

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.55; 574.587  
doi: 10.17223/19988591/45/8

**А.В. Андрианова<sup>1,2</sup>, Е.В. Дербинева<sup>2</sup>, А.Н. Гадинов<sup>2</sup>,  
Д.А. Криволицкий<sup>2</sup>, И.И. Мельников<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск, Россия

<sup>2</sup> Красноярский филиал «ВНИРО» («Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов»), г. Красноярск, Россия

### **Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение)**

Представлены современные сведения о кормовой базе (зообентос) и ихтиофауне в р. Енисей (верхнее и среднее течение) и его притоках (рр. Кан, Агул, Кунгус, Мана, Абакан). Установлено, что в донной фауне преобладают литореофильные организмы, представленные личинками насекомых. Енисей характеризовался низкой биомассой в верховье (4,2 г/м<sup>2</sup>) и максимальной на участке от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан (19,5 г/м<sup>2</sup>), где в массе развиваются амфиподы байкальского происхождения. В притоках Енисея распределение биомассы зависело от таксономической структуры донных сообществ. В рр. Мана и Кан биомасса составила 12,3 и 10,8 г/м<sup>2</sup> соответственно при доминировании ручейников. В рр. Абакан, Агул и Кунгус биомасса в среднем не превышала 8 г/м<sup>2</sup>, основной вклад вносили веснянки. На основе количественных показателей зообентоса определена рыбопродуктивность водотоков, обозначены объекты искусственного воспроизводства и рассчитан предельно допустимый объем вселения молоди рыб. Приоритетными объектами искусственного воспроизводства признаны стерлядь, обыкновенный таймень, сиг, сибирский осетр, ленок, хариус сибирский. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангара), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус. Рыбохозяйственный потенциал исследованных водотоков очень высок. Однако для восстановления популяций ценных для региона видов рыб недостаточно только искусственного воспроизводства. Необходим комплекс мер, включающий охрану водных биоресурсов и рациональную организацию промысла.

**Ключевые слова:** *Acipenser ruthenus*; *Thymallus arcticus*; *Brachymystax lenok*; *Coregonus lavaretus*; зообентос; ихтиофауна; искусственное воспроизводство.

### **Введение**

Ограничение импорта водных биологических ресурсов должно стать положительным стимулом для рыбохозяйственных предприятий к тому, чтобы

усилить позиции отечественной продукции на внутреннем рынке. Бассейн Енисея издавна славился своими рыбными богатствами, а основу промысла составляли ценные породы – лососевые, сиговые и осетровые. Однако строительство Ангара-Енисейского каскада ГЭС привело к коренному изменению гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов рек [1–3], что в свою очередь сыграло огромную роль в изменении структуры ихтиоценозов и существенно изменило ареалы рыб [4–6]. Зарегулирование Енисея привело к исчезновению и сокращению численности ценных видов осетровых, лососевых и сиговых рыб, которые являлись одними из основных промысловых объектов промышленного лова в 30–50-х гг. XX в. Помимо зарегулирования, водотоки бассейна Енисея испытывают многогранную антропогенную нагрузку. Загрязнение бытовыми и промышленными отходами, засорение нерестовых участков рек, техногенный морфогенез водоемов в результате разработки россыпных месторождений золота, а также интенсивный потребительский вылов, осуществляемый рыболовами-любителями и браконьерами, привели к сокращению запасов и снижению естественного воспроизводства ценных и особо ценных видов рыб [4].

Для сохранения и восстановления природных популяций ценных видов рыб необходимо повышать эффективность воспроизводства – как естественного, так и искусственного [7–9]. В Северной Америке существует множество рыбоводных программ для сохранения и увеличения численности ценных видов рыб в природных водоемах [10]. Например, в США ежегодно выпускается в водоемы заводская молодь более 100 видов рыб как для консервационных, так и рекреационных целей [11]. При правильной организации биотехнологического процесса и адекватном выборе видов рыб массовые выпуски молоди могут быть высокорентабельными, однако зачастую рыбоводные мероприятия оказываются неэффективными, негативно влияют на природные ихтиологические сообщества или приводят даже к разрушению экосистемы [12–14]. За рубежом, кроме мер, направленных на регулирование рыболовства и борьбу с браконьерством, предусмотрена разработка специальных планов по воссозданию естественных условий для рыб. Так, в США и Канаде основной метод сохранения редких и исчезающих видов осетрообразных – это сохранение и восстановление среды обитания, а не заводское воспроизводство [14].

Успешная реализация планов по аквакультуре невозможна без оценки рыбных запасов, их демографического состояния, условий обитания и емких сведений о кормовой базе. Развитие Сибири в новых социально-экономических условиях выдвигает требования более точных, современных и конкретных количественных сведений о биологических ресурсах.

Цель работы – выявить современный уровень развития ихтиофауны и кормовой базы рыб в бассейне Енисея, на основе чего оценить потенциальную рыбопродуктивность и предельно допустимые объемы вселения молоди рыб – объектов искусственного воспроизводства.

### Материалы и методики исследования

Маршрутные биосъемки в р. Енисей и реках его бассейна (Абакан, Мана, Кан, Агул, Кунгус) проведены в августе–сентябре 2015 г. в период относительно максимальной биомассы зообентоса, который является основным компонентом кормовой базы рыб в исследуемых реках. В р. Енисей исследованы 3 участка: 1-й – от г. Кызыл до г. Шагонар, 2-й – от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан, 3-й – от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара. В притоках Енисея станции располагались на всем протяжении в зависимости от возможности доступа. Река Абакан в верховье труднодоступна, поэтому исследования вели лишь в среднем и нижнем течении. Таким образом, в Енисее намечено 5 станций в верхнем течении (Республики Тыва и Хакасия) и 10 станций в среднем течении; в притоках Енисея – от 4 (р. Кунгус) до 10 (р. Мана) станций.

При сборе и обработке ихтиологического и гидробиологического материала применяли общепринятые методики [15]. Пробы зообентоса отбирали в рипали водотоков круговым скребком Дулькейта с площадью захвата  $1/9 \text{ м}^2$  и бентометром с площадью захвата  $1/16 \text{ м}^2$ . Беспозвоночных животных идентифицировали согласно определительным таблицам [16] и статьям по систематике отдельных групп и видов макробеспозвоночных [17, 18].

Отлов рыбы проводили набором ставных жаберных сетей с ячейей 18–90 мм, мальковым неводом длиной 15 м с ячейей 10 мм в крыльях, а также крючковыми снастями (спиннинг, удочка), в медиальной части рек с большими скоростями течения использовали ряжевые плавные сети с ячейей 30/120 и 32/120 мм. Облов приурочен к местам взятия гидробиологических проб. Всего проведено 54 контрольных облова ставными сетями и 30 контрольных обловов набором плавных сетей. Ихтиоценозы среднего течения Енисея (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) и р. Кунгус охарактеризованы по материалам [4, 19]. В данном исследовании представлены результаты обработки 175 проб зообентоса и около 600 экз. рыб, отобранных на полный биологический анализ.

Оценка потенциальной рыбопродуктивности исследованных рек проведена на основе данных по уровню развития кормовой базы. Метод впервые предложен П.Л. Пирожниковым в 1932 г. и нашёл широкое применение в ряде нормативно-методических рыбохозяйственных документов, посвященных оценке ущерба, наносимого рыбным запасам в результате той или иной хозяйственной деятельности [20]. Потенциальную рыбопродуктивность, обеспеченную резервом продукции донных кормовых организмов, рассчитывали аналогично работе [20], при этом кормовой коэффициент  $k_2$  для рыб Енисейского рыбохозяйственного района принимали равным 6. При расчете потенциальной продукции зообентоса  $P/B$  – коэффициент за сезон принимали равным 3 [21]. Общую биомассу кормовых организмов (зообентос) вычисляли с учетом площади водного объекта. Предельно допустимый объем

вселения молоди (личинок) объектов искусственного воспроизводства, который может быть выпущен в водный объект, определяли исходя из резерва продукции кормовых организмов, а также с учетом промыслового возврата (коэффициент пополнения промыслового запаса) и средней массы производителей рыб. Коэффициент промыслового возврата и массу производителей для осетра принимали равными 0,11% и 10 кг соответственно, для стерляди – 0,28% и 2,25 кг, тайменя – 0,7% и 6 кг, ленка – 0,7% и 0,95 кг, хариуса – 0,6% и 0,3 кг, сига – 1,8% и 1,6 кг.

Все полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета программ Excel и StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. Результаты анализа численности и биомассы зообентоса в реках представлены в виде средних арифметических с доверительными интервалами.

### Описание района исследований

Основной водной артерией на территории Средней Сибири является р. Енисей, протекающая в центре России в меридиональном направлении на север, ее протяженность составляет 3 487 км, площадь водосбора – 2 580 тыс. км<sup>2</sup>. По водному режиму Енисей принято делить на три участка: 1) Верхний Енисей – от г. Кызыл до устья р. Тубы; 2) Средний Енисей – до устья р. Ангара; 3) Нижний Енисей – до его устья. Исследованные нами рр. Абакан, Мана и Кан являются притоками Енисея первого порядка, при этом Абакан впадает с левого берега, а Мана и Кан – с правого; р. Агул принимает воды р. Кунгус и впадает в р. Кан. Согласно классификации рек Сибири [22] притоки Енисея относятся к большим рекам с длиной более 200 км, за исключением Кунгуса, попадающего в категорию средних рек протяженностью от 50 до 200 км (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Характеристики исследованных рек в бассейне Енисея**  
[Characteristics of the investigated rivers in the Yenisey basin]

Реки [Rivers]	Длина, км [Length, km]	Площадь водосбора, км <sup>2</sup> [Catchment area, km <sup>2</sup> ]	Ширина русла в устье, м [Channel width in the mouth, m]	Т°С воды* [T°С of water]	Содержание О <sub>2</sub> в воде, мг/л* [Concentration of O <sub>2</sub> in water, mg/l]
Абакан [Abakan River]	514	32 000	330	13,3–20,9	8,3–9,7
Мана [Mana River]	475	9 320	400	8,4–21,7	10,1–12,7
Кан [Kan River]	629	36 900	300	12,1–18,6	8,9–11,5
Агул [Agul River]	350	11 500	150	15,2–21,7	9,2–10,3
Кунгус [Kungus River]	174	3 600	88	17,4–22,5	9,5–10,5

Примечание. \* Собственные данные на момент исследования.

[Note. \*Our own data at the time of the study].

Водотоки берут начало на склонах Восточного Саяна, за исключением р. Абакан, верховья которой расположено на стыке Западного Саяна и Алтая. Верховья рек имеют горный характер с бурным течением до 2,5 м/с, каменистым дном, незначительным количеством плесов и ям, небольшой ширины, со средней глубиной до 1,5 м. В нижнем течении облик рек закономерно меняется, приобретая предгорные и равнинные черты: снижаются скорости течения (менее 1,0 м/с), увеличиваются ширина и глубина русла, каменистые грунты сменяются на галечно-песчаные, появляются илистые отложения в заводях со спокойным течением. Лишь в р. Мана, несмотря на расширение долины в низовье, сохраняется быстрое течение.

### Результаты исследования и обсуждение

**Зообентос.** В водных экосистемах зообентос – важнейшая составляющая кормовой базы бентосоядных рыб, а по уровню его развития можно судить о потенциальной рыбопродуктивности водоемов, зависящей от количества доступного корма для рыб-бентофагов [23]. В р. Енисей и его притоках донные беспозвоночные животные играют основную роль в создании рыбопродукции. Количество бентоса варьирует на разных участках рек и определяется величиной площадей, занимаемых тем или иным биотопом, типом грунта дна, скоростью течения, уровнем развития растительности и другими факторами. В донной фауне исследованных водотоков преобладают литореофильные организмы, заселяющие каменистые грунты на большом течении. В зообентосе обнаружен 231 вид и таксон более высокого ранга макробеспозвоночных, широко распространенных в Палеарктике и Голарктике. Наибольшее количество видов (99) отмечено среди двукрылых насекомых, из них 82 относятся к семейству Chironomidae. Кроме того, выявлен богатый видовой состав личинок ручейников, поденок и веснянок – 41, 37 и 12 таксонов соответственно. Видовой состав олигохет включает 11 видов, амфипод – 6, остальные группы беспозвоночных (брюхоногие и двустворчатые моллюски, планарии, пиявки, стрекозы, вислкрылки, водяные клещи, жуки и клопы) представлены 1–5 таксонами.

В р. Енисей количество таксонов бентонтов увеличивалось от верховья к низовью: на участке 1 выявлено 48 видов и таксонов более высокого ранга, на участке 2 – 53, на участке 3 – 69. При этом уменьшалось количество таксонов поденок, ручейников и веснянок (с 11–13 до 1–2), но увеличивалось число олигохет (с 1 до 9) и особенно хирономид (с 13 до 38). Известно, что лотическим системам свойственна гетерогенность видовой структуры сообществ по продольному профилю реки [24–26]. Увеличение видового богатства донных сообществ при удалении от истоков отмечено для рек различных регионов и связано с ростом содержания органических веществ, гетерогенностью биотопов и дрейфом гидробионтов [27, 28].

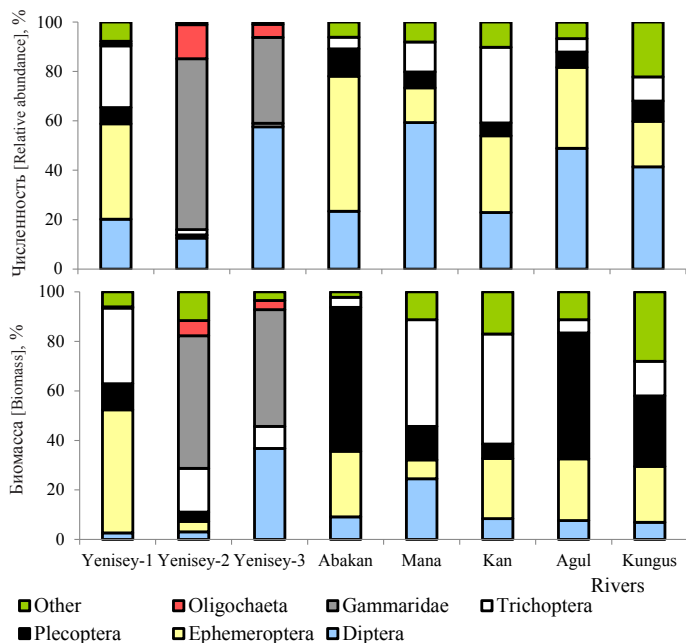
**На участке 1** (от г. Кызыл до г. Шагонар) ядро донных сообществ представляли литореофильные виды поденок (доминировали *Epeorus* gr. *pellucidus*, *Ephemera sachalinensis* Matsumura, 1911), ручейников (*Ceratopsyche nevae* (Kolenati, 1858), *Apatania zonella* (Zetterstedt, 1840)) и хирономид (*Rheotanytarsus* sp.). Они вносили по 38, 25 и 20% общей численности соответственно; биомассу обуславливали поденки (50%) и ручейники (31%) (рис. 1).

**На участке 2** (от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан) определяющим фактором для формирования структуры зообентоса является обилие фитоценозов. В прибрежной зоне русла реки зарастаемость достигала 60%, а в мелководных протоках со слабым течением - до 90%. В донной фауне среди растений абсолютными доминантами (70% численности) являлись амфиподы байкальского происхождения – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), единично встречался *Philolimnogammarus viridis* (Dybowsky, 1874). В других биоценозах первостепенное значение имели олигохеты и хирономиды. На галечных грунтах среди олигохет в массе развивались *Lumbriculus variegatus* (O.F. Müller, 1773) и *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862; в группе хирономид на лидирующие позиции вышли представители родов *Cricotopus* и *Orthocladius*, а также *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, 1949, *Pagastia orientalis* (Tshernovskiy, 1949). С увеличением заиленности грунта преимущество получили олигохеты *Tubifex tubifex* O.F. Müller, 1773 и хирономиды *Tanytarsus pallidicornis* (Walker, 1856), *Microtendipes* gr. *pedellus*.

**На участке 3** по сравнению с верховьем Енисея в зообентосе существенно возросла доля хирономид (см. рис. 1). Они обуславливали 58% общей численности и 37% биомассы, амфиподы добавляли 35 и 47% соответственно. При высоких скоростях течения доминировали *Micropsectra* gr. *praecox* и *P. orientalis*. На слабозаиленной гальке лидирующие позиции занимали ортокладиины: *Pseudodiamesa* gr. *nivosa* и представители родов *Cricotopus* и *Orthocladius*. Слабое течение и заиливание давали преимущество для обитания представителей подсемейства Chironominae: *Stictochironomus* sp., *Sergentia* gr. *longiventris*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, *Chironomus* sp. и др. Видовой состав амфипод Среднего Енисея расширился за счет байкальских эндемиков: *Ph. cyaneus* (Dybowsky, 1874), *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858), *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858). Преобладает, как и выше по течению, *G. fasciatus*.

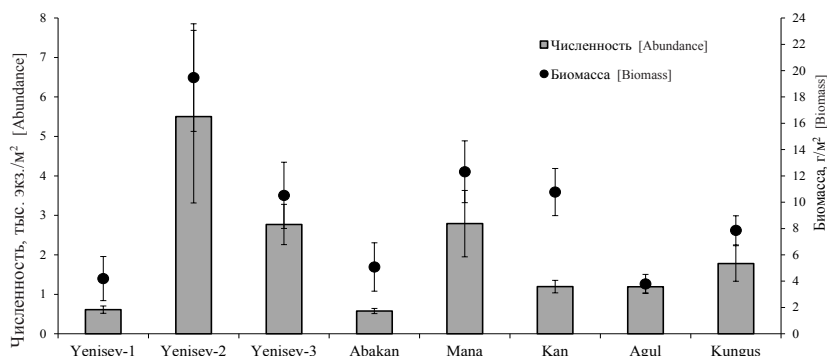
Количественное распределение донной фауны в Енисее (рис. 2) характеризовалось низкими показателями в верховье (612 экз./м<sup>2</sup> и 4,2 г/м<sup>2</sup>) и высокими на участке 2 (5,5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 19,5 г/м<sup>2</sup>). При этом увеличение плотности на участке 2 наблюдалось в фитофильных сообществах (18,0 ± 6,6 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 38,4 ± 13,3 г/м<sup>2</sup>) за счет обилия молоди амфипод; в остальных биоценозах численность составила 2,1 ± 0,4 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 14,3 ± 2,4 г/м<sup>2</sup>. В среднем течении Енисея (участок 3) количественные показатели донных сообществ (2,8 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 10,5 г/м<sup>2</sup>) вполне согласуются с результатами более ранних исследований, проведенных нами в начале 2000-х гг. [1, 2, 29].

На том же участке в аналогичный период вегетационного сезона (август–сентябрь) численность составила 3,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 10,8 г/м<sup>2</sup>.



**Рис. 1.** Структурная организация зообентоса в р. Енисей и водотоках его бассейна (верхнее и среднее течение)

**[Fig. 1.** Structural organization of zoobenthos in the Yenisey River and the watercourses of its basin (upstream and midstream). On the Y-axis - Relative abundance and biomass of zoobenthos, %; on the X-axis - Investigated rivers]



**Рис. 2.** Численность и биомасса зообентоса в р. Енисей и водотоках его бассейна (верхнее и среднее течение). Планки погрешностей представлены в виде доверительных интервалов

**[Fig. 2.** Abundance and biomass of zoobenthos in the Yenisey River and the watercourses of its basin (upstream and midstream). Error bars are presented as confidence intervals. On the Y-axis - Abundance (thousand ind./m<sup>2</sup>) and biomass (g/m<sup>2</sup>) of zoobenthos; on the X-axis - Investigated rivers]



В **притоках** видовой состав бентонтов оказался богаче, чем в Енисее. Наибольшее число таксонов выявлено в р. Мана (110), наименьшее – в р. Абакан (70); в рр. Кан, Агул и Кунгус – 103, 98 и 81 таксон соответственно. Зообентос рек представлен личинками хирономид и поденок, которые в совокупности определяли от 54 (р. Кан) до 82% (р. Агул) общей численности (см. рис. 1). В р. Кан 30% численности дополняли ручейники. Вклад хирономид и поденок в общую биомассу в среднем составил 33%, на лидирующие позиции в рр. Абакан и Агул вышли веснянки (более 50%), а в рр. Мана и Кан – ручейники (более 40%).

В **р. Абакан** лидерами являлись поденки *E. sachalinensis*, *Rhithrogena* gr. *lepnevae* и *Epeorus* gr. *pellucidus*. В группе хирономид явных доминантов не отмечено, лишь в верховье исследованного участка в приоритете были *Micropsectra curvicornis* Tshernovskij, 1949 и *Stictochironomus* sp. Основу биомассы вносят веснянки *Pteronarcus reticulata* (Burmeister, 1839).

В **р. Мана** на верхнем участке преобладали поденки (*Ephemerella mucronata* (Bengtsson, 1909), *E. sachalinensis*, *E. aurivillii* Bengtsson, 1908, *Rh.* gr. *lepnevae*); биомассу составляли преимущественно ручейники (*Dicosmoecus palatus* McLachlan, 1872, *Rhyacophila* gr. *hyporhyacophila*, *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920, *Neophylax relictus* (Martynov, 1935) и веснянки *P. reticulata*. В нижнем районе реки в зообентосе преобладали личинки хирономид, среди которых количественно доминировали *M. gr. pedellus*.

В верховье **р. Кан** преобладали поденки *Ephemerella lenoki* Tshernova, 1952, *Rh.* gr. *lepnevae* и хирономиды *M. gr. pedellus*. Эпизодически отмечалось массовое развитие ручейников *Glossosoma* sp. и *C. nevae*. Биомассу чаще всего формировали крупные ручейники *S. marmorata*. В среднем и нижнем течении явное преимущество в развитии зафиксировано для поденок *E. sachalinensis*. Эпизодически лидирующие позиции занимали ручейники (*Sericostoma* sp., *C. nevae*, *Setodes* sp.) и поденки *Rh.* gr. *lepnevae*. Высокую биомассу обуславливали *E. sachalinensis* и *S. marmorata*.

В **р. Агул** повсеместно ядро доминирующего комплекса представляли поденки *E. gr. pellucidus* и *Rh.* gr. *lepnevae*. Они же составляли основу общей биомассы зообентоса, за исключением мест пребывания крупных веснянок *P. reticulata*. На заиленных песчано-галечных грунтах при снижении скорости течения развивались представители пелофильного хирономидного комплекса (*M. gr. pedellus*, *Stictochironomus* sp., *Polypedilum scalaenum* (Schränk, 1803), *Chironomus* sp., несколько видов танитарзин) и поденки *E. sachalinensis*.

Приток Агула – **р. Кунгус** – характеризовался доминированием хирономид *M. gr. pedellus* и поденок *E. sachalinensis*, эпизодически приоритет переходил к ручейникам *Psychomyia* sp. и поденкам *Cloeon* sp. Основную биомассу приносили крупные веснянки (*P. reticulata*), поденки (*E. sachalinensis*) и немногочисленные стрекозы *Ophiogomphus obscurus* Bartenef, 1930.

Количественное распределение донной фауны в притоках Енисея носило неоднородный характер (см. рис. 2). Наименьшая численность (577 экз./м<sup>2</sup>)

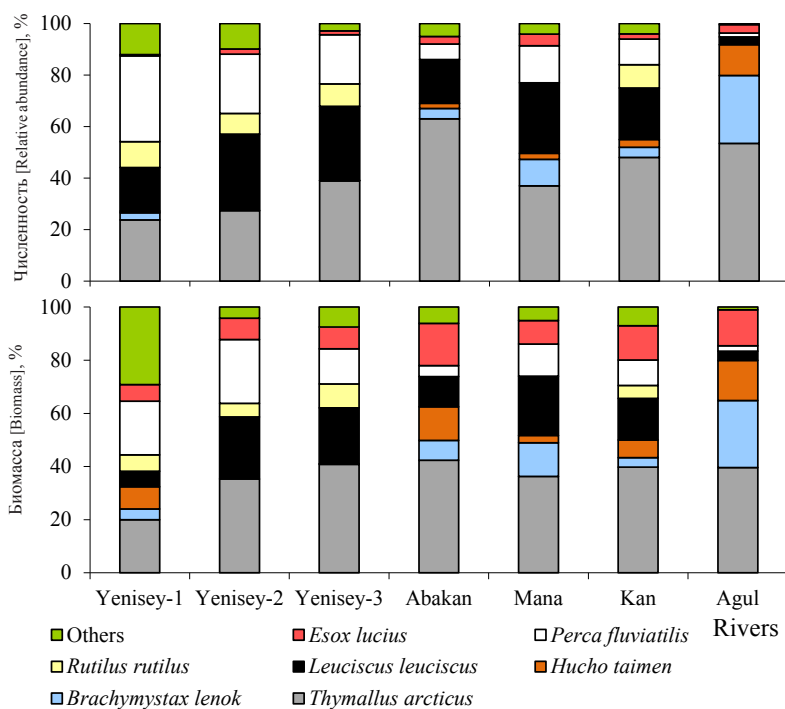


зафиксирована в р. Абакан, относящейся к бассейну Верхнего Енисея. Максимальная численность (2,8 тыс. экз./м<sup>2</sup>) характерна для р. Мана, впадающей в Енисей выше г. Красноярска (бассейн Среднего Енисея). В р. Кан, впадающей в Енисей ниже г. Красноярска, численность бентоса сопоставима с его притоками Агул и Кунгус (1,2–1,9 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Распределение биомассы в притоках Енисея зависело от таксономической структуры донных сообществ. Максимальные значения (10,1 и 12,3 г/м<sup>2</sup>) выявлены в рр. Мана и Кан и связаны с доминированием ручейников (см. рис. 1, 2). В рр. Абакан, Агул и Кунгус общая биомасса бентоса ниже (5,1, 3,8 и 7,9 г/м<sup>2</sup> соответственно), при этом основу составляют веснянки.

**Ихтиофауна.** В р. Енисей состав ихтиоценозов расширялся от верховья к низовью. Адаптивный (экологический) характер распределения видов и популяций рыб присущ, по сути дела, всем водоемам Сибири: в реках и озерах, расположенных на сравнительно больших высотах над уровнем моря, ихтиоценозы по числу входящих в них видов рыб бедны, а численность рыб низкая. Ограничивающую роль в формировании видового разнообразия ихтиоценозов играют небольшие размеры и модули стока рек, их высокие скорости течения и значительные уклоны, подвижность донного субстрата, отсутствие пойменной системы, короткий период открытой воды и ее низкие температуры, слабо развитая кормовая база рыб [30].

Согласно собственным и литературным данным [2, 31, 32] на участке 1 обитает 22 вида рыб и рыбообразных, на участке 2 – 25, на участке 3 – 31 вид. В контрольных уловах доминировали хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) (далее хариус), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (рис. 3), составляя в совокупности до 87% численности всех рыб. Доля хариуса и ельца в Енисее увеличивалась от верхья к низовью исследованного участка, а доля окуня, напротив, снизилась. В группу «прочие» вошли: на участке 1 – лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и язь *L. idus* (Linnaeus, 1758); на участке 2 – лещ, голец сибирский *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), подкаменщик сибирский *Cottus sibiricus* (Kessler, 1899), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874), тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814); на участке 3 – лещ, язь, ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), сиг *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758), пелядь *C. peled* (Gmelin, 1788).

Зарегулирование Енисея и создание Красноярского водохранилища, повлекшие нарушение гидрологического режима, в корне изменило реку, создав при этом новые условия обитания для водных организмов. До зарегулирования Енисея ихтиоценоз на участке реки от г. Красноярска до устья Ангары характеризовался как ельцово-стерляжий, в настоящее время – хариусово-ельцовый; сиг – второй по численности и биомассе вид после хариуса среди лососевидных рыб. Доминирование хариуса в уловах связано с увеличением продукции зообентоса. Кроме того, структурная перестройка ихтиоценоза во многом связана со скатом рыб из Красноярского водохранилища.



**Рис. 3.** Относительные численность и биомасса рыб в контрольных уловах в р. Енисей (верхнее и среднее течение) и его притоках

[Fig. 3. Relative abundance and biomass of fish in control catches in the Yenisey River (upstream and midstream) and its tributaries. On the Y-axis - Relative abundance and biomass of fish, %; on the X-axis - Investigated rivers]

Так, большая часть окуня и плотвы в приплотинной зоне Енисея имеет «водохранилищное» происхождение. За счет ската рыб из верхнего бьефа водохранилища, а также случайной интродукции ихтиофауна пополнилась форелью, пелядью, карпом, лещом и другими видами, из которых только лещ успешно натурализовался в реке [2]. В то же время зарегулирование стока оказало негативное воздействие на популяции осетровых, лососевых, сиговых и других ценных видов рыб, существенно нарушив их ареалы. Численность осетра *Acipenser baerii* (Brandt, 1869) и стерляди *A. ruthenus* (Linnaeus, 1758) в Енисее значительно сократилась, и они теперь встречаются в основном ниже устья Ангары [5]. Валик и нельма практически исчезли из состава ихтиофауны Енисея изучаемого участка реки. Тепловое загрязнение Енисея в результате функционирования ГЭС приводит к преждевременной инкубации икры сиговых рыб и как следствие – к неизбежной гибели личинки из-за отсутствия зоопланктона – пищи личинки [6].

**В притоках Енисея** по материалам открытой печати [19, 33] и собственным наблюдениям ихтиофауна представлена рыбами из 11 семейств

и 1 видом рыбообразных. В рр. Абакан, Мана и Кан зафиксировано 19, 21 и 24 видов рыб соответственно; в рр. Агул и Кунгус – 18. Исследованные нами притоки Енисея по составу ихтиофауны относятся к лососевому типу: хариус, таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) в совокупности составляли в среднем от 55 до 92% численности рыб в контрольных уловах (см. рис. 3).

Состав ихтиофауны в реках традиционно варьировал в пространственном аспекте в зависимости от ландшафтных и гидрологических условий. Ихтиоценоз р. Абакан в горных ландшафтах верхнего и среднего течения относится к лососевому типу, а в равнинных условиях нижнего течения – к смешанному типу с увеличением численности карповых, окуневых видов рыб и щуки. Наибольшее видовое разнообразие рыб наблюдается в нижнем течении реки. В горных районах р. Мана встречаются только хариус и голец; ниже по течению к ним добавляются ленок, таймень, налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), подкаменщик *C. sibiricus* (Kessler, 1899); на участке реки с развитой поймой появляются гольяны – речной *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) и озерный *Ph. percnurus* (Pallas, 1814), щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), окунь, елец, пескарь, речной сиг; еще ниже – ерш, шиповка *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925), плотва, язь, карась; в устье иногда встречаются стерлядь, тугун, минога *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905).

Верхнее течение р. Кан проходит через горный ландшафт и вместе с притоками является местом нагула и нереста ленка, тайменя и хариуса. Однако в наших уловах лососеобразные появились лишь ниже устья р. Агул. На территории Канской лесостепи (среднее течение) течение ослабевает, появляется заиленность, и уловы представлены ельцом, щукой, окунем, хариусом. На расстоянии 92 км от устья р. Кан зарегулирована плотиной Красноярской ГРЭС-2, которая не имеет рыбопропускных сооружений, поэтому популяции рыб нижнего бьефа изолированы от верхнего. Зона подпора характеризуется спокойным гидрологическим режимом, и ихтиофауна здесь представлена сообществами жилых речных и озёрно-речных видов (хариус, щука, плотва, елец, окунь, карась и др.), а также единично встречающимися рыбами, использующими данный участок реки для нереста и зимовки (шиповка), и вид-акклиматизант (лец), успешно натурализовавшийся в новых условиях; из объектов рыбоводства встречаются карп, радужная форель и канальный сомик. Нижний участок Кана имеет горный характер и труднодоступен; здесь отмечены максимальные сетные уловы хариуса, ленка, тайменя, сига.

Уровень современных рыбных запасов исследованных рек Мана, Агул и Кунгус напрямую связан с деятельностью человека в XX столетии, когда большой урон ихтиофауне нанесен молевым сплавом. Так, популяция стерляди, которая исторически обитала в р. Мана, практически исчезла. Осуществление промышленной добычи рыбы в 1950–1980 гг. в рр. Агул и Мана еще более ухудшило состояние ихтиоценозов. Промысел не ограничивался

периодами вылова и велся в «критические» для рыбы периоды – во время нерестовых миграций и ската на зимовку. В настоящее время в бассейне р. Агул исчезли сиг и тугун, что связано с последствиями лесосплава и экологией сиговых рыб (осеннее-зимний нерест) [19]. Близость изучаемых рек к промышленным центрам (гг. Красноярск, Канск, Зеленогорск, Бородино) увеличивает пресс рыболовов-любителей и браконьеров. При этом ежегодно сокращается численность тайменя, ленка, хариуса [7].

В сложившихся условиях восстановление численности ценных для региона видов рыб возможно только при комплексе мероприятий, в котором искусственное воспроизводство играет немаловажную роль. Выделение объектов искусственного воспроизводства происходит согласно ряду критериев, учитывающих рыбохозяйственную и природную ценность вида, состояние и естественное воспроизводство запасов, ущерб от хозяйственной деятельности и др. В Енисейском рыбохозяйственном районе, согласно результатам наших исследований, приоритетные группы объектов искусственного воспроизводства по мере убывания представлены следующим образом: 1) стерлядь, обыкновенный таймень, сиг, сибирский осетр; 2) ленок; 3) хариус сибирский.

**Приёмная ёмкость водотоков.** Основой рыбопродуктивности водных объектов является уровень развития в них кормовых ресурсов. Известно, что сообщество зоопланктона не играет существенной роли в формировании кормовой базы рыб исследованных водотоков [4, 5, 19]. Поскольку облигатных планктофагов в составе ихтиофауны исследованных рек нет, и основную ее часть составляют бентофаги, то потенциальную рыбопродуктивность рассчитывали, исходя из резерва продукции зообентоса.

Наименьшей потенциальной рыбопродуктивностью (менее 20 кг/га) характеризовались рр. Енисей (участок от г. Кызыл до г. Шагонар), Абакан, Агул (табл. 2). В Енисее от Майнской ГЭС до г. Абакан рыбопродуктивность достигала максимума (96 кг/га). Обилие зообентоса на данном участке определяется высокой степенью зарастания мелководной зоны макрофитами, где в массе обитают амфиподы. Известно, что в зарослях макрофитов кормовые объекты, особенно амфиподы, труднодоступны для массового потребления взрослыми рыбами [34]. Поэтому при расчете рыбопродуктивности на данном участке Енисея биомасса зообентоса в фитофильных сообществах не учитывалась.

Расчетные величины потенциальной рыбопродуктивности превышают ихтиомассу основных бентофагов (ленок, хариус), полученную исходя из контрольных уловов (см. табл. 2), поскольку факторы гибели, как естественной, так и промысловой, методически не учитываются.

Основываясь на потенциальной рыбопродуктивности водного объекта, а также на численности и биомассе рыб, общий предельно допустимый объем вселения подращенной молоди для целей искусственного воспроизводства может достигать 139,28 млн шт. (табл. 3). Первое место по объемам вселе-

ния занимает молодь лососевых рыб (таймень, ленок, хариус) – 135,82 млн шт. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангары), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус.

Таблица 2 [Table 2]

**Потенциальная рыбопродуктивность бассейна р. Енисей  
(верхнее и среднее течение)  
[Potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream)]**

Водный объект [Waterbody]	Биомасса зообентоса, г/м <sup>2</sup> [Zoobenthos biomass, g/m <sup>2</sup> ]	Продукция зообентоса, г/м <sup>2</sup> [Zoobenthos products, g/m <sup>2</sup> ]	Площадь участка, га [Water surface area, ha]	Продукция зообентоса, т [Zoobenthos products, t]	Потенциальная рыбопродуктивность, кг/га [Potential fish productivity, kg/ha]	Ихтиомасса бентофагов*, кг/га [Ichthyomass of benthophages, kg/ha]
р. Енисей (от г. Кызыл до г. Шагонар) [Yenisey River (from Kyzyl city to Shagonar city)]	4,20±1,68	12,6±5,03	7 963	1 003	10,5	2,3
р. Енисей (от Майнской ГЭС до г. Абакан) [Yenisey River (from the Mainskaya HPS to Abakan city)]	14,3±2,38**	42,9±7,14**	3 082	1 322**	35,8	17,2
р. Енисей (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) [Yenisey River (from the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River)]	10,5±2,51	31,6±7,54	24 440	7 699	26,3	18,8
р. Абакан [Abakan River]	5,08±1,84	15,2±5,51	9 438	1 438	12,7	8,6
р. Мана [Mana River]	12,3±2,35	37,0±7,03	3 542	1 307	30,8	4,5
р. Кан [Kan River]	10,8±1,80	32,3±5,38	10 707	3 469	27,0	6,9
р. Агул [Agul river]	3,76±0,72	11,3±2,17	4 427	503	9,5	4,5
р. Кунгус [Kungus River]	7,86±1,11	23,6±3,33	870	205	19,6	4,5

*Примечание.* \* – ихтиомасса основных бентофагов (ленок, хариус) согласно контрольным уловам; \*\* – без учета фитофильного зообентоса.

[Note. \* ichthyomass of major benthophages (lenok, grayling) according to control catches; \*\* without regard to phytophilic zoobenthos].

Таблица 3 [Table 3]

**Предельно допустимые объемы (млн шт.) вселения объектов искусственного воспроизводства в бассейн р. Енисей (верхнее и среднее течение)**  
**[The maximum permissible volumes (million pieces) of installation of artificial reproduction objects in the Yenisey basin (upstream and midstream)]**

Водный объект [Waterbody]	Объекты искусственного воспроизводства [Artificial reproduction objects]						Итого [Total]
	Осетр [Sturgeon]	Стерлядь [Sterlet]	Хариус [Grayling]	Ленок [Lenok]	Сиг [Whitefish]	Таймень [Taimen]	
р. Енисей (от г. Кызыл до г. Шагонар) [Yenisey River (from Kyzyl city to Shagonar city)]	–	0,13	8,36	0,16	–	0,12	<b>8,77</b>
р. Енисей (от Майнской ГЭС до г. Абакан) [Yenisey River (from the Mainskaya HPS to Abakan city)]	–	0,17	11,02	0,21	–	0,12	<b>11,52</b>
р. Енисей (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) [Yenisey River (from the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River)]	0,44	1,78	49,01	0,96	0,56	0,12	<b>52,87</b>
р. Абакан [Abakan River]	–	0,19	19,98	0,23	–	0,12	<b>20,52</b>
р. Мана [Mana River]	–	0,17	10,47	0,20	–	0,07	<b>10,91</b>
р. Кан [Kan River]	–	–	26,45	0,40	0,02	0,11	<b>26,98</b>
р. Агул [Agul River]	–	–	5,24	0,08	–	0,11	<b>5,43</b>
р. Кунгус [Kungus River]	–	–	2,14	0,03	–	0,11	<b>2,28</b>
Итого [Total]	0,44	2,44	132,67	2,27	0,58	0,88	139,28

Полученные значения допустимых объемов вселения молоди исследованных водотоков дают представление о том, что рыбохозяйственный потенциал исследованных нами водотоков очень высок. Однако осуществляемых на сегодняшний день объемов вселения явно недостаточно для обеспечения высокой и устойчивой рыбопродуктивности водоемов. В Енисейском рыбохозяйственном районе за период 2012–2016 гг. в общей сложности выпущено около 29 млн шт. молоди, ежегодно выпускается в среднем 5,8 млн шт. молоди рыб. Лидирующие позиции по выпуску искусственно выращенной молоди занимают осетровые (осетр, стерлядь) и хариус [35]. При этом ущерб водным объектам от разноплановой антропогенной нагрузки существенно превышает уровень проводимых компенсационных мероприятий, которые ограничиваются, в свою очередь, мощностью рыбоводных заводов в регионе. Восстановление искусственным воспроизводством популяций ценных для региона рыб в полном объеме не решает возникшую проблему. Как показывает мировой опыт [36–38], необходимо разработать целый комплекс мер, включающий охрану водных биоресурсов, рациональную организацию промысла (любительского рыболовства) и т.д. Также, важно учитывать воз-

можные негативные последствия от вселения искусственно выращенной рыбы при взаимодействии с аборигенной ихтиофауной в естественных условиях [39, 40].

### Заключение

В р. Енисей и его притоках организмы зообентоса являются основой кормовой базы рыб. В донной фауне преобладали литореофильные беспозвоночные, в частности – личинки насекомых. Макрозообентос р. Енисей характеризовался низкой биомассой ( $4,2 \text{ г/м}^2$ ) в верховье и максимальной на участке от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан ( $19,5 \text{ г/м}^2$ ), где в массе развиваются амфиподы байкальского происхождения. Распределение биомассы в притоках Енисея зависело от таксономической структуры донных сообществ. Высокие значения бентоса выявлены в рр. Мана и Кан ( $12,3$  и  $10,8 \text{ г/м}^2$  соответственно) при доминировании ручейников. В рр. Абакан, Агул и Кунгус биомасса в среднем не превышала  $8 \text{ г/м}^2$ , основной вклад составляли веснянки. В ихтиоценозах Енисея на исследованных участках доминировали хариус, елец и окунь. Притоки Енисея относятся к лососеобразному типу, где основу ихтиофауны составляли хариус, таймень и ленок. Выявлено, что рыбохозяйственный потенциал бассейна Енисея высок. Общий предельно допустимый объем вселения подрощенной молоди (преимущественно таймень, ленок, хариус) для целей искусственного воспроизводства может достигать 140 млн шт. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангары), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус.

*Авторы благодарят с.н.с., д-ра биол. наук В.А. Заделенова (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов, г. Красноярск, Россия) за рекомендации при подготовке рукописи.*

### Литература

1. Gladyshev M.I., Moskvicheva A.V. Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna // Doklady Biological Sciences. 2002. Т. 383, № 1–6. С. 138–140.
2. Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
3. Пономарева Ю.А., Постникова П.В. Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 167–182.
4. Гадинов А.Н., Долгих П.М. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестник КрасГАУ. 2008. № 3. С. 169–174.



5. Заделенов В.А. Современное состояние популяций осетровых рыб (Acipenseridae) и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, вып. 3. С. 287–291.
6. Белов М.А., Заделенов В.А. Состояние нерестовой части популяции нельмы *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) в реке Енисей // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 368. С. 177–179.
7. Шадрин Е.Н., Иванова Е.В. Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана // Рыбное хозяйство. 2012. № 5. С. 83–88.
8. Uiblein F., Jagsch A., Honsig-Erlenburg W., Weiss S. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters // Journal of Fish Biology. 2001. Vol. 59. PP. 223–247.
9. Cowx I.G. Characterisation of inland fisheries in Europe // Fisheries Management and Ecology. 2015. Vol. 22. PP. 78–87.
10. Тренклер И.В. Рыбоводные программы для повышения запасов ценных видов рыб в Северной Америке. 2. Атлантическое побережье. Лососевидные рыбы // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2018. № 2. С. 60–75.
11. Lapointe N.W.R., Fuller P.L., Mathew N., Murphy B.R., Angermeier P.L. Pathways of fish invasions in the Mid-Atlantic region of the United States // Management of Biological Invasions. 2016. Vol. 7, Iss. 3. PP. 221–233.
12. Lichatowich J., Mobrand L., Lestelle L. Depletion and extinction of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): A different perspective // ICES Journal of Marine Science. 1999. Vol. 56, Is. 4. PP. 467–472.
13. Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Waples R.S., Blouin M.S. Effective size of a wild salmonid population is greatly reduced by hatchery supplementation // Heredity. 2012. № 109. PP. 254–260.
14. Тренклер И.В. «Консервационная аквакультура» США и Канады. 1. Редкие и исчезающие виды осетрообразных // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2016. № 11. С. 58–70.
15. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М. : Наука, 1975. 240 с.
16. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолыхина. СПб. : ЗИН, 1994. Т. 1. 399 с.; 1995. Т. 2. 627 с.; 1997. Т. 3. 439 с.; 1999. Т. 4. 998 с.; 2001. Т. 5. 836 с.; 2004. Т. 6. 528 с.
17. Brundin L. Zur Systematik der Orthocladinae (Diptera, Chironomidae) // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 1982. Bd. 37. S. 5–185.
18. Cranston P.S. A key to larvae of the british // Freshwater biological association scientific publications. 1982. № 45. PP. 1–152.
19. Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Щур Л.А. Современное состояние водных биологических ресурсов водотоков Ирбейского района (рр. Агул, Кунгус) // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск : КНИИГиМС, 2004. Вып. 6. С. 48–57.
20. Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Методический подход к определению совокупного допустимого улова рыб малых водоёмов // Труды ВНИРО. 2014. Т. 151. С. 136–140.
21. Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
22. Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск : Ин-т географии СО РАН, 2001. 163 с.
23. Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology & Hydrobiology. 2007. Vol. 7, № 1. PP. 71–77.

24. Webster J.R. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve // J. North Am. Benthol. Soc. 2007. № 26. PP. 375–389.
25. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 5. С. 530–540.
26. Masikini R., Kaaya L.T., Chicharo L. Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial 4 and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania // Ecohydrology & Hydrobiology. 2018. Vol. 18, № 2. PP. 130–141.
27. Clarke A., MacNally R., Bond N., Lake P.S. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review // Freshwater Biology. 2008. Vol. 53. PP. 1707–1721.
28. Яныгина Л.В. Макрозообентос как показатель экологического состояния горных водотоков // Экология. 2017. № 2. С. 141–146.
29. Andrianova A., Shaparev N., Yakubailik O. Geoinformation support and web technologies for problems of hydrobiological monitoring of Yenisei river // MATEC Web of Conferences. 2016. Vol. 79. Article 01056. doi: [10.1051/mateconf/20167901056](https://doi.org/10.1051/mateconf/20167901056)
30. Попов П.А. О характере распределения рыб на территории горного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 141–149.
31. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. М. : Пищепромиздат, 1958. Т. 44. С. 97–178.
32. Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2013. 303 с.
33. Запекина-Дулькейт Ю.И., Дулькейт Ю.И. Рыбы бассейна р. Маны // Вопросы изучения гидрофауны водоемов верхнего Енисея. Красноярск: Кр. книж. изд-во, 1972. Вып. IX. С. 106–179.
34. MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A., Fielding N., Constable A., Hall N., Aldridge D., Renals T., Diamond M. The Ponto–Caspian “killer shrimp”, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles // Aquat. Invasions. 2010. Vol. 5, № 4. PP. 441–445.
35. Дербинева (Иванова) Е.В. Искусственное воспроизводство рыб в Енисейском рыбохозяйственном районе // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление: сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. С. 395–397.
36. Molony B.W., Lenanton R., Jackson G., Norriss J. Stock enhancement as a fisheries management tool // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2003. Vol. 13. PP. 409–432.
37. Bell J.D., Bartley D.M., Lorenzen K., Loneragan N.R. Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress // Fisheries Research. 2006. Vol. 80. PP. 1–8.
38. Cooke S.J., Paukert C., Hogan Z. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration // Endangered species research. 2012. Vol. 17. PP. 179–191.
39. Einum S., Fleming I.A. Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids // Nordic Journal of Freshwater Research. 2001. Vol. 75. PP. 56–70.
40. Jonsson B., Jonsson N. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish // ICES Journal of Marine Science. 2006. Vol. 63. PP. 1162–1181.

Поступила в редакцию 17.04.2018 г.; повторно 28.11.2018 г.;  
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.

**Авторский коллектив:**

**Андреанова Анна Владимировна** – канд. биол. наук, с.н.с. зав. Отделом технологий мониторинга природной среды ФГБУН Институт вычислительного моделирования СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50, строение 44); с.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: [AndrAV@icm.krasn.ru](mailto:AndrAV@icm.krasn.ru)

**Дербинева Елена Валерьевна** – канд. биол. наук, н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**Гадинов Андрей Николаевич** – канд. биол. наук, н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33).

**Кривоуцкий Дмитрий Андреевич** – м.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**Мельников Иван Иванович** – м.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**For citation:** Andrianova AA, Derbineva EV, Gadinov AN, Krivolutskiy DA, Melnikov II. Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:142-163. doi: 10.17223/19988591/45/8 In Russian, English Summary

**Anna V. Andrianova<sup>1,2</sup>, Elena V. Derbineva<sup>2</sup>,  
Andrey N. Gadinov<sup>2</sup>, Dmitriy A. Krivolutskiy<sup>2</sup>, Ivan I. Melnikov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation*

<sup>2</sup> *Krasnoyarsk Branch of VNIRO («Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs»), Krasnoyarsk, Russian Federation*

## **Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream)**

The Yenisey basin had been famous for its fish richness for a long time, and the core of the fishery had been such valuable species as salmon, whitefish and sturgeon. However, the construction of the Angara-Yenisey cascade of hydroelectric power stations, domestic and industrial waste pollution, and intensive consumer catching played a huge role in changing fish habitats and the structure of ichthyocenosis. The complex anthropogenic load eventually led to a reduction in stocks and a decrease in the natural reproduction of valuable and highly valued fish species. To preserve and restore natural populations of valuable fish species, it is necessary to increase the efficiency of reproduction, both natural and artificial. On the other hand, successful implementation of aquaculture plants is impossible without assessing fish stocks, their demographic status, habitat conditions and capacious information about the feed base. The aim of this research was to reveal the current development level of ichthyofauna and feed base in the Yenisey basin, and, on this basis, to assess the potential fish productivity and the maximum allowable volumes of introduction of juvenile fish as objects of artificial reproduction.

In 2015, we carried out zoobenthos and ichthyofauna studies in the Yenisey and the rivers of its basin (Abakan, Mana, Kan, Agul, Kungus) (*See Table 1*). In the Yenisey, the material was collected from 5 stations in the upper reaches (the Republics of Tyva and Khakassia) and 10 stations in the middle reaches (from the dam of the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River); in the tributaries of the Yenisey there were from 4 (Kungus River) to 10 (Mana River) stations. In the collection and processing of ichthyological and hydrobiological material, we used generally accepted methods. Zoobenthos samples were taken in watercourse ripals; fishing was confined to the sites of hydrobiological sampling. We assessed potential fish productivity based on the reserve of benthic feeding organisms' production. The total biomass of forage organisms (zoobenthos) was calculated taking into account the area of the water body. The maximum allowable amount of immigration of juveniles (larvae) of artificial reproduction objects, which can be released into a water body, was determined based on the reserve of production of food organisms, as well as taking into account the yield to the fishery (the commercial stock replenishment factor) and the average mass of fish producers. In total, we carried out 54 control catches with fixed nets and 30 catches with drift nets. Ichthyocenoses were described according to Gadinov and Dolgikh (2008) and Zadelenov et al. (2004). This research presents the results of studying 175 zoobenthos samples and approximately 600 fish samples selected for a comprehensive biological analysis.

In the benthic fauna of the investigated watercourses, lithoreophilic organisms predominated, they populated stony soils on a fast current. The basis of biomass in the upper reaches of the Yenisey and in its tributaries was mayflies, stoneflies and caddis flies; within the republic of Khakassia and in the middle reaches of the Yenisey, amphipods and chironomids took the lead (*See Fig. 1*). The Yenisei was characterized by a low biomass in the upper reaches ( $4.2 \text{ g/m}^2$ ) and the maximum biomass in the area from the Mainskaya dam to the city of Abakan ( $19.5 \text{ g/m}^2$ ), where Baikal-born amphipods develop in bulk. High values were found in the Mana and Kan Rivers ( $12.3$  and  $10.8 \text{ g/m}^2$ , correspondingly) with caddisflies' domination. In the Abakan, Agul and Kungus Rivers, the biomass did not exceed  $8 \text{ g/m}^2$ , on average, the main contribution was made by stoneflies (*See Fig. 2*). Grayling, dace and perch dominated in the studied areas in ichthyocenoses of the Yenisey; the tributaries of the Yenisey belong to the salmon-like type, the basis of the ichthyofauna was taimen, lenok and grayling (*See Fig. 3*). Since there are no obligate plankton eaters in the ichthyofauna of the investigated rivers, the potential fish productivity was calculated on the basis of the reserve of zoobenthos production. The upper reaches of the Yenisey and tributaries of the Abakan and Agul Rivers are characterized by the lowest potential fish productivity (less than  $20 \text{ kg/ha}$ ) (*See Table 2*). In the Yenisey from the Mainskaya HPS to Abakan (Republic of Khakassia), the potential fish productivity reaches the maximum ( $96 \text{ kg/ha}$ ) due to the abundance of higher aquatic vegetation in the ripal of the river, which is densely populated by amphipods. However, food objects in macrophyte thickets are difficult to access for mass consumption by adult fish, so we did not take into account the fish productivity of the shallow-water zone when calculating the receiving capacity in this area. The total maximum permissible volume of introduction of grown-up juvenile fish (mainly taimen, lenok, grayling) into the studied watercourses for the purposes of artificial reproduction can reach 140 million pieces (*See Table 3*). The greatest receiving capacity (53 million pieces) is possessed by the Yenisey (on the area from the dam of the Krasnoyarsk HPS to the Angara River), the lowest by the Agul River and its tributary Kungus (5.4 and 2.3 million pieces, correspondingly). The received values of the permissible volumes of juvenile infestation of the studied watercourses give an idea that the fishery potential of the studied watercourses is very high. Nevertheless, to restore the population of fish valuable for the region through artificial reproduction, it

is necessary to develop a whole range of measures, including the protection of aquatic biological resources and the rational organization of the fishery.

*The paper contains 3 Figures, 3 Tables and 40 References.*

**Key words:** *Acipenser ruthenus*; *Thymallus arcticus*; *Brachymystax lenok*; *Coregonus lavaretus*; zoobenthos; ichthyofauna; artificial reproduction.

**Acknowledgments:** The authors thank VA Zadelenov, Dr.Sci. (Biol.), Senior Researcher (Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, Russia), for recommendations in preparing the manuscript.

### References

1. Gladyshev MI, Moskvicheva AV. Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna. *Doklady Biological Sciences*. 2002;383(1-6):138-140.
2. Andrianova AV. Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):74-88. doi: [10.17223/19988591/21/6](https://doi.org/10.17223/19988591/21/6) In Russian, English Summary
3. Ponomareva YuA, Postnikova PV. Temporal dynamics of structural and functional characteristics of the Yenisei river phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric power station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:167-182. doi: [10.17223/19988591/38/10](https://doi.org/10.17223/19988591/38/10) In Russian, English Summary
4. Gadinov AN, Dolgikh PM. Prostranstvenno-vidovaya struktura ikhtiotensoza, otnositel'naya chislennost' i faktory, vliyayushchie na raspredelenie ryb r. Enisey [Spatial and species composition of ichthyocenosis; relative abundance and factors affecting fish distribution in the Yenisey River]. *The Bulletin of KrasGAU*. 2008;3:169-174. In Russian
5. Zadelenov VA. Sovremennoe sostoyaniye populyatsiya osetrovyykh ryb (Acipenseridae) i ikh kormovoy bazy v basseynе Eniseya [Modern state of Sturgeon (Acipenseridae) populations and their nutrition base in the Yenisei river basin]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2000;7(3):287-291. In Russian
6. Belov MA, Zadelenov VA. Condition of spawning of part of *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) population in Yenisei River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2013;368:177-179. In Russian
7. Shadrin EN, Ivanova EV. Artificial reproduction of Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) under conditions of temporary fish-breeding farm on the Yenisey and Mana rivers. *Rybnoe khozyaystvo = Fisheries*. 2012;5:83-88. In Russian
8. Uiblein F, Jagsch A, Honsig-Erlenburg W, Weiss S. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters. *Journal of Fish Biology*. 2001;59:223-247. doi: [10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x)
9. Cowx IG. Characterisation of inland fisheries in Europe. *Fisheries Management and Ecology*. 2015;22(1):78-87. doi: [10.1111/fme.12105](https://doi.org/10.1111/fme.12105)
10. Trenkler IV. Hatchery programs in North America: Hatchery programs in North America. Atlantic coast. Salmonoid fishes. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo = Fish and Fisheries*. 2018;2:60-75. In Russian
11. Lapointe NWR, Fuller PL, Mathew N, Murphy BR, Angermeier PL. Pathways of fish invasions in the Mid-Atlantic region of the United States. *Management of Biological Invasions*. 2016;7(3):221-233. doi: [10.3391/mbi.2016.7.3.02](https://doi.org/10.3391/mbi.2016.7.3.02)
12. Lichatowich J, Mobrand L, Lestelle L. Depletion and extinction of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): A different perspective. *ICES Journal of Marine Science*. 1999;56(4):467-472. doi: [10.1006/jmsc.1999.0457](https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0457)
13. Christie MR, Marine ML, French RA, Waples RS, Blouin MS. Effective size of a wild salmonid population is greatly reduced by hatchery supplementation. *Heredity*. 2012;109:254-260. doi: [10.1038/hdy.2012.39](https://doi.org/10.1038/hdy.2012.39)

14. Trenkler IV. Conservation aquaculture of USA and Canada: Part 1. Threatened and endangered species of Acipenseriformes. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo = Fish and Fisheries*. 2016;11:58-70. In Russian
15. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov* [Methods for studying biogeocenoses of inland waters]. Mordukhay-Boltovskoy FD, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 240 p. In Russian
16. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories]. Tsalolikhin SYa, editor. Vol. 1. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1994. 399 p.; Vol. 2. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1995. 627 p.; Vol. 3. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1997. 439 p.; Vol. 4. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1999. 998 p.; Vol. 5. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 2001. 836 p.; Vol. 6. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 2004. 528 p. In Russian
17. Brundin L. Zur Systematik der Orthocladinae (Diptera, Chironomidae). *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*. 1956;37:5-185. In German
18. Cranston PS. A key to larvae of the British. *Freshwater Biological Association Scientific Publications*. 1982;45:1-152.
19. Zadelenov VA, Shadrin EN, Shchur LA. Sovremennoe sostoyanie vodnykh biologicheskikh resursov vodotokov Irbeyskogo rayona (rr. Agul, Kungus) [Current state of water biological resources of watercourses in Irbeyskiy district (Agul and Kungus Rivers)]. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany prirodnikh resursov Tsentral'noy Sibiri* [Problems of using and protecting natural resources in Central Siberia]. Miroshnikov AE, editor. Krasnoyarsk: KNIIGiMS Publ.; 2004. Vol. 6. pp. 48-57. In Russian
20. Shashulovsky VA, Mosiyash SS. The methodological approach to determination of the cumulative allowable catch of fishes of small reservoirs. *Trudy VNIRO*. 2014;151:136-140. In Russian
21. Greze VN. Kormovye resursy ryb reki Enisey i ikh ispol'zovanie [Feed resources of fish in the Yenisey River and their use]. Vol. 41. Moscow: Pishchepromizdat Publ.; 1957. 236 p. In Russian
22. Korytnyy LM. Basseynovaya kontseptsiya v prirodopol'zovanii [Basin concept in natural resource management]. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography SB RAS Publ.; 2001. 163 p. In Russian
23. Khrennikov V, Baryshev I, Shustov Y, Pavlov V, Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia). *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2007;7(1):71-77.
24. Webster JR. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve. *J. North Am. Benthol. Soc.* 2007;26:375-389. doi: [10.1899/06-095.1](https://doi.org/10.1899/06-095.1)
25. Shitikov VK, Zinchenko TD. Statistical analysis of structural variations of benthic communities and testing the hypothesis of river continuum. *Water Resources*. 2014;41(5):543-552. doi: [10.1134/S0097807814050121](https://doi.org/10.1134/S0097807814050121)
26. Masikini R, Kaaya LT, Chicharo L. Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial 4 and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2018;18(2):130-141. doi: [10.1016/j.ecohyd.2018.03.004](https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2018.03.004)
27. Clarke A, MacNally R, Bond N, Lake PS. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: A review. *Freshwater Biology*. 2008;53:1707-1721. doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x)
28. Yanygina LV. Macrozoobenthos as an indicator of the ecological state of mountain watercourses. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(2):185-190. doi: [10.1134/S1067413617020114](https://doi.org/10.1134/S1067413617020114)
29. Andrianova A, Shaparev N, Yakubailik O. Geoinformation support and web technologies for problems of hydrobiological monitoring of Yenisei river. *MATEC Web of Conferences*. 2016;79(01056). doi: [10.1051/mateconf/20167901056](https://doi.org/10.1051/mateconf/20167901056)
30. Popov PA. On the nature of fish distribution in Gorny Altai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;2(22):141-149. In Russian, English Summary



31. Podlesnyy AV. Ryby Eniseya, usloviya ikh obitaniya i ispol'zovanie [Fish of the Yenisey River, their habitat conditions and use]. In: *Izvestiya VNIORKh*. 1958;44:97-178. In Russian
32. Vyshegorodtsev AA, Zadelenov VA. Promyslovye ryby Eniseya [Commercial fish of the Yenisey River]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2013. 303 p. In Russian
33. Zapekina-Dul'keyt Yu, Dul'keyt YuI. Ryby basseyna r. Many [Fish of the Mana River basin]. In: *Voprosy izucheniya gidrofauny vodoemov verkhnego Eniseya* [Issues of studying the hydrofauna of the upper Yenisey River]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe Publ.; 1972. Vol. IX; pp. 106-179. In Russian
34. MacNeil C, Platvoet D, Dick JTA, Fielding N, Constable A, Hall N, Aldridge D, Renals T, Diamond M. The Ponto-Caspian "killer shrimp", *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles. *Aquat. Invasions*. 2010;5(4):441-445. doi: [10.3391/ai.2010.5.4.15](https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.4.15)
35. Derbineva (Ivanova) EV. Iskusstvennoe vosproizvodstvo ryb v Eniseyskom rybokhozyaystvennom rayone [Artificial reproduction of fish in the Yenisei fishery area]. In: *Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie* [Aquatic biological resources of Russia: Condition, monitoring, management. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. (Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, 3-6 October 2017)]. D'yakov YuP, editor-in-chief. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Publ.; 2017 pp. 395-397. doi: [10.15853/978-5-902210-51-1](https://doi.org/10.15853/978-5-902210-51-1) In Russian
36. Molony BW, Lenanton R, Jackson G, Norriss J. Stock enhancement as a fisheries management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2003;13:409-432. doi: [10.1007/s1160-004-1886-z](https://doi.org/10.1007/s1160-004-1886-z)
37. Bell JD, Bartley DM, Lorenzen K, Loneragan NR. Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress. *Fisheries Research*. 2006;80:1-8. doi: [10.1016/j.fishres.2006.03.008](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.03.008)
38. Cooke SJ, Paukert C, Hogan Z. Endangered river fish: Factors hindering conservation and restoration. *Endangered species research*. 2012;17:179-191. doi: [10.3354/esr00426](https://doi.org/10.3354/esr00426)
39. Einum S, Fleming IA. Implications of stocking: Ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 2001;75:56-70.
40. Jonsson B, Jonsson N. Cultured Atlantic salmon in nature: A review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science*. 2006;63:1162-1181. doi: [10.1016/j.icesjms.2006.03.004](https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.004)

Received 17 April 2018; Revised 28 November 2018;  
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019

#### Author Info:

**Andrianova Anna V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Environmental Monitoring Technologies Department, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation; Senior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO ("Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs"), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: [AndrAV@icm.krasn.ru](mailto:AndrAV@icm.krasn.ru)

**Derbineva Elena V**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO ("Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs"), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**Gadinov Andrey N**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO ("Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs"), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**Krivolutskiy Dmitriy A**, Junior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO ("Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs"), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)

**Melnikov Ivan I**, Junior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO ("Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs"), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: [nii\\_erv@mail.ru](mailto:nii_erv@mail.ru)