the taxonomic composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos in the area of the Vorogovsky multi-island. **Materials and methods.** The study of the macrozoobenthos of the river was carried out at two sections (6 stations): in the districts of Verkhny Vygov Island and Monastyrsky Island. The samples of zoobenthos were selected and processed according to the methods generally accepted in Russian hydrobiology. All samples were

taken in three repetitions. *Results, conclusions.* During the study, 41 species from 11 taxonomic groups were identified in zoobenthos, including oligochaetes, gastropods and bivalves, amphipods, water mites, mayflies, caddisflies, beetles and diptera. The average values of the density in the bottom community of the Yenisei River in the two studied areas fluctuated slightly: in the area of Verkhny Vygov Island, the average abundance and biomass amounted to 690 ± 326 ind./m² and 3.08 ± 2.28 g/m², in the area of Monastyrsky Island to 645 ± 142 ind./m² and 2.98 ± 0.86 g/m², respectively. According to the level of the development of the macrozoobenthos community, the section of the river belongs to the low-feeding type. The structural and functional basis of the bottom community of the Yenisei River in the area of Vorogovsky multi-island consists of amphipods, mollusks and oligochaetes.

Keywords: Yenisei River, Vorogovskoe multi-island, macrozoobenthos, taxonomic composition, abundance, biomass, the ratio of taxonomic groups

For citation: Eremina M.V. Taxonomic composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos of the Yenisei river in the area of Vorogovsky multi-island. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2023;8(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-3>

Введение

Зообентос является важным компонентом водных экосистем, поддерживающим структурную и функциональную целостность водных объектов разного типа, а также участвующим в передаче энергии и веществ по трофическим уровням [1–2]. Бентосные организмы принимают важное участие в минерализации оседающего органического вещества и рециклинга биогенных элементов [3–5]. Донное сообщество обеспечивает основную часть общего потока органического вещества из водных экосистем в наземные трофические сети за счет вылета амфибиотических насекомых [6–8].

Традиционный подход в изучении зообентоса заключается в исследовании данного сообщества как кормовой базы для рыб. Река Енисей является местом обитания ценных, особо ценных (осетровых, сиговых, лососевых) и промысловых (хариусовых, карповых и др.) видов рыб, для которых бентос является основным кормовым объектом [9]. Следовательно, сбор сведений о структурных характеристиках донного сообщества или составляющих его групп является неотъемлемой частью изучения функционирования экосистемы р. Енисей [10–15].

Последняя актуальная информация в открытых источниках о структурных характеристиках макрозообентоса р. Енисей в районе нижнего течения (от впадения р. Ангара) представлена в работе 1957 г. В. Н. Грезе [14]: «Кормовые ресурсы рыб Енисей и их использование». Стоит также отметить статью А. В. Андриановой, в которой представлены данные о пространственном распределении амфипод [15]. Современная информация о таксономической структуре и количественных показателях зообентоса р. Енисей

в районе Вороговского многоостровья отсутствует. При этом изучение бентофауны на данном участке является важной задачей, поскольку на территории Вороговского многоостровья располагаются нерестилища особо ценных видов рыб (осетр сибирский и стерлядь), для которых бентос является основным кормовым объектом [9].

Цель работы: определить таксономический состав, количественные характеристики (численность и биомассу), доминирующий комплекс зообентосного сообщества р. Енисей в районе Вороговского многоостровья.

Материалы и методы

Река Енисей является одной из самых длинных и полноводных рек России и мира. Впадает в Карское море. Протяженность реки – 3487 км с учетом истока р. Бол. Енисей – 4092 км. Водосборная площадь составляет 2,58 млн км², а годовой сток составляет 624,41 км³ [16]. Основная часть бассейна реки расположена на территории 3 субъектов Российской Федерации – Красноярского края, Республик Хакасия и Тыва. Енисей – природная граница между Западной и Восточной Сибирью. На реке расположены 3 гидроэлектростанции: Саяно-Шушенская ГЭС, Майнская ГЭС, Красноярская ГЭС.

Вороговское многоостровье – архипелаг, насчитывающий около 99 островов разных размеров и расположенный в нижнем течении р. Енисей (от впадения р. Ангара до устья). В административном отношении многоостровье расположено в Туруханском районе Красноярского края. На территории Вороговских островов располагается крупнейшее природное нерестилище стерляди и осетра (рис. 1).



Рис. 1. Река Енисей в районе Вороговского многостровья

Fig. 1. Yenisei River in the area of Vorogovsky multi-island

Исследование бентофауны р. Енисей проводилось на 3 станциях в районе о. Верхний Выгов (станция 1 (левый берег, $61^{\circ}14'18.41''$ с.ш., $89^{\circ}27'11.73''$ в.д.), станция 2 (середина, $61^{\circ}14'13.21''$ с.ш., $89^{\circ}28'10.12''$ в.д.) и станция 3 (правый берег, $61^{\circ}11'04.67''$ с.ш., $89^{\circ}35'39.09''$ в.д.)) и 3 станциях в районе о. Монастырский (станция 4 (левый берег, $61^{\circ}27'43.14''$ с.ш., $90^{\circ}03'44.94''$ в.д.), станция 5 (середина, $61^{\circ}27'28.38''$ с.ш., $90^{\circ}04'35.92''$ в.д.) и станция 6 (правый берег, $61^{\circ}26'56.04''$ с.ш., $90^{\circ}04'31.91''$ в.д.)) (рис. 2). Грунт на станциях преимущественно галечно-песчаный и песчаный, на некоторых станциях присутствовали макрофиты и заиление грунта.

Для изучения пространственного и временного распределения плотности зообентоса пробы отбирались и обрабатывались согласно общепринятым методикам [17–18]. На каждой станции зообентос отбирался в трех повторностях с помощью гидробиологического скребка (с площадью захвата $1/16 \text{ м}^2$). Отобранный грунт многократно промывался и просматривался на наличие организмов зообентоса, которые выбирались

и фиксировались 70 % этиловым спиртом. Просмотренный грунт возвращался в реку.

Фиксированные пробы зообентоса просматривались под биноклем для установления видового состава и количества особей каждого вида. Биомасса зообентоса определялась путем взвешивания на торсионных весах после одноминутной обсушки на фильтровальной бумаге всех особей одного вида.

Для фаунистического анализа зообентоса использовались следующие определители: Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (1977) [19], Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий Том 2 (1995) [20], Том 3 (1997) [21], Том 4 (1999) [22], Том 5 (2001) [23], Том 6 (2004) [24]. Для анализа видового разнообразия использовались общепринятые в гидробиологии индексы Шеннона и Серенсена – Чекановского [25].

Статистическая обработка данных проводилась с помощью программ «Past 3» (разработчик «Oyvind Hammer», Норвегия, версия 3.24) и «Microsoft Excel» (разработчик корпорация «Microsoft», США, версия 2007).

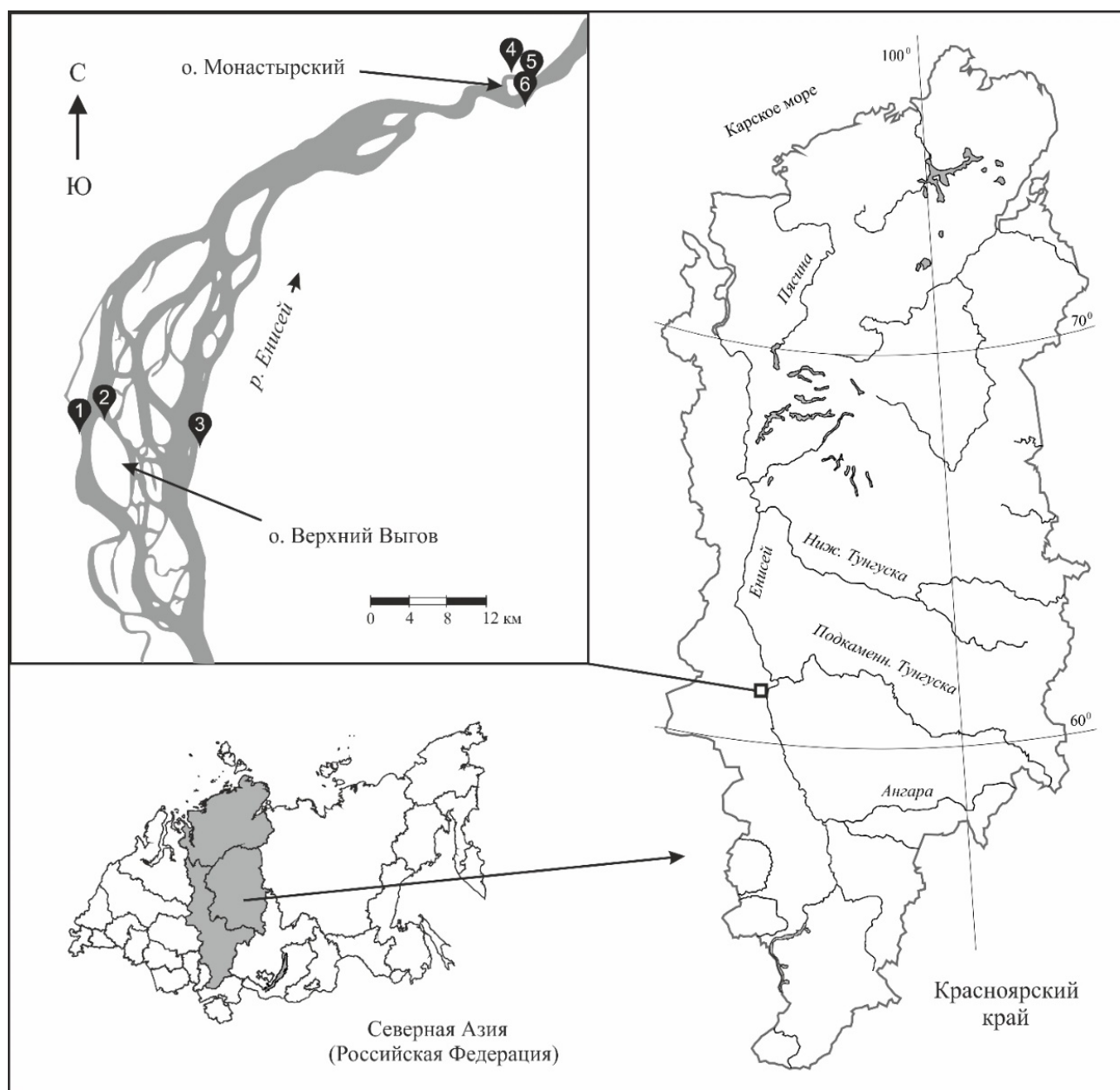


Рис. 2. Расположение точек отбора проб (в районе о. Верхний Выгов: станция 1 (левый берег, $61^{\circ}14'18.41''$ с.ш., $89^{\circ}27'11.73''$ в.д.), станция 2 (середина, $61^{\circ}14'13.21''$ с.ш., $89^{\circ}28'10.12''$ в.д.), станция 3 (правый берег, $61^{\circ}11'04.67''$ с.ш., $89^{\circ}35'39.09''$ в.д.); в районе о. Монастырский: станция 4 (левый берег, $61^{\circ}27'43.14''$ с.ш., $90^{\circ}03'44.94''$ в.д.), станция 5 (середина, $61^{\circ}27'28.38''$ с.ш., $90^{\circ}04'35.92''$ в.д.), станция 6 (правый берег, $61^{\circ}26'56.04''$ с.ш., $90^{\circ}04'31.91''$ в.д.))

Fig. 2. Location of the sampling points (in the area of Verkhny Vygov Island: station 1 (left bank, $61^{\circ}14'18.41''$ N, $89^{\circ}27'11.73''$ E), station 2 (middle, $61^{\circ}14'13.21''$ N, $89^{\circ}28'10.12''$ E), station 3 (right bank, $61^{\circ}11'04.67''$ N, $89^{\circ}35'39.09''$ E); in the area of Monastyrsky Island: station 4 (left bank, $61^{\circ}27'43.14''$ N, $90^{\circ}03'44.94''$ E), station 5 (middle, $61^{\circ}27'28.38''$ N, $90^{\circ}04'35.92''$ E), station 6 (right bank, $61^{\circ}26'56.04''$ N, $90^{\circ}04'31.91''$ E))

Результаты

В составе донного сообщества р. Енисей в районе о. Верхний Выгов и о. Монастырский зарегистрирован 41 вид и таксон более высокого ранга, относящихся к 11 группам донных организмов – олигохеты, брюхоногие и двусторчатые моллюски, амфиподы, водяные клещи, поденки, ручейники, жуки и представители

3 семейств отряда Двукрылые (Chironomidae, Tabanidae, Ceratorogonidae). Наибольшее видовое богатство отмечено в группе хирономиды – 18 видов. Видовой состав брюхоногих и двусторчатых моллюсков и амфипод включает по 4 вида, поденок – 3, олигохет и ручейников – 2. Остальные зарегистрированные группы представлены 1 видом (табл. 1).

Таблица 1

Таксономический состав макрозообентоса р. Енисей в районе Вороговского многоостровья

Table 1

Taxonomic composition of macrozoobenthos of the Yenisei River
in the area of Vorogovsky multi-island

Таксон	Станция					
	1	2	3	4	5	6
Тип Annelida						
Класс Oligochaeta						
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Claparede, 1862)	+	+	+	+	+	+
<i>Tubifex tubifex</i> (O. F. M., 1773)	+	+	+	+	+	+
Тип Mollusca						
Класс Gastropoda						
<i>Gyraulus gredleri</i> (Gredler, 1853)	–	–	–	+	–	–
<i>Lymnaea lagotis</i> (Schränk, 1803)	–	+	–	+	–	–
<i>Valvata pulchella</i> (Studer, 1820)	–	–	–	+	–	–
<i>Valvata sibirica</i> (Middendorff, 1851)	–	–	–	–	–	+
Класс Bivalvia						
<i>Euglesa</i> sp.	–	–	+	–	–	–
<i>Pisidium amnicum</i> (O. F. M., 1774)	+	+	–	+	+	+
<i>Sphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund, 1876)	–	–	+	–	–	–
Unionidae gen. sp.	–	–	–	+	–	–
Тип Arthropoda						
Отряд Amphipoda						
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	+	+	+	+	+	+
<i>Micruropus wohli</i> (Dybowski, 1874)	–	+	–	–	–	–
<i>Pallasea cancelloides</i> (Gerstfeldt, 1858)	–	+	–	–	–	–
<i>Philolimnogammarus viridis</i> (Dybowski, 1874)	–	+	–	+	+	–
Класс Arachnida						
Подкласс Acari						
<i>Hydracarina</i> sp.	–	–	+	–	–	–
Класс Insecta						
Отряд Ephemeroptera						
<i>Brachycerus corniger</i> (Kluge, 1991)	–	–	–	+	–	–
<i>Cloeon</i> sp.	–	–	+	–	–	–
<i>Ephemera</i> gr. <i>vulgata</i>	+	+	+	+	+	+
Отряд Trichoptera						
<i>Ceraclea excisa</i> (Morton, 1904)	–	–	–	+	–	–
<i>Molanna angustata</i> (Curtis, 1834)	–	–	+	–	–	–
Отряд Coleoptera						
<i>Enochrus</i> sp.	–	–	+	–	–	–
Отряд Diptera						
Семейство Ceratopogonidae						
Ceratopogonidae gen. sp.	+	–	+	–	–	+
Семейство Tabanidae						
<i>Tabanus</i> sp.	–	–	–	+	–	–
Семейство Chironomidae						
<i>Chironomus plumosus</i> (L., 1758)	–	–	–	+	+	+
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>manus</i>	–	–	+	+	+	+
<i>Cricotopus bicinctus</i> (Meigen, 1818)	–	–	+	–	–	–
<i>Cricotopus</i> gr. <i>tibialis</i>	–	–	+	+	+	+
<i>Cricotopus</i> sp.	–	+	–	–	–	–
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Harnischia fuscimana</i> (Kieffer, 1921)	+	–	+	–	–	+
<i>Microtendipes chloris</i> (Meigen, 1818)	–	–	–	+	–	–
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1911)	–	+	–	+	+	+
<i>Orthocladius</i> sp.	–	–	–	–	+	–

Окончание табл. 1

End of the Table 1

Таксон	Станция					
	1	2	3	4	5	6
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch, 1915)	–	–	+	–	–	–
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	–	–	–	–	+	–
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schraenk, 1803)	–	+	+	+	+	+
<i>Psectrocladius bisetus</i> (Goetghebuer, 1942)	–	+	–	–	–	–
<i>Rheotanytarsus gr. exiguus</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	+	–	+	+	+	+
<i>Synorthocladius semivirens</i> (Kieffer, 1909)	–	–	+	–	–	–
<i>Tanytarsus</i> sp.	+	–	–	+	–	–
Всего	9	14	19	22	14	14
Всего по районам	29			27		

Общее количество зарегистрированных в исследуемых районах видов практически одинаково – в районе о. Верхний Выгов отмечено 29 видов, в районе о. Монастырский – 27. Однако стоит отметить, что наименьшее количество видов отмечено в районе станции 1 (о. Верхний Выгов, левый берег) – 9 видов, а наибольшее – вниз по течению реки в районе станции 4 (о. Монастырский, левый берег) – 22 вида.

На всех станциях исследования отмечены олигохеты *Limnodrillus hoffmeisteri* Claparede и *Tubifex tubifex* (O. F. M.), амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), поденка *Ephemera gr. vulgata*. Стоит отметить, что видовой состав исследованных станций отличается незначительно (индекс Серенсена – Чекановского отметил сходство видового состава на 54 %) и характери-

зуется комплексом одинаковых видов, куда входит (помимо отмеченных выше) моллюск *Pisidium amnicum* (O. F. M.), амфипода *Philolimonogammarus viridis* (Dybowsky) и хирономиды *Cladotanytarsus gr. mancus*, *Cricotopus gr. tibialis*, *Stictochironomus crassiforceps* (Kieffer), *Polypedilum scalaenum* (Schraenk) и *Monodiamesa bathyphila* (Kieffer), являющиеся широко распространенными в Голарктике и Палеарктике видами.

При сравнении показателей индекса видового разнообразия Шеннона отмечено, что наименьшее значение данного показателя зарегистрировано на станции 1 (о. Верхний Выгов, левый берег) – 1,29 бит. Наибольшее значение индекса Шеннона отмечено на станции 4 (о. Монастырский, левый берег) и составило 2,91 бит (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения численности, биомассы и индекса Шеннона макрозообентоса р. Енисей в районе Вороговского многоостровья

Table 2

Average values of abundance, biomass and Shannon index of macrozoobenthos of the Yenisei River in the area of Vorogovsky multi-island

Показатели	Район отбора проб							
	район о. Верхний Выгов			Среднее по участку	район о. Монастырский			Среднее по двум районам
	1	2	3		4	5	6	
Численность, экз./м ²	171	1211	688	690 ± 326	555	576	805	645 ± 142
Биомасса, г/м ²	0,44	7,55	1,26	3,08 ± 2,28	4,68	2,58	1,67	2,98 ± 0,86
Индекс Шеннона, бит	1,29	1,99	1,83	1,70 ± 0,27	2,91	2,44	2,31	2,55 ± 0,16

При анализе пространственной динамики плотности макрозообентоса р. Енисей в районе Вороговских островов выявлено, что наибольшие значения численности и биомассы бентоса зафиксированы в районе станции 2 (о. Верхний Выгов, середина) и составили 1211 экз./м² и 7,55 г/м². Высокие показатели плотности на

данном участке обусловлены высокой численностью и биомассой амфипод *G. fasciatus* (757 экз./м² и 2,74 г/м² соответственно) и высокой биомассой *Ph. viridis* (2,65 г/м²) и *P. cancelloides* (1,34 г/м²). Наименьшие численность и биомасса бентофауны в данном районе исследования отмечены на станции 1 (о. Верхний Выгов,

левый берег) и составили 171 экз./м² и 0,44 г/м² соответственно. Низкие значения данных показателей обусловлены малым количеством зарегистрированных видов (9 видов) (табл. 2).

Средние значения плотности донного сообщества р. Енисей в 2 исследуемых районах колебались незначительно: в районе о. Верхний Выгов средняя численность и биомасса составили 690 ± 326 экз./м² и $3,08 \pm 2,28$ г/м², в районе о. Монастырский – 645 ± 142 экз./м² и $2,98 \pm 0,86$ г/м² соответственно.

При изучении пространственного распределения плотности бентосного сообщества установлено, что в районе о. Верхний Выгов по численности и биомассе доминировали амфиподы,

в частности виды *G. fasciatus*, *Ph. viridis* и *P. cancelloides*, достигая 60 % и 81 % от общей численности и биомассы. В районе о. Монастырский основной вклад в численность вносили олигохеты, в частности *L. hoffmeisteri*, занимая 46 % в общей численности, а в биомассу – двустворчатые моллюски *P. amnicum* и *Unionidae* gen. sp.

Таким образом, структурно-функциональную основу донного сообщества р. Енисей в районе Вороговских островов составляют амфиподы, моллюски и олигохеты. При этом амфиподы составляют 37 % от общей численности и 46 % от общей биомассы бентофауны, олигохеты – 30 % от численности, а доля моллюсков в биомассе – 33 % (рис. 3).

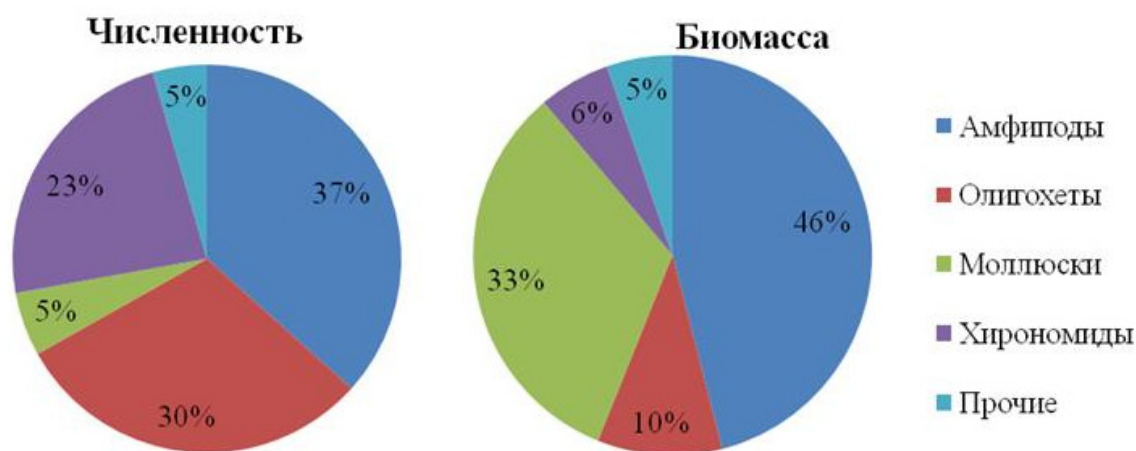


Рис. 3. Процентное соотношение отдельных групп макрозообентоса р. Енисей в районе Вороговского многоостровья (в группу «прочие» вошли водяные клещи, поденки, ручейники, жуки, Tabanidae и Ceratopogonidae)

Fig. 3. Percentage ratio of individual groups of macrozoobenthos of the Yenisei River in the area of Vorogovsky multi-island (the "other" group includes water mites, mayflies, caddisfly, beetles, Tabanidae and Ceratopogonidae)

Обсуждение

Зообентос. Зообентос р. Енисей в районе Вороговского многоостровья сформирован биоценотическими комплексами: литореофильным, куда входят ручейники и поденки, и пело-псаммофильным, представленным амфиподами, моллюсками, олигохетами и двукрылыми. Это связано как с типом грунтов на станциях исследования (галечно-песчаный, песчаный с заилением), так и с переходом р. Енисей в более равнинный тип ниже впадения р. Ангары.

Отмеченные в составе сообщества четыре вида амфипод – *G. fasciatus*, *M. wohli*, *P. cancelloides*, и *Ph. viridis* – являются субэндемиками оз. Байкал, расселившимися по р. Ангаре до дельты Енисей [20]. Стоит отметить, что амфиподы *G. fasciatus* были специально интродуцированы в Красноярское водохранилище с целью

повышения уровня кормовой базы рыб-бентофагов в 1968–1977 гг. [15]. Остальные зарегистрированные виды макрозообентоса являются широко распространенными в Голарктике и Палеарктике видами.

Известно, что индекс видового разнообразия отражает не только число видов, но и их сбалансированность в сообществе, что возможно только в нормально функционирующих экосистемах [25]. Средние значения индекса Шеннона для двух исследованных районов отличались: в районе о. Верхний Выгов индекс в среднем составил $1,70 \pm 0,27$ бит, в районе о. Монастырский – $2,55 \pm 0,16$ бит. Различия обусловлены разным количеством зарегистрированных видов в двух исследованных районах и отсутствием явного доминанта по численности на некоторых станциях в районе о. Монастырский, что говорит о более развитом

и стабильном сообществе данного участка исследования.

Таким образом, исследуемый участок среднего течения р. Енисея в районе Вороговских островов характеризуется средним уровнем структурированности сообщества: индекс видового разнообразия составил $2,13 \pm 0,19$ бит.

Средние значения структурных показателей бентосного сообщества р. Енисея (численность бентоса составила 668 ± 173 экз./м², а биомасса – $3,03 \pm 1,18$ г/м²) в районе Вороговского многоостровья характеризуют исследуемый участок реки как малокормный (менее $3,10$ г/м²) по шкале «кормности» М. Л. Пидгайко [26].

Основной вклад в плотность макрозообентоса реки в исследуемом районе вносили амфиподы, олигохеты и моллюски. При этом амфиподы доминируют как по численности, так и по биомассе. Амфиподы, являясь гидробионтами-измельчителями, потребляют крупнодисперсное органическое вещество, присутствующее между галькой и камнями и поэтому предпочитают галечно-песчаные биотопы. Доминирующее положение байкальских амфипод отмечено и ранними исследованиями [12, 14, 27]. При этом по показателям плотности преобладали *G. fasciatus* и *Ph. viridis*.

В сравнении с исследованиями, проводившимися в 1957 г. [14] и 2015–2016 гг. [15], групповой состав и доминирующие комплексы, формирующие макрозообентос р. Енисея в районе Вороговского многоостровья (ниже впадения р. Ангара) не претерпел существенных изменений. Как и в предыдущих исследованиях, ядро донного сообщества формировали амфиподы и моллюски. Биомасса макрозообентоса менялась – по данным 1957 г. она составляла $1,15$ г/м², в 2015–2016 гг. – $6,44$ г/м². Колебание количественных характеристик сообщества в межгодовой или межсезонной динамике, может быть обусловлено спецификой жизненного цикла отмеченных в таксономическом составе амфибиотических насекомых, в частности ручейников, поденок, жуков, двукрылых. Эти гетеротопные животные проводят начальные стадии биологического развития в водной среде, а последующие – в воздушно-наземной.

Данные о показателях плотности бентофауны р. Енисея в верхнем и среднем течении [12] показывают, что зообентос распределен неравномерно – в пространственном аспекте отмечены колебания численности и биомассы. Так, в верховье водотока (от г. Кызыла до г. Шагонара) количественные характеристики составляли

612 экз/м² и $4,2$ г/м², на участке от плотины Майнской ГЭС до г. Абакана – $5,5$ тыс. экз/м² и $19,5$ г/м², в среднем течении (от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) – $2,8$ тыс. экз/м² и $10,5$ г/м². Таким образом, исследованный район Вороговского многоостровья по количественным характеристикам (668 ± 173 экз./м² и $3,03 \pm 1,18$ г/м²) сравним с верховьем реки.

Заключение

Зообентос р. Енисея в районе Вороговского многоостровья в соответствии с преобладающими на станции исследования галечно-песчаными и песчаными грунтами представлен литореофильным и пело-псаммофильным комплексами. За время исследования в составе зообентоса выявлен 41 вид и таксон более высокого ранга из 11 таксономических групп, включая олигохет, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, амфипод, водяных клещей, поденок, ручейников, жуков и двукрылых.

Исследуемые станции характеризуются комплексом следующих видов: олигохеты *L. hoffmeisteri* и *T. tubifex*, амфиподы *G. fasciatus* и *Ph. viridis*, поденка *Ephemera* gr. *vulgata*, моллюск *P. amnicum*, хирономиды *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Cricotopus* gr. *tibialis*, *S. crassiforceps*, *P. scalaenum* и *M. bathyphila*. За исключением распространившихся по р. Енисею через приток р. Ангара или специально интродуцированных байкальских амфипод *G. fasciatus* и *Ph. viridis*, вышеперечисленные виды являются широко распространенными в Голарктике и Палеарктике, зарегистрированными и в предыдущих исследованиях донной фауны Енисея.

Значения индекса видового разнообразия Шеннона в зависимости от станции исследования колебались в пределах от $1,29$ бит до $2,91$ бит и в среднем составили $2,13 \pm 0,19$ бит.

Средние значения плотности донного сообщества р. Енисея в 2 исследуемых районах колебались незначительно: в районе о. Верхний Выгов средняя численность и биомасса составили 690 ± 326 экз./м² и $3,08 \pm 2,28$ г/м², в районе о. Моноастырский – 645 ± 142 экз./м² и $2,98 \pm 0,86$ г/м² соответственно. По уровню развития макрозообентосного сообщества участок реки относится к малокормному типу.

Структурно-функциональную основу донного сообщества р. Енисея в районе Вороговских островов составляют амфиподы, моллюски и олигохеты.

Список литературы

1. Zhang Y., Liu L., Cheng L. [et al.]. Macroinvertebrate assemblages in streams and rivers of a highly developed region (Lake Taihu Basin, China) // Aquatic Biology. 2014. № 23. P. 15–28.

2. Pan B. Zh., Wang H. Zh., Pusch M. T., Wang H. J. Macroinvertebrate responses to regime shifts caused by eutrophication in subtropical shallow lakes // *Freshwater Science*. 2015. № 3. P. 942–952.
3. Fukuhara H., Yasuda K. Phosphorus excretion by some zoobenthos in a eutrophic freshwater lake and its temperature dependency // *Japanese Journal of Limnology*. 2010. № 4. P. 287–296.
4. Golubkov S. M., Berezina N. A. Phosphorus excretion by bottom invertebrates of inland water bodies // *Doklady Akademii Nauk*. 2012. № 5. P. 580–582.
5. Shang J., Zhang L., Shi C., Fan C. Influence of Chironomid larvae on oxygen and nitrogen fluxes across the sediment-water interface (Lake Taihu, China) // *Journal of Environmental Sciences*. 2013. № 25. P. 978–985.
6. Hoekman D., Dreyer J., Jackson R. D. [et al.]. Lake to land subsidies: experimental addition of aquatic insects increases terrestrial arthropod densities // *Ecology*. 2011. № 92. P. 2063–2072.
7. Gratton C., Donaldson J., Vander Zanden M. J. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in northeast Iceland // *Ecosystems*. 2008. № 11. P. 764–774.
8. Gratton C., Vander Zanden M. J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // *Ecology*. 2009. № 90. P. 2689–2699.
9. Пресноводные рыбы Средней Сибири / под. ред. Е. Н. Шадрина. Норильск : АПЕКС, 2016. 200 с.
10. Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулепина С. П. [и др.]. Питание хариуса *Thymallus* sp. в среднем течении р. Енисей // *Журнал СФУ. Биология*. 2011. Т. 4, № 3. С. 281–292.
11. Андрианова А. В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // *Вестник ТГУ. Биология*. 2013. № 1. С. 74–88.
12. Андрианова А. В. Структурная организация донной фауны в бассейне Енисея (верхнее и среднее течение) // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2018. № 7. С. 140–145.
13. Андрианова А. В., Дербинева Е. В., Гадинов А. Н. [и др.]. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // *Вестник ТГУ. Биология*. 2019. № 45. С. 142–163.
14. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб Енисея и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. 236 с.
15. Андрианова А. В., Якубайлик О. Э., Шанько Ю. В. Современные данные о пространственном распределении байкальских амфипод в реке Енисей и их визуализация в геоинформационной веб-системе // *Российский журнал биологических инвазий*. 2018. № 3. С. 3–19.
16. Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Ангара-Енисейский район. Енисей. Л. : Гидрометеиздат, 1967. Т. 16. Вып. 1. 823 с.
17. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах (зообентос и его продукция). Л. : ГосНИОРХ. АН СССР. Зоологический институт, 1983. 51 с.
18. Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
19. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / под ред. Л. А. Кутиковой, Я. И. Старобогатова. Л. : Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
20. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий Т. 2. Ракообразные / под ред. С. Я. Цалолихина. СПб. : Наука, 1995. 629 с.
21. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые / под ред. С. Я. Цалолихина. СПб. : Наука, 1997. 444 с.
22. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые / под ред. С. Я. Цалолихина. СПб. : Наука, 1999. 997 с.
23. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые / под ред. С. Я. Цалолихина. СПб. : Наука, 2001. 825 с.
24. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины / под ред. С. Я. Цалолихина. СПб. : Наука, 2004. 528 с.
25. Безматерых Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири. Новосибирск : Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук, Ин-т вод. и экол. проблем, 2007. 87 с.
26. Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И. [и др.]. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов северо-запада СССР // *Известия ГосНИОРХ*. 1968. Т. 67. С. 205–206.
27. Гладышев М. И., Москвичева А. В. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // *Доклады академии наук*. 2002. Т. 383, № 4. С. 568–570.

References

1. Zhang Y., Liu L., Cheng L. et al. Macroinvertebrate assemblages in streams and rivers of a highly developed region (Lake Taihu Basin, China). *Aquatic Biology*. 2014;(23):15–28.
2. Pan B. Zh., Wang H. Zh., Pusch M. T., Wang H. J. Macroinvertebrate responses to regime shifts caused by eutrophication in subtropical shallow lakes. *Freshwater Science*. 2015;(3):942–952.
3. Fukuhara H., Yasuda K. Phosphorus excretion by some zoobenthos in a eutrophic freshwater lake and its temperature dependency. *Japanese Journal of Limnology*. 2010;(4):287–296.

4. Golubkov S.M., Berezina N.A. Phosphorus excretion by bottom invertebrates of inland water bodies. *Doklady Akademii Nauk* = Reports of the Academy of Sciences. 2012;(5):580–582.
5. Shang J., Zhang L., Shi C., Fan C. Influence of Chironomid larvae on oxygen and nitrogen fluxes across the sediment-water interface (Lake Taihu, China). *Journal of Environmental Sciences*. 2013;(25):978–985.
6. Hoekman D., Dreyer J., Jackson R.D. et al. Lake to land subsidies: experimental addition of aquatic insects increases terrestrial arthropod densities. *Ecology*. 2011;(92):2063–2072.
7. Gratton C., Donaldson J., Vander Zanden M.J. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in northeast Iceland. *Ecosystems*. 2008;(11):764–774.
8. Gratton C., Vander Zanden M.J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology*. 2009;(90):2689–2699.
9. Shadrin E.N. (ed.). *Presnovodnye ryby Sredney Sibiri* = Freshwater fishes in Central Siberia. Noril'sk: APEKS, 2016:200. (In Russ.)
10. Zuev I.V., Semenova E.M., Shulepina S.P. et al. Nutrition of grayling *Thymallus* sp. in the middle course of the Yenisei River. *Zhurnal SFU. Biologiya* = Journal of Siberian Federal University. Biology. 2011;4(3):281–292. (In Russ.)
11. Andrianova A.V. Dynamics of development of the Yenisei zoobenthos in the downstream of Krasnoyarsk Hydro Power Plant. *Vestnik TGU. Biologiya* = Bulletin of Tomsk State University. Biology. 2013;(1):74–88. (In Russ.)
12. Andrianova A.V. Structural organization of the benthic fauna in the Yenisei basin (upper and middle courses). *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy* = International Journal of Applied and Fundamental Research. 2018;(7):140–145. (In Russ.)
13. Andrianova A.V., Derbineva E.V., Gadinov A.N. et al. Feed base and fish productivity potential of the Yenisei basin (upper and middle courses). *Vestnik TGU. Biologiya* = Bulletin of Tomsk State University. Biology. 2019;(45):142–163. (In Russ.)
14. Greze V.N. *Kormovye resursy ryb Eniseya i ikh ispol'zovanie* = Food resources of fish in the Yenisei River and their use. Moscow: Pishchepromizdat, 1957:236. (In Russ.)
15. Andrianova A.V., Yakubaylik O.E., Shan'ko Yu.V. Modern data on the spatial distribution of Baikal amphipods in the Yenisei River and their visualization in a geoinformation web system. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy* = Russian Journal of Biological Invasions. 2018;(3):3–19. (In Russ.)
16. *Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. Angaro-Eniseyskiy rayon. Enisey* = Surface water resources of the USSR. Hydrological knowledge. Angaro-Yenisei region. The Yenisei River. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967;16(1):823. (In Russ.)
17. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh (zoobentos i ego produkciiya)* = Guidelines for collecting and processing materials for hydrobiological studies in freshwater reservoirs (zoobenthos and its products). Leningrad: GosNIORKh. AN SSSR. Zoologicheskii institut, 1983:51. (In Russ.)
18. Abakumov V.A. *Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozheniy* = Guidelines for methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983:240. (In Russ.)
19. Kutikova L.A., Starobogatov Ya.I. (eds.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeyskoy chasti SSSR* = Key to freshwater invertebrates in the European part of the USSR. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977:510. (In Russ.)
20. Tsalolikhin S.Ya. (ed.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Rakoobraznye* = Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 2. Crustaceans. Saint Petersburg: Nauka, 1995:629. (In Russ.)
21. Tsalolikhin S.Ya. (ed.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 3. Paukoobraznye. Nizshie nasekomye* = Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3. Arachnids. Lower insects. Saint Petersburg: Nauka, 1997:444. (In Russ.)
22. Tsalolikhin S.Ya. (ed.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 4. Dvukrylye nasekomye* = Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4. Diptera insects. Saint Petersburg: Nauka, 1999:997. (In Russ.)
23. Tsalolikhin S.Ya. (ed.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 5. Vysshie nasekomye* = Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 5. Higher insects. Saint Petersburg: Nauka, 2001:825. (In Russ.)
24. Tsalolikhin S.Ya. (ed.). *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 6. Mol'yuski, Polikhety, Nemertiny* = Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 6. Mollusks, Polychaetes, Nemertines. Saint Petersburg: Nauka, 2004:528. (In Russ.)
25. Bezmaterykh D.M. *Zoobentos kak indikator ekologicheskogo sostoyaniya vodnykh ekosistem Zapadnoy Sibiri* = Zoobenthos as an indicator of the ecological state of water ecosystems in Western Siberia. Novosibirsk: Gos. publ. nauch.-tekhn. b-ka Sib. otd-niya Ros. akad. nauk, In-t vod. i ekol. problem, 2007:87. (In Russ.)
26. Pidgayko M.L., Aleksandrov B.M., Ioffe Ts.I. et al. Brief biological and production characteristics of water bodies in the north-west of the USSR. *Izvestiya GosNIORKh* = Proceedings of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography. 1968;67:205–206. (In Russ.)
27. Gladyshev M.I., Moskvicheva A.V. Baikal invaders occupied a dominant position in the benthic fauna of the upper Yenisei River. *Doklady akademii nauk* = Reports of the Academy of Sciences. 2002;383(4):568–570. (In Russ.)