

ЗООЛОГИЯ

УДК 574.587

doi: 10.17223/19988591/21/6

А.В. Андрианова

Институт вычислительного моделирования СО РАН (г. Красноярск)

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ЕНИСЕЙСКОГО ЗООБЕНТОСА В НИЖНЕМ БЬЕФЕ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС

Работа выполнена в рамках проекта СО РАН и НАН Беларуси
№ 4 «Устойчивое развитие, природно-техногенная безопасность,
ГИС и риски территорий (Беларусь и Сибирь)».

Проведены исследования сообществ зообентоса р. Енисей на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Подкаменной Тунгуски. Описан видовой состав, представлены количественные параметры и пространственная динамика развития донной фауны беспозвоночных. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз с преобладанием хирономид, олигохет и амфипод. После слияния с Ангарой возрастают площади, занятые песчаными отложениями. При этом доля амфипод и олигохет существенно снижается, им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники. Зарегулирование Енисея привело к глобальным изменениям в зообентосе реки, прежде всего к распространению байкальских амфипод выше устья Ангары. Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз. Доля амфипод в биомассе зообентоса увеличилась в 10 раз, хирономид – в 9 раз, олигохет – в 40 раз. Анализ временной динамики указывает на продолжающееся увеличение биомассы зообентоса Верхнего Енисея.

Ключевые слова: *р. Енисей; зообентос; литореофильный биоценоз; последствия зарегулирования; амфиподы.*

Введение

Енисей – главная водная артерия Сибири, входит в число семи самых крупных рек мира и является наиболее многоводной рекой нашей страны. Его средний сток 19 800 м³/с, что превышает таковой Волги более чем в 2 раза. По размерам бассейна (2 580 тыс. км²) Енисей уступает только Амазонке, Конго и Миссисипи с Миссури. Интерес к бассейну Енисея возрос в связи с его интенсивным комплексным использованием: строительством ГЭС, транспортировкой крупнотоннажных судов, водоснабжением городов и поселков, рыболовством, в рекреационных целях. В результате широко развернувшегося гидростроительства бассейн превращен в каскад крупнейших

в мире водохранилищ. В настоящее время в бассейне Енисея имеется большое количество предприятий разного профиля, существенно увеличился сток всех видов сбросов, поступающих в воду Енисея от городов и поселков.

С вводом в эксплуатацию Красноярской ГЭС в р. Енисей произошло коренное изменение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов. Последствия зарегулирования прослеживаются по некоторым показателям на расстоянии более 1,5 тыс. км от створа гидроузла [1]. Экологические перестройки в сообществах гидробионтов требуют углубленного изучения и многолетнего мониторинга как для оценки нанесенного экологического ущерба, так и для выработки научных основ стратегии преодоления негативных последствий и восстановления биологического потенциала экосистемы Енисея. В настоящее время система гидробиологического мониторинга на Енисее практически отсутствует.

Как известно, в реках важнейшим звеном экосистемы является сообщество зообентоса – беспозвоночных обитателей дна. Исследование донной фауны является неотъемлемой частью в изучении водных экосистем. На всем протяжении Енисея зообентос занимает главенствующее положение в пищевой цепи, в отличие от планктона, развитие которого ограничивается значительной скоростью течения и сопутствующей ей большой мутностью воды; лишь в губе и дельте количество планктона возрастает [2]. В рационе ценных видов рыб, обитающих в Енисее (сиговые, лососевые, осетровые, хариусовые и др.), зообентос составляет 54% по весу; растительность, рыба и воздушные насекомые – по 22, 18 и 6% соответственно [3, 4].

Основные гидробиологические исследования Енисея были начаты еще до интенсивного хозяйственного освоения реки. Наиболее полная и подробная работа по изучению кормовых ресурсов Енисея, в том числе и зообентоса, была проведена в середине 1950-х гг. В.Н. Грезе в ходе комплексной экспедиции [5]. До этого времени бентос изучался менее систематично по сравнению с планктоном [6, 7]. Новый этап исследований в Енисее вызван строительством Красноярской (1967 г.), а затем и Саяно-Шушенской ГЭС (1978 г.). Впоследствии гидробиологические работы ниже плотины Красноярской ГЭС осуществлялись эпизодически, опубликованные материалы носят фрагментарный характер и в полной мере не отражают представлений о зообентосе Енисея [3, 8–12].

Цель исследований – дополнить имеющиеся сведения, оценить современное состояние зообентоса, а также проследить изменения в донной фауне реки за длительный промежуток времени.

Материалы и методики исследования

Представленные материалы являются частью комплексной работы «Определение продукционного потенциала кормовых ресурсов рыб р. Енисей на участке от плотины Красноярской ГЭС до пос. Зотино», которая про-

водилась в 2000-е гг. Первостепенная роль в кормовых ресурсах рыб рассматриваемого участка принадлежит донной фауне. Одной из главных задач являлась оценка изменений, произошедших в донной фауне реки после ее зарегулирования.

По физико-географическим условиям, характеру строения долины и русла, водному режиму Енисей делят на верхний (исток – устье р. Ангары), средний (р. Ангара – устье р. Нижней Тунгуски) и нижний (р. Нижняя Тунгуска – устье р. Енисей) участки.

Исследования охватили участок реки протяженностью около 780 км в среднем течении Енисей: 325 км – в горном Верхнем Енисее (от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары) и 456 км – в полугорном Среднем Енисее (от устья р. Ангары до пос. Зотино). При выполнении полевых работ сетка станций намечалась по лоцманским картам [13, 14], и все расстояния в настоящей работе указываются в километрах судового хода от г. Красноярск (в Верхнем Енисее) и от устья р. Ангары (в Среднем Енисее). Для отбора проб было намечено 10 разрезов (рис. 1): 1 – 25 км выше г. Красноярск; 2 – непосредственно в г. Красноярске; 3 – 75 км ниже г. Красноярск; 4 – 108 км ниже г. Красноярск; 5 – 160 км ниже г. Красноярск; 6 – 225 км ниже г. Красноярск; 7 – 325 км ниже г. Красноярск; 8 – 174 км ниже устья р. Ангары; 9 – 359 км ниже устья р. Ангары; 10 – 456 км ниже устья р. Ангары (пос. Зотино).



Рис. 1. Схема размещения разрезов для отбора проб зообентоса на р. Енисей

Полевые работы проводили в течение трех вегетационных сезонов. На каждом разрезе забор грунта производился у обоих берегов на глубине до

2 м с помощью кругового скребка Дулькейта (площадь захвата $1/9 \text{ м}^2$), созданного в 1930-е гг. специально для Енисея [15]. Отбор, камеральная и статистическая обработка материала проведены по общепринятым методикам [15, 16]. Доминирующие комплексы зообентоса выделяли с учетом биомассы и численности видов, обилие которых составляло более 50% суммарного. Сложность видовой структуры оценивали с помощью коэффициента видового разнообразия Шеннона (по численности) [17]. Всего за период исследования осуществлено 5 экспедиций, в ходе которых собрано 124 пробы зообентоса непосредственно из основного русла Енисея.

Обработка материала проводилась в редакторе Microsoft Excel, данные на рисунках и в таблицах представлены в виде средней арифметической, ошибки средней, доверительных интервалов.

Результаты исследования и обсуждение

Широко известно, что состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наиболее значимы глубина, подвижность воды, колебания уровня, характер грунта, зарастаемость. Основные гидрологические условия в Енисее остаются более или менее однородными на больших расстояниях: по всей реке встречаются площади с одинаковыми грунтами; участки, сходные по условиям скоростного режима, обнаруживаются на протяжении сотен километров. В связи с этим на протяженных участках акватории Енисея распространены однородные биоценозы бентоса, число которых ограничено. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз, занимающий галечно-каменистые грунты, омываемые значительным течением. В среднем течении реки наиболее распространен псаммореофильный биоценоз на перемываемых речных песках. Кроме того, в Енисее широко распространены биоценозы, формирующиеся в промежуточных гидрологических условиях – на галечно-песчаных и на илисто-песчаных грунтах [5].

Однако, несмотря на сходство главных экологических особенностей среды, по многим причинам (отличия в гидрологии и характере грунта, наличие микробентических обрастаний и высшей водной растительности и др.) на каждом исследованном разрезе реки наблюдаются существенные различия в составе однотипных биоценозов зообентоса. В связи с этим распределение бентофауны на исследованном участке чрезвычайно гетерогенно: варибельность на одной станции практически равна варибельности, возникающей между станциями и в разные даты.

В составе донной фауны основного русла р. Енисей на исследованном участке выявлено 164 вида беспозвоночных из 8 классов, 20 отрядов. В зообентосе Верхнего Енисея (выше устья Ангары) обнаружено 125 таксонов беспозвоночных, в среднем течении реки (ниже устья Ангары) – 107. Наиболее богато в качественном отношении развиты личинки двукрылых – 91 вид; группы олигохет, поенок и ручейников состояли из 16, 20 и 13 ви-

дов соответственно. Остальные группы донных организмов (гаммарусы, нематоды, пиявки, моллюски, водяные клопы, личинки стрекоз, веснянки и вислокрылки) представлены не более 6 видами. До вида не определяли нематод и планарий, не удалось установить видовую принадлежность некоторых личинок насекомых и двусторчатых моллюсков.

На участке р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары (разрезы 1–7) зообентос состоял в основном из амфипод, хирономид и олигохет.

Среди бокоплавов наиболее распространены 2 вида, которые являются байкальскими эндемиками: *Eulimnogammarus viridis* Dybowsky, 1874 и *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899. Амфиподы в массе представлены на протяжении всего верхнего участка, однако наибольшие их скопления зафиксированы в местах со слабым течением среди водной растительности и детрита (разрезы 4, 6) (табл. 1). Доля ракообразных в зообентосе реки в среднем колебалась от 17 до 37% общей численности. В целом по району амфиподы вносили 25% от общей численности и 54% от общей биомассы донного населения.

Таблица 1

Численность (экз./м², в числителе) и биомасса (г/м², в знаменателе) основных групп зообентоса р. Енисей («прочерк» – группа животных отсутствует или малочисленна)

№ разреза	Гаммарусы	Хирономиды	Олигохеты	Ручейники	Поденки	Прочие
Верхний Енисей						
1	<u>677</u> 10,1	<u>1580</u> 3,85	<u>128</u> 0,83	<u>58</u> 0,68	—	<u>21</u> 0,06
2 (г. Красноярск)	<u>823</u> 3,80	<u>907</u> 1,20	<u>2290</u> 1,81	<u>7</u> 0,33	—	<u>38</u> 1,57
3	<u>676</u> 4,54	<u>960</u> 4,53	<u>964</u> 2,24	<u>67</u> 0,62	—	<u>26</u> 0,06
4	<u>1120</u> 7,06	<u>1240</u> 2,31	<u>543</u> 0,33	<u>63</u> 0,22	—	<u>48</u> 0,33
5	<u>836</u> 3,92	<u>912</u> 1,54	<u>251</u> 0,22	<u>123</u> 0,86	—	<u>39</u> 0,03
6	<u>1170</u> 4,84	<u>5350</u> 5,75	<u>369</u> 0,50	<u>28</u> 0,08	—	—
7	<u>675</u> 5,12	<u>1610</u> 1,02	<u>1050</u> 1,33	<u>37</u> 0,16	—	<u>40</u> 1,66
Среднее по участку	<u>830 ± 102</u> 5,81 ± 0,85	<u>1460 ± 331</u> 2,48 ± 0,54	<u>984 ± 265</u> 1,28 ± 0,29	<u>51 ± 11</u> 0,42 ± 0,09	<u>3 ± 1</u> 0,03 ± 0,01	<u>35 ± 5</u> 0,73 ± 0,20
Средний Енисей						
8	<u>261</u> 0,97	<u>656</u> 0,85	<u>447</u> 0,38	<u>32</u> 0,10	<u>55</u> 0,76	<u>109</u> 1,57
9	<u>204</u> 0,46	<u>397</u> 0,35	<u>27</u> 0,05	<u>205</u> 0,24	<u>145</u> 0,29	<u>24</u> 0,13
10	<u>114</u> 0,84	<u>229</u> 0,10	<u>122</u> 0,17	<u>246</u> 0,18	<u>138</u> 0,44	<u>247</u> 0,67
Среднее по участку	<u>193 ± 36</u> 0,76 ± 0,17	<u>427 ± 77</u> 0,43 ± 0,13	<u>198 ± 74</u> 0,20 ± 0,06	<u>161 ± 68</u> 0,17 ± 0,04	<u>113 ± 21</u> 0,50 ± 0,12	<u>127 ± 70</u> 0,79 ± 0,34

Комплекс хирономид на данном участке очень богат и в качественном (67 видов), и в количественном отношении. На каменисто-галечных грунтах (особенно выше г. Красноярска) преобладали *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, 1949, *Syndiamesa gr. nivosa*, а также личинки смежных родов *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Orthocladius*. На участках реки с более спокойным течением по мере увеличения заиленности грунта хирономидные комплексы представляли *Microtendipes pedellus* De Geer, 1776, *Sergentia gr. coracina*, *Stictochironomus gr. histrio*, *Chironomus nigrifrons* Linevitsh et Erbaeva, 1971, личинки родов *Micropsectra* и *Polypedilum*. В целом пространственное распределение хирономидных сообществ отличалось неравномерностью; максимальные показатели численности и биомассы зафиксированы на разрезе 6, где биотоп характеризовался наличием макрофитов и сильно заиленного песчаного грунта. Вклад хирономид в общую численность зообентоса в зависимости от станции колебался от 22 до 77%; в среднем на участке Верхнего Енисея доля хирономид составила 43 и 23% от общей численности и биомассы соответственно.

Группу олигохет в основном представляли *Tubifex tubifex* Muller, 1773, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Lumbriculus variegatus* Muller, 1773, *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862, *Eiseniella tetraedra* Savigny, 1826. Причем тубифициды традиционно доминировали на илистых биотопах, а люмбрициды и люмбрикулиды – на каменисто-галечных. Кроме того, среди водной растительности и детрита (в частности, на разрезах 2, 4 и 5) отмечалось массовое развитие различных представителей семейства Naididae. Известно, что олигохеты способны достигать большой численности на грунтах, обогащенных органическим веществом. Наибольшая плотность олигохет зафиксирована на илистых грунтах, особенно в районе г. Красноярска (разрез 2). Здесь олигохеты составляли более 50% бентосного сообщества. В среднем на участке Енисея от плотины Красноярской ГЭС до устья Ангары олигохеты вносили 29 и 12% в общую численность и биомассу донных сообществ соответственно.

Поденки и ручейники в зообентосе Верхнего Енисея не играли существенной роли. Непосредственно в основном русле ручейники представлены 6 видами, однако массово развивались лишь *Apatania cymophila* MacLachlan, 1880. Поденки (7 видов) встречались крайне редко и единично, в основном это были *Ephemera lineata* Eaton, 1970; *Potamanthus luteus* Linne, 1767 и *Ephemerella ignita* Poda, 1761.

В группе «прочие» относительно высокие показатели биомассы при низкой численности на разрезах 2 и 7 (см. табл. 1) обусловлены присутствием единичных пиявок и моллюсков.

В целом число видов зообентоса в Верхнем Енисее варьировало в пространственном аспекте (табл. 2). Максимальное обилие видов (106) отмечено в районе г. Красноярска (разрез 2). Однако данный факт не является показателем благополучной экологической ситуации в реке на урбанизированном участке.

рованном участке. Высокое число видов зообентоса в районе г. Красноярска, прежде всего, связано с неоднородностью грунтов и условий обитания донных сообществ. Прибрежная галька с незначительной примесью песка и ила служит субстратом для развития микрофитобентических обрастаний и макрофитов. Наличие хорошей аэрации и течения, несущего массу детрита (частично оседающего на растениях), создают благоприятные условия для развития организмов, населяющих заросли. В то же время в районе г. Красноярска в прибрежье увеличивается степень заиленности грунтов. Таким образом, наряду с типичными литореофилами здесь в массе присутствуют представители пело-псаммофильного комплекса, а также группировок переходного типа, которые в совокупности определяют высокое число видов.

Таблица 2

Количество видов (n) и средние значения индекса видового разнообразия Шеннона (H) для зообентоса р. Енисей

Показатель	Верхний Енисей							Средний Енисей		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
№ разреза										
n	50	106	50	59	66	51	77	75	77	66
H	1,98 ± 0,15	2,17 ± 0,16	2,13 ± 0,17	2,30 ± 0,20	2,57 ± 0,13	2,09 ± 0,24	2,10 ± 0,22	3,12 ± 0,14	3,26 ± 0,14	2,39 ± 0,55

Однако количественное преимущество в районе г. Красноярска принадлежит все-таки пелофильному комплексу с преобладанием олигохет (более 50% от общей численности зообентоса). Причем в различные периоды исследования доминантами среди олигохет являлись не только традиционные тубифициды, но также люмбрициды, люмбрикулиды и наидиды. Таким образом, зообентос Енисея в районе г. Красноярска (разрез 2) характеризуется массовым развитием олигохет, которые достигали здесь максимальной по всему исследованному участку численности – 2,3 тыс. экз. м² (см. табл. 1).

Пространственная динамика общих количественных показателей донной фауны Енисея отличалась крайней неоднородностью даже в пределах одного разреза, о чем свидетельствует высокий уровень погрешностей средних арифметических значений на рис. 2.

Максимальная биомасса донной фауны выявлена в самой верхней точке исследований (разрез 1) – 15,6 г/м² (рис. 2) и была обусловлена на 65% амфиподами. В последующей пространственной динамике распределения биомассы зообентоса наблюдается тенденция спада от верховья к низовью. При этом имеют место еще два пика – на разрезах 3 и 6, где биомасса установилась на уровне 12 г/м². В обоих случаях основу биомассы (80–90%) составляли в равных долях амфиподы и хирономиды (см. табл. 1).

Средняя численность донной фауны на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составила 3,54 ± 0,61 тыс. экз./м², биомасса – 10,8 ± 1,1 г/м².

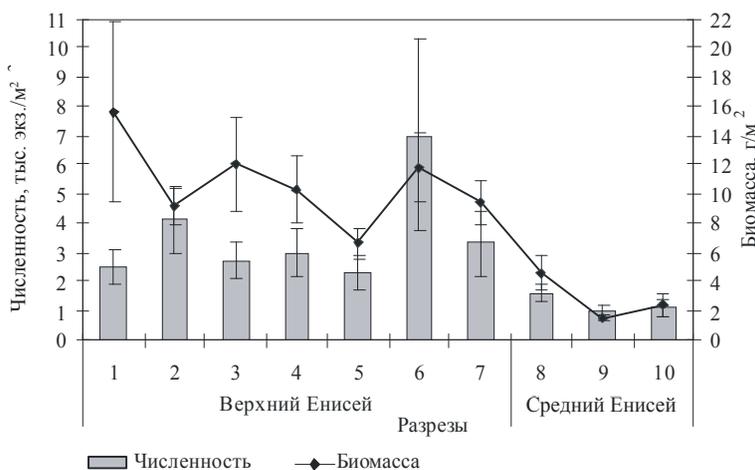


Рис. 2. Пространственная динамика общей численности и биомассы зообентоса в р. Енисей

Состав зообентоса на участке Среднего Енисея ниже устья Ангары (разрезы 8–10) значительно отличается от донной фауны Верхнего Енисея. Такие глобальные изменения связаны прежде всего с различиями в морфологии и гидрологии двух исследованных участков. После слияния с Ангарой весь облик реки меняется: ширина резко возрастает, течение становится более спокойным, возрастают площади, занятые песчаными отложениями. Енисей приобретает черты мощной равнинной реки. Песчаные перемытые грунты, отлагающиеся в основном русле Среднего Енисея, неблагоприятны для развития бентоса. Они бедны органическим веществом и отличаются большой неустойчивостью [5]. В связи с промежуточным характером экологических условий биотопа, не представляющих оптимума ни для литореофилов, ни для псаммореофилов, обилие донного населения невелико (см. табл. 1, рис. 2).

Ниже устья Ангары главенствующее положение в зообентосе по-прежнему занимает группа хирономид, в среднем по участку составляя 35% от общей численности. При этом доля амфипод и олигохет (по 16%) существенно снизилась. Им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники, зачастую достигая 25% численности донной фауны. Наибольший вклад в биомассу приносят амфиподы и представители группы «прочие» – по 30%.

По сравнению с верхним участком, изменения в низовье коснулись не только процентного соотношения основных групп зообентоса, но и видового состава. Существенно изменился хирономидный комплекс, разнообразие которого снизилось до 47 видов по сравнению с верхним участком (67 видов).

Наблюдается полное отсутствие крупных личинок хирономид, которые доминировали в Верхнем Енисее; наибольшее развитие получают *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, 1921, а также пред-

ставители родов *Rheotanytarsus* и *Tanytarsus*. Среди гаммарид в массе развивается только один вид – *Gmelinoidea fasciatus*. Основными представителями олигохет являются тубифициды, заселяющие заиленные грунты. Видовое разнообразие ручейников и, особенно, поденок (18 видов) стало значительно богаче, чем на верхнем участке (7 видов). Группа поденок характеризовалась отсутствием явных доминантов; наиболее часто встречались представители рода *Ephemerella* и семейства Heptageniidae. Среди ручейников, помимо *Apatania crymophila*, господствующего в Верхнем Енисее, массовое развитие получает *Potamyia sp.* Количественные показатели группы «прочие» увеличиваются за счет моллюсков, пиявок и личинок мошек.

В среднем течении реки максимальные количественные показатели зообентоса (1,5 тыс. экз./м² и 4,5 г/м²) отмечены на разрезе 8 – 174 км ниже устья Ангары (см. рис. 2). Грунт здесь представлен песчано-каменистой фракцией с примесью ила и детрита, что является благоприятными условиями для развития пелофильных форм: олигохеты-тубифициды и хирономиды *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum bicrenatum*.

Средняя численность на участке р. Ангара – р. Подкаменная Тунгуска составила $1,22 \pm 0,17$ тыс. экз./м², биомасса – $2,85 \pm 0,56$ г/м².

Представление о сложности структурной организации гидроценозов и ее изменении в результате воздействия различных внутренних и внешних факторов дает изучение видового разнообразия. Большинство исследователей считают, что с ростом видового разнообразия устойчивость существования отдельных популяций снижается (меньшие размеры популяций), но одновременно усложняется трофическая структура, повышающая стабильность экосистемы [18]. Количественно оценить разнообразие позволяет теория информации Клода Шеннона. Согласно А.Ф. Алимову, максимальная величина индекса Шеннона на практике не превышает 4,5 бит, а значение H около 3 бит указывает на достаточно высокий уровень разнообразия сообществ донных животных [19].

Для бентосных сообществ Енисея в целом были характерны невысокие значения индекса Шеннона (см. табл. 2). Лишь ниже устья Ангары индекс увеличился до значений более 3 бит (разрезы 8, 9). Минимальное видовое разнообразие (около 2 бит) отмечалось в верховье (разрез 1).

Зарегулирование стока Енисея плотинами привело к масштабным изменениям гидрологического и термического режимов (особенно в нижнем бьефе водохранилищ ГЭС). В результате ухудшились условия обитания гидробионтов – на 30% сократился тепловой сток. Интенсивное поступление био- и микроэлементов в русло Енисея в сочетании с высокой прозрачностью и низкой температурой воды коренным образом изменило зообентос Енисея.

По данным В.Н. Грезе [5], в Енисее на участке между Красноярском и устьем Ангары литореофильный биоценоз находит оптимальные условия существования и ядро биоценоза составляют литореофильные организмы –

личинки ручейников, поденок, мошек, типичны крупные личинки веснянок и некоторые реофильные хирономиды. В настоящее время произошли глобальные изменения не только в видовой структуре зообентоса, произошла кардинальная смена доминирующих групп. Из донной фауны практически исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилось число видов ручейников и поденок; среди ручейников в массе представлен лишь один вид *Apatania crytophila*, который ранее развивался в меньшей степени. Большинство обнаруженных нами видов хирономид отмечал и Грезе до зарегулирования реки, однако в настоящее время произошла смена доминантов. Например, ранее единично отмеченные хирономиды *Diamesa baicalensis* и *Syndiamesa gr. nivosa* сейчас приобрели существенный вес в донной фауне реки (особенно на разрезе 1). В связи с происходящим эвтрофированием и снижением самоочистительной способности экосистемы Енисея в прибрежье увеличилась доля заиленных грунтов, где в массе развиваются олигохеты (особенно в районе г. Красноярск и перед устьем Ангары).

Наиболее существенное изменение в донной фауне, произошедшее после зарегулирования Енисея, – это распространение байкальских амфипод выше устья Ангары [9, 12]. В.Н. Грезе отмечал присутствие *Eulimnogammarus viridis* на плесе Красноярск – Ангара, однако тогда этот рачок был редок; *Gmelinoides fasciatus* ранее встречался лишь ниже устья Ангары. До зарегулирования реки амфиподы составляли 4,2% средней биомассы зообентоса выше устья Ангары. В настоящее время эти два вида гаммарид в массе развиваются в прибрежных зонах реки выше устья Ангары, составляя 54% биомассы донного населения.

В.Н. Грезе отмечал, что литореофильный биоценоз продолжает главенствовать и в верхнем плесе среднего течения от Ангары до Подкаменной Тунгуски. Однако появляются песчаные и илесто-песчаные отложения, в связи с чем примесь нереофильных организмов несколько увеличивается, появляется больше амфипод, олигохет, нематод. По нашим данным, численность гаммарусов и олигохет ниже устья Ангары резко снижается, но увеличивается доля поденок и моллюсков.

Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования Енисея существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз (рис. 3). На участке от устья Ангары до Подкаменной Тунгуски плотность зообентоса значительно не изменилась, но биомасса выросла в 2 раза, а по некоторым литературным данным – в 4 и 7 раз (рис. 3). Рост количественных показателей обусловлен распространением байкальских амфипод вверх по течению Енисея, а также массовым развитием хирономид и олигохет.

Сам по себе факт увеличения продукции зообентоса не является новым. Наши данные подтверждаются и более ранними исследованиями (рис. 3). В частности, В.Г. Комлев [11] в 1970-е гг. на участке г. Красноярск – устье р. Ангары отмечал увеличение доли олигохет в биомассе зообентоса в 15 раз,

а гаммарид и хирономид – в 5–6 раз по сравнению с 1940–1950-ми гг. В то же время доля ручейников, поденок и веснянок в зообентосе реки снизилась в 2–5 раз.

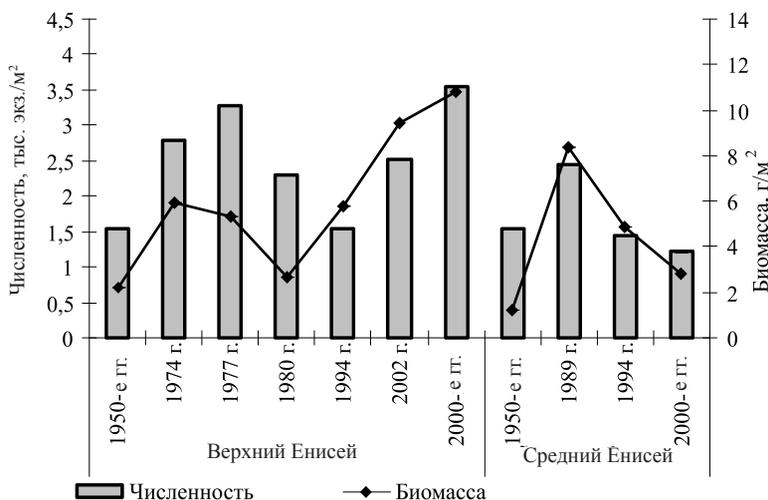


Рис. 3. Средние значения численности и биомассы зообентоса Енисея до и после зарегулирования

По нашим данным, доля амфипод в биомассе зообентоса выросла уже более чем в 10 раз, хирономид – в 9 раз, по сравнению с материалами В.Н. Грезе. Доля олигохет осталась на уровне 1980 г. – 12% от общей биомассы, т.е. в 40 раз больше, чем до зарегулирования (0,3%).

В конце 1990-х гг. Красноярским отделением «Востсибниипроект» в связи с предполагаемым строительством Средне-Енисейской ГЭС были проведены гидробиологические исследования на участке выше впадения р. Подкаменной Тунгуски [20]. Здесь выделялись биоценозы прибрежной гальки, песчаных грунтов, заиленных песков. На галечных грунтах преобладали бокоплавы и ручейники, средняя плотность населения – 1,2 тыс. экз./м², биомасса – 3,3 г/м². Бентофауна песков бедна, биомасса составляла 1,0 г/м² с преобладанием моллюсков; основу численности приносили хирономиды. Заиленные пески отличались наибольшей продуктивностью – 16,6 г/м². Средняя биомасса зообентоса на этом участке составила 8,4 г/м², основная часть приходилась на моллюсков (40%) и хирономид (32%). По сравнению с данными Грезе, биомасса зообентоса выросла в 7 раз (см. рис. 3).

В 1994 г. осуществлялись экспедиционные исследования на Енисее совместными усилиями Красноярского государственного университета, Института биофизики СО РАН и Красноярского отделения НИИ «Востокрыбниипроект». Обследовался участок реки от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Подкаменная Тунгуска. Основные площади дна занимали галечно-

песчаные грунты. По биомассе доминировали моллюски и амфиподы – 14,7 и 9,5 г/м² соответственно. Наиболее многочисленны личинки хирономид (до 2,6 тыс. экз./м²) и амфиподы (3,5 тыс. экз./м²). Общие количественные показатели зообентоса в Енисее выше и ниже устья р. Ангары существенно не различались (см. рис. 3), но биомасса была значительно выше, чем до зарегулирования.

В настоящее время в рамках деятельности ОГСНК (Общегосударственная служба наблюдений и контроля за загрязненностью объектов природной среды) Росгидромета проводятся наблюдения за уровнем загрязненности воды р. Енисей по гидробиологическим показателям, в том числе и по зообентосу. Однако исследованиями охвачен небольшой участок от плотины Красноярской ГЭС до г. Сосновоборска (35 км ниже г. Красноярска). Наблюдения осуществляются на четырех станциях, которые характеризуются преимущественно каменистым дном, т.е. являются неинформативными относительно пелофильных биоценозов зообентоса, где количественные показатели олигохет существенно выше, чем в литореофильных биоценозах. По данным С.П. Шулепиной [21], доля олигохет в биомассе литореофильного зообентоса составляет всего 4–6%; основную долю биомассы привносят амфиподы – 75%. Общие количественные показатели зообентоса совпадают с нашими данными (см. рис. 3).

Причины увеличения биопродуктивности Енисея известны – это повышение трофности реки. Увеличение антропогенной нагрузки на экосистему Енисея привело к обогащению водной толщи биогенными элементами. Поток биогенов и органического вещества увеличился более чем в 2 раза, что стимулировало развитие фитопланктона и обусловило повышение трофности водотока [22]. Только в районе г. Красноярска ежегодно сбрасывается около 600 млн м³ условно очищенных сточных вод и 200 млн м³ сточных вод без всякой очистки. Привнесенная сточными водами органика является субстратом для развития ряда бентических организмов, таких как олигохеты, некоторые хирономиды, гаммариды. Именно эти группы в настоящее время доминируют в составе донных биоценозов Енисея на участке от Красноярска до устья р. П. Тунгуски (и несколько ниже). Шлейф загрязнения от Красноярска, Лесосибирска, Енисейска распространяется на значительные расстояния и оказывает влияние вплоть до устья р. П. Тунгуски [10].

Заключение

Современное население зообентоса р. Енисей состоит в основном из хирономид, олигохет и амфипод. В составе донной фауны основного русла р. Енисей на исследованном участке выявлено 164 вида беспозвоночных. Наиболее богато представлены личинки двукрылых – 91 вид. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз; широко распространены промежуточные биоценозы, формирующиеся на заиленных грунтах,

а также в присутствии растительности. В Верхнем Енисее хирономиды, олигохеты и амфиподы вносили 43, 29 и 25% от общей численности зообентоса соответственно. Основу биомассы составляли амфиподы – 54%, на долю хирономид и олигохет приходится 23 и 12% соответственно. В районе г. Красноярска олигохеты достигали максимальной по всему исследованному участку численности – 2,3 тыс. экз./м². Средняя численность донной фауны на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составила 3,5 тыс. экз./м², биомасса – 10,8 г/м².

После слияния с Ангарой возрастают площади, занятые песчаными отложениями. Главенствующее положение в зообентосе по-прежнему занимают хирономиды – 35% от общей численности. При этом доля амфипод и олигохет (по 16%) существенно снизилась. Им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники, зачастую достигая 25% численности донной фауны. Наибольший вклад в биомассу приносят амфиподы и представители группы «прочие» – по 30%. Средняя продуктивность грунтов на участке р. Ангара – р. Подкаменная Тунгуска составила 1,2 тыс. экз./м² и 2,8 г/м².

Зарегулирование Енисея привело к глобальным изменениям в зообентосе реки, прежде всего к распространению байкальских амфипод выше устья Ангары. Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования Енисея существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз. Доля амфипод в биомассе зообентоса увеличилась в 10 раз, хирономид – в 9 раз, олигохет – в 40 раз по сравнению с материалами В.Н. Грезе. В то же время из донной фауны практически исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилось число видов и количество ручейников и поденок. Анализ временной динамики указывает на продолжающееся увеличение биомассы зообентоса Енисея, особенно на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары.

Автор выражает благодарность Р.М. Камалтынову (Лимнологический институт СО РАН) и Н.И. Зеленцову (Институт биологии внутренних вод им. Папанина РАН) за помощь в идентификации амфипод и хирономид.

Литература

1. *Космаков И.В., Петров М.В., Андреева Т.Г.* Некоторые особенности гидрологического режима Красноярского водохранилища в период нормальной эксплуатации // Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища : межвуз. сб. Красноярск : Изд-во КрасГУ, 1980. С. 3–26.
2. *Вышегородцев А.А.* Рыбы Енисея. Новосибирск : Наука, 2000. 175 с.
3. *Гадинов А.Н.* Структура зообентоса нижнего бьефа р. Енисей до и после строительства плотины Красноярской ГЭС // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск : КНИИГиМС, 2007. Вып. 9. С. 106–108.
4. *Грезе В.Н.* Кормовая база для рыб в р. Енисей и возможности ее улучшения. Красноярск : Всесоюз. НИИ озер. и речн. рыб. хоз., 1956. 365 с.
5. *Грезе В.Н.* Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957а. Т. 41. 236 с.

6. Грезе В.Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисей // Труды Барабин. отдел. ВНИОРХ. Новосибирск, 1953. Т. VI, вып. 1. С. 103–136.
7. Пирожников П.Л., Вершинин Н.В. Гидробиологические исследования Енисея и других рек и озер Красноярского края // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. М. : Наука, 1981. С. 184–197.
8. 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.
9. Гладышев М.И., Суцук Н.Н., Андрианова (Москвичева) А.В. и др. Запасы и потенциальная продукция незаменимых полиненасыщенных жирных кислот зообентоса Енисея // Доклады Академии наук. 2004. Т. 394, № 1. С. 133–135.
10. 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.
11. Комлев В.Г. Количественные изменения зообентоса р. Енисей на участке г. Красноярск – устье р. Ангары // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 2: Элементы биотического круговорота : тез. докл. к V Всесоюзному лимнологическому совещанию (2–4 сент. 1981 г., Лиственичное на Байкале). Иркутск, 1981. С. 138–139.
12. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Moskvichova A.V. et al. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei river // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 2003. 134. P. 111–122.
13. Карта реки Енисей. От Красноярской ГЭС до устья реки Ангара. СПб. : Волго-Балт., 2008. 92 с.
14. Карта реки Енисей от устья реки Ангара до устья реки Подкаменная Тунгуска : с грифом ДСП. Енисейское Бассейновое управление пути Главводпути Министерства речного флота РСФСР. 1987 г. 22 листа.
15. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М. : Высш. шк., 1960. 189 с.
16. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
17. Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л. : Зоологический ин-т АН СССР, 1976. С. 95–106.
18. Константинов А.С. Общая гидробиология. М. : Высшая школа, 1986. 472 с.
19. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб. : Наука, 2001. 147 с.
20. Куклин А.А., Бурнев С.Л., Заделенов В.А. и др. К характеристике донной фауны Енисея и его притоков // Тезисы докладов VI съезда ВГБО (8–11 октября 1991 г., г. Мурманск). Мурманск, 1991. С. 141–143.
21. Ануфриева Т.Н., Коваленко Н.Е., Шулетина С.П. Ежегодник качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям на территории деятельности Среднесибирского УГМС за 2002 г. Красноярск : Среднесибирское УГМС, 2003. 138 с.
22. Сороковикова Л.М., Башенхаева Н.В. Евтрофирование и качество воды Енисея // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.

Поступила в редакцию 27.12.2012 г.

Anna V. Andrianova

*Institute of Computational Modeling of Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia***DYNAMICS OF YENISEI ZOOBENTHOS EVOLUTION IN THE DOWNSTREAM
OF KRASNOYARSK HYDROELECTRIC POWER STATION**

The Yenisei River is the main Siberian River; it is one of seven largest rivers in the world and it is the most high-water river in our country. The construction of Krasnoyarsk hydroelectric power station caused global changes in hydrological, hydrochemical and hydrobiological regimes in the Yenisei River. Zoobenthos plays a very big role in the food chain throughout the whole Yenisei River due to the fact that the evolution of plankton is limited by a large flow rate and a large water turbidity which accompanies it. In this work there are the main results of researches of the zoobenthos community of the Yenisei River from the dam of Krasnoyarsk hydroelectric power station to the estuary of the Podkamennaya Tunguska River. The modern population of Yenisei zoobenthos basically consists of chironomids, oligochaetes and amphipods. There are 164 species of invertebrates in the composition of benthic fauna in the examined area. There is a great variety of larvae of Diptera – 91 species. For the Upper Yenisei River the litoreoflmy biocenosis with predominance of chironomids, oligochaetes and amphipods is typical. Near Krasnoyarsk the mass evolution of oligochaetes is registered. The average abundance of benthic fauna from the dam of Krasnoyarsk HPS to the estuary of the Podkamennaya Tunguska River is 3500 spec./m², biomass – 10,8 g/m². After confluence with the Angara River, the areas, which are covered by sand deposits, grow. Chironomids are still the most major; but the percentage of amphipods and oligochaetes significantly decreases, they are replaced by clams, mayflies and caddisflies. Amphipods and members of the group “others” make a very big contribution in biomass. The average bottom productivity in the area from the Angara River to the Podkamennaya Tunguska River is 1200 spec./m² and 2,8 g/m².

Regulation of the Yenisei River has caused global changes in the river's zoobenthos; first of all, it is the dissemination of Baikal's amphipods above the estuary of the Angara River. Quantitative characteristics of zoobenthos greatly increase after regulation, especially in the area from the dam to the Angara's estuary: the quantity – by more than 2 times and the biomass – by 5 times. The percentage of amphipods in zoobenthos' biomass has increased in 10 times, the percentage of chironomids – in 9 times and of oligochaetes – in 40 times as compared with the materials of V.N. Greze. At the same time, stoneflies and midges have almost disappeared from benthic fauna, a number of species and a quantity of caddisflies and mayflies have greatly decreased. The analysis of the temporary dynamics indicates the continuing rise of biomass of zoobenthos in the Yenisei River; especially in the area from the dam of Krasnoyarsk HPS to the estuary of the Angara River. The reason for the increase in the biological productivity of the Yenisei River is the strengthening of an anthropogenic pressure on the Yenisei ecosystem which has caused magnification of the river trophicity and the enrichment of the water column with biogenic elements.

Key words: *the Yenisei River; zoobenthos; litoreoflmy biocenosis; the consequences of regulation; amphipods.*

Received December 27, 2012