Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ В.И. Колмаков
подпись инициалы, фамилия
« ____ » _____ 2016 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

«Донные беспозвоночные среднего течения реки Енисей»
06.04.01. - Биология
06.04.01.00.04. - Гидробиология и ихтиология

Научный руководитель	_____	к.б.н.	С.П. Шулепина
	подпись, дата	должность, ученая степень	инициалы, фамилия
Выпускник	_____		Н.В. Лисова
	подпись, дата		инициалы, фамилия
Рецензент	_____	к.б.н.	А.В. Андрианова
	подпись, дата	должность, ученая степень	инициалы, фамилия

Красноярск 2016

Аннотация

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 и является основой кормовой базы рыб. Основные работы по изучению донных беспозвоночных р. Енисей были проведены в середине 1950-х гг. В.Н. Грезе. Впоследствии гидробиологические работы осуществлялись эпизодически и в полной мере не отражали представлений о зообентосе Енисея. Настоящее исследование позволяет дополнить имеющиеся сведения, а также оценить современное состояние зообентоса р. Енисей.

Проведены исследования зообентоса в среднем течении реки Енисей, в районе с. Кононово-Хлоптуново в июле, октябре 2014 г. и в июне, августе 2015 г. Изучены структурно-функциональные характеристики зообентоса на разных типах грунта. Проведена оценка качества воды исследованного района р. Енисей.

В составе донной фауны исследованного участка р. Енисей зарегистрировано 30 видов беспозвоночных. По всему водному объекту чаще других встречались амфиподы и личинки хирономид . Средняя численность зообентоса по всему водотоку составила – 2965±1359 экз/м^2; средняя биомасса бентофауны составила – 21,83±1,84 г/м^2. Деструкция донного сообщества по всему водотоку в среднем составила – 493,32±212,77 кал/м^{2}сут; продукция донных беспозвоночных составила – -3,65±176,65 кал/м^{2}сут. Основной вклад в плотность и продуктивность зообентосного сообщества на всех типах грунта вносили хирономиды и амфиподы. Качество воды исследованного района р. Енисей соответствовало II-III классам качества, «слабо загрязненная» – «загрязненная».

Ключевые слова: зообентос; численность; биомасса; продукция; деструкция; качество воды; тип грунта.

Содержание

Введение 4
Глава 1. Обзор литературы 6
1.1 Общая оценка среды обитания фауны Енисея 6
1.2 Сравнение зообентоса р. Енисей с донными беспозвоночными других водотоков 7
1.3 Запасы незаменимых ПНЖК в биомассе зообентоса р. Енисей 21
1.4 Распределение донных беспозвоночных по типам грунта 23
1.5 Распределение зообентоса по грунтам в р. Енисей 29
Глава 2. Материалы и методы исследования 39
2.1 Характеристика района исследования 39
2.2 Материалы и методы исследования 41
Глава 3 Анализ результатов 47
3.1 Видовой состав зообентоса 47
3.2 Динамика численности и биомассы зообентоса 47
3.3 Пространственная динамика плотности донных беспозвоночных 47
3.4 Функциональные характеристики зообентоса 47
3.5 Качество воды исследованного района р. Енисей 47
Выводы 48
Список использованных источников 50
ПРИЛОЖЕНИЕ А 58

Введение

Антропогенные воздействия на природу, вызывающее такие глобальные экологические проблемы как сокращение биологического разнообразия, разрушение биотопов, изменение климата и повсеместное распространение чужеродных видов организмов, в настоящее время становятся основными факторами негативных изменений в экологических системах.

Разработка методов и способов прогнозирования возможных изменений в экосистемах представляет собой особую задачу, решение которой может быть выполнено только при знании процессов, протекающих в экосистемах и закономерностях их качественных и количественных изменений при переменах в окружающей среде. Поэтому на первый план выходят знания, полученные в теории биологической продуктивности водоемов и продукционной гидробиологии, а также методы, основанные на таких знаниях [1].

Вследствие постоянного возрастающего антропогенного воздействия, очень важно изучение и гидробиологические исследования донных биоценозов. Бентосные организмы являются важным показателем качества воды, так как участвуют в самоочищении вод водоемов и как постоянные обитатели дна, являются потребителями и фильтраторами осадочного материала, а также создают кормовую базу для бентосоядных рыб. Зообентос служит хорошим, а в ряде случаев единственным биоиндикатором загрязнения донных отложений и придонного слоя воды [2].

Донные беспозвоночные и их сообщества являются чувствительными индикаторами загрязнения биогенными и токсическими веществами, закисления и эвтрофикации водных объектов. Кроме того, по составу и структуре макрозообентоса предложено наибольшее количество методов биоиндикации, и они нашли наибольшее распространение в мире [3]. Структурные и функциональные характеристики зообентоса являются

перспективным элементом системы мониторинга загрязнения поверхностных вод и позволяют определить экологическое состояние и трофический статус водных объектов, оценить качество поверхностных вод как среды обитания организмов; определить совокупный эффект комбинированного действия загрязняющих веществ; локализовать источник загрязнения; установить тип загрязнителей и возникновение вторичного загрязнения вод [3,4].

Цель работы: Изучить структурно-функциональные характеристики зообентоса среднего течения р. Енисей

Задачи:

1. Определить видовой состав макрозообентоса.
2. Изучить распределение плотности зообентоса на разных типах грунта.
3. Изучить функциональные характеристики зообентоса на разных типах грунта.
4. Оценить качество воды исследованного района р. Енисей.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Общая оценка среды обитания фауны Енисея

Анализ физико-географических условий бассейна, особенностей гидрологического режима Енисея и развития водной флоры позволяет отметить целый ряд наиболее существенных моментов, имеющих значение для жизни и развития водной фауны.

Преобладание в бассейне Енисея подзолистых почв, слаборазвитое земледелие, широкое распространение вечной мерзлоты приводят к слабой минерализации вод Енисея. Сумма ионов, колеблющаяся летом в пределах 70−95 мг/л, оказывается в 3,5−4,5 раза меньше, чем, например, на Волге.

Климатические условия бассейна, а также, отчасти, вечная мерзлота, быстрое течение самого Енисея и большинства его притоков оказывают влияние на термический режим реки, который характеризуется сравнительно низкими показателями сумм тепла за период открытой воды. От максимума 2362 градусо-дня у Минусинска они понижаются до 1420 в районе Усть-Порта. Сравнение этих данных с соответствующими данными по Волге показывает, что даже в верховьях Енисея, лежащих южнее верховьев Волги, термика его вод оказывается примерно на 500 градусо-дней ниже волжской. Низовья же Енисея располагают суммой тепла в 2,5 раза меньшей, чем низовья Волги.

Особенности рельефа бассейна определяют большой уклон русла Енисея, средний показатель которого — 18 см/км — значительно выше, чем у большинства других крупных рек. У Волги, например, он равен всего 7 см/км. Это обусловливает чрезвычайно большие скорости течения Енисея на большей части его протяжения. В связи с этим, а также вследствие особенностей теологического строения бассейна в русле реки преобладают галечно-каменистые, а в среднем течении — песчаные грунты, постоянно движущиеся и перемываемые потоком. Аккумуляция илистых наносов в значительных масштабах начинается лишь в дельте.

Отличительной чертой морфологии русла Енисея является также очень слабое развитие поймы, определяемое особенностями истории развития реки.

Перечисленные гидрологические особенности ведут к тому, что водная флора Енисея имеет довольно ограниченное развитие. Высшие водные растения в основном русле реки почти не встречаются, разрастаясь лишь в некоторых боковых протоках, заливах и особенно в дельте. Только в низовьях получает возможность значительного размножения и фитопланктон. В верхнем и среднем течении растительность представлена главным образам водорослями обрастаний.

Таким образом, ряд перечисленных черт создают в Енисее условия, ограничивающие в известных пределах количественное развитие фауны. Большинство важнейших факторов среды, необходимых для ее процветания и интенсивного течения процессов роста и размножения (степень минерализации, температурный режим, аккумуляция органического вещества в иловых отложениях), находятся в Енисее в олиготипе.

Распространение илистых грунтов, снижение скоростей течения, довольно обильное развитие фитопланктона делают наиболее благоприятным для обитания фауны район нижнего течения и дельты. Однако и здесь положительное влияние этих факторов в значительной мере ограничивается неблагоприятным температурным режимом низовий, расположенных на крайнем севере [5].

1.2 Сравнение зообентоса р. Енисей с донными беспозвоночными других водотоков

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.

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. 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 [6].

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. До этого времени бентос изучался менее систематично по сравнению с планктоном. 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.

В составе донной фауны основного русла р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до пос. Зотино 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, поденок и ручейников состояли из 16, 20 и 13 видов соответственно. Остальные группы донных организмов (гаммарусы, нематоды, пиявки, моллюски, водяные клопы, личинки стрекоз, веснянки и вислокрылки) представлены не более 6 видами [6].

На участке р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары 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 [7]. Амфиподы в массе представлены на протяжении всего верхнего участка, однако наибольшие их скопления зафиксированы в местах со слабым течением среди водной растительности и детрита. 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.

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 личинки хирономид *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, 1949, *Syndiamesa gr. nivosa*, а также личинки смежных родов *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Orthocladius* [6].

Следует отметить, что в исследованиях гидрофауны Байкала отмечалось, что *Diamesa baicalensis* обитает на каменистых грунтах литорали его южной оконечности и характеризуется слабо выраженными признаками эндемизма. Наряду с другими эндемичными видами хирономид, *D. baicalensis* проник в р. Ангара и широко расселился от её истока в верхнем и среднем течении, а также в Иркутском, Братском и Усть- Илимском водохранилищаю. Также *Diamesa baicalensis* обнаружена в р. Средний Голготай Балейского района, Читинской обл. Река Средний Голготай, являясь притоком IV порядка Амура, принадлежит к его верхнему бассейну [8].

Группу олигохет р. Енисей в основном представляли *Tubifex tubifex* Muller, 1773, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Lumbriculus variegatus* Muller, 1773, *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862, *Eiseniella tetraedra* Savigny, 1826, сем. Naididae. 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.

На участках реки Енисей 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*. Вклад хирономид в общую численность зообентоса в зависимости от станции колебался от 22 до 77%; в среднем доля хирономид составила 43 и 23% от общей численности и биомассы соответственно [6].

Такое же развитие донных беспозвоночных наблюдается в р. Чусовой (бассейн Камы), где единственной группой донных животных, имеющей 100% встречаемость, являются личинки хирономид, которые составляют в среднем 48.2% общей численности всех макробентосных беспозвоночных. Макрозообентос р. Чусовой представлен 102 таксонами беспозвоночных; наибольшим разнообразием отличаются личинки хирономид (50 видов и форм). К массовым формам донных животных можно отнести олигохет *Stylodrilus heringianus*, двустворчатых моллюсков *Rivicoliana rivicola* Lamarck, 1818, *Euglesa sp.*, брюхоногих моллюсков *Ancylus fluviatilis* O.F. Mtiller, 1774, *Cincinna depressa* C. Pfeiffer, 1828, веснянок *Leuctra digitata* Kempny, 1899, подёнок *Heptagenia sulphurea* Muller, 1776, ручейников рода *Hydropsyche* и *Polycentropus flavomaculatus* Pictet, 1834, жуков сем. Elmidae, хирономид *Thienemannimyia* gr. *lentiginosa*, *Thienemanniella* gr. *clavicornis*, *Microtendipes* gr. *pedellus*. В составе зообентоса присутствуют как типичные реобионты: сем. Simuliidae, *Ryacophila nubila* Zetterstedt, 1840, *H. sulphurea*, *Eukiefferiella* gr. *claripennis*, так и эврибионтные формы: *P. flavomaculatus*, *Caenis macrura*

Stephens, 1835, *M.* gr. *pedellus* и другие. В целом таксономическая структура зообентоса Чусовой соответствует таковой предгорных рек Среднего Урала [9].

Поденки и ручейники в зообентосе Верхнего Енисея не играли существенной роли. Непосредственно в основном русле ручейники представлены 6 видами, однако массово развивались лишь *Apatania crymophila* 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[6].

Эти данные также подтверждает анализ спектра питания хариуса *Thymallus sp*. в среднем течении р. Енисей [10]. В 2004 и 2009-2010 гг. был изучен состав пищевых комков хариуса в среднем течении р. Енисей. В желудках хариусов обнаружены личинки, куколки и имаго насекомых, многоножки, ракообразные, олигохеты, брюхоногие моллюски, икра рыб, семена высших растений, камни и древесные остатки. Основу рациона по массе составляли амфиподы, личинки ручейников и хирономид.

Отряды каляноидов и ручейников были представлены *Heterocope borealis*, Fischer,1851 и *Apatania crymophila*, соответственно. Из сохранившихся в желудках личинок веснянок удалось идентифицировать только вид *Pteronarcys reticulata* Burmeister,1839. Поденки *Ephemerella ignita*, и *Ephemera vulgata* Linnaeus, 1758 присутствовали в пищевых комках примерно в равной пропорции.

Амфиподы были представлены тремя видами, среди которых доминировали: *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) viridis* и *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) cyaneus* Dybowski,1874; *Pallasea cancelloides* Gerstfeldt,1858 встречалась редко. Среди двукрылых доминировали личинки и куколки хирономид; комары-долгоножки (сем. Tipulidae) обнаруживались единично. Из представителей семейства хирономид в желудках хариусов присутствовали: *Cricotopus bicinctus* Meigen, 1818, *Diamesa baicalensis*, *Prodiamesa olivacea* Meigen, 1818, *Chironomus sp*. Изредка встречались также кольчатые черви и жуки, принадлежащие к семействам

Lumbricidae и Coccinellidae соответственно. По частоте встречаемости в пище хариусов всех выборок доминировали амфиподы – 86-96 % Средняя биомасса зообентоса в литорали исследованного участка составляет около 6 г/м^2, а в отдельные периоды может возрастать до 40-50 г/м^2 [10].

Проведенное исследование выявило сравнительно высокую степень наполненности кишечников хариуса, что свидетельствует о достаточной обеспеченности его пищевыми ресурсами на среднем участке реки и согласуется с современным состоянием зообентоса.

Особенностью питания хариуса среднего течения Енисея в исследованный период, наряду с низким разнообразием корма, стало существенное преобладание по массе трех компонентов – амфипод, ручейников, а также двукрылых. Остальные беспозвоночные составляли малую долю или были представлены только в определенные сезоны. Одной из вероятных причин сужения пищевого спектра хариуса на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара является современное состояние бентофауны Енисея. Ранее основу организмов зообентоса здесь составляли типичные литореофилы: личинки ручейников, поденок и мошек. В настоящее время этот район характеризуется преобладанием байкальских вселенцев – амфипод *Gmelinoides fasciatus* и *Ph. Viridis* [10].

Исследования близ г. Красноярска показали такие же результаты. Биомасса зообентоса варьировала и достигала 40 г/м^2 сырого веса, а среди амфипод доминирующий видом был также *Eulimnogammarus viridis*. Субдоминантами были личинки Trichoptera, *Apatania crymophila* и личинки Chironomidae, среди которых преобладали *Prodiamesa olivacea*, *Pseudodiamesa branickii* Nowicki,1873, *Cricotopus algarum* Kieffer,1911, *Orthocladius rhyacobius* Kieffer,1911 и некоторые др. Личинки Ephemeroptera были представлены *Ephemerella setigera* Bajkova,1967, *Ephemerella ignita* и *Ephemerella aurivillii* Bgtss,1908 [11].

Максимальная биомасса донной фауны выявлена в самой верхней точке исследований р. Енисей (15,6 г/м^2) и представлена амфиподами (65%). В

последующей пространственной динамике распределения биомассы зообентоса наблюдается тенденция спада от верховья к низовью. Основу биомассы (80–90%) составляли в равных долях амфиподы и хирономиды. Средняя численность донной фауны на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составила 3,54 ± 0,61 тыс. экз./м^2, биомасса − 10,8 ± 1,1 г/м^2.

Наибольший вклад в биомассу привносят амфиподы. 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* представители родов *Rheotanytarsus* и *Tanytarsus*. Среди гаммарид в массе развивается только один вид – *Gmelinoides 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 *Potamya sp*.

В среднем течении реки Енисей максимальные количественные показатели зообентоса (1,5 тыс. экз./м^2 и 4,5 г/м^2) отмечены на 174 км ниже устья Ангары. Средняя численность на участке р. Ангара – р. Подкаменная Тунгуска составила 1,22 ± 0,17 тыс. экз./м^2, биомасса – 2,85 ± 0,56 г/м^2 [6].

В исследованиях р. Ангары обнаружены 144 разновидности организмов различных таксонов. По группам они распределены так: хирономиды – 58, ручейники – 16, олигохеты – 14, поденки – 13, моллюски – 10, гаммариды – 8, веснянки – 3. В сборную группу «прочих» попали представители двукрылых (8), пиявок (5), жуков и клопов (по 2), а также планарии, водяные клещи,

нематоды, гидры и губки, которые не определены далее крупных таксонов (таблица). Наибольшие значения частоты встречаемости отмечены у гаммарид *Gmelinoides fasciatus* (85 %), *Micruropus wohli* Dybowski, 1874 (54 %), *Philolimnogammarus viridis canus* (54 %); поденок *Ephemera orientalis* McLanclan, 1875 (48 %); хирономид *Polypedillum scalaenum* Schrank, 1803 (58 %), *Rheotanytarsus sp.* (44 %), *Microtendipes gr. pedellus* (44 %); олигохет сем. Lumbriculidae (54 %), *Spirosperma sp.* (40 %); моллюсков *Lymnaea sp*. (37 %.) и *Anisus borealis* Loven, 1875 (47 %) [12].

В целом по всему обследованному руслу р. Ангара средние численность и биомасса бентоса за вегетационный период равны 5,3 тыс. экз./м^2 и 17,0 г/м^2. Основной вклад в количественное развитие бентоса вносят байкальские гаммариды, которые доминируют в течение всего вегетационного сезона, составляя 53 % численности и 65 % биомассы. Субдоминанты по численности – олигохеты и хирономиды (19% и 17%, соответственно), по биомассе – моллюски и олигохеты (12% и 9% соответственно)

В составе бентоса р. Ангары есть как литореофильные организмы, предпочитающие каменистые грунты – байкальский эндемик *Diameza baicalensis*, *Pagastia lanceolata* Tokunaga, 1937, *P. orientalis*, а также камни, обросшие нитчатыми водорослями – *Cricotopus gr. sylvestris*, *Orthocladius saxicola* Kieffer, 1911 так и псаммопелофильные организмы, предпочитающие грунты с тонкими фракциями частиц (пески, илы, заиленные пески) – *Pseudodiameza gr. nivosa*, *Prodiameza olivacea*, *Paratrichocladius inaequalis* Kieffer,1926, *Paratendipes albimanus* Meigen,1918, *Micropsecrta iunci* Meigen,1918. Высокую частоту встречаемости на грунтах, которые формируются в зонах с замедленным течением, в низовьях Ангары, имеют хирономиды: *Cladotanytarsus gr. mancus* (67–75 %), *Polypedillum scalaenum* Schranck,1803 (50–62 %), *Cryptochironomus gr. defectus* (43– 50 %), *Monodiamesa gr. bathyphila* (43–57 %), *Demicryptochironomus gr. vulneratus* (на песках – 43 %, на илах – 75 %), виды рода *Chironomus* (50–75 % на илах) [13].

Из моллюсков на илистых биотопах часто встречаются представители рода Pisidium (до 75 %). Из олигохет в половине проб на илах отмечены тубифициды родов *Limnodrillus* и *Tubifex*.

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. Стоит отметить, что пресноводные моллюски бассейна Енисея являются важным кормовым объектом для ценных промысловых рыб – стерляди, осетра и нельмы, а также для сиговых. В бассейне Енисея в пищевых комках нельмы встречаемость моллюсков составляет 98%, а их средний вес достигает 96%, а в пище сига на долю моллюсков в среднем по весу приходится 68.9%, а по численности – 68.8% [14,15].

В составе зообентоса р. Курейки (крупный приток нижнего течения р. Енисей) и ее притоков было отмечено 11 групп организмов: олигохеты, нематоды, пиявки, водяные клещи, гидры, моллюски, бокоплавы, ручейники, поденки, веснянки, хирономиды и другие двукрылые. Наибольшим видовым разнообразием отличаются хирономиды – 21 вид. Доминантами зообентоса по плотности являлись хирономиды и бокоплавы (61 % от общей численности; 43-37% от общей биомассы соответственно). На заиленных песках в массе развивались хирономиды (91% – по численности и 83% – по биомассе). На камнях многочисленны мелкие поденки и хирономиды (71% от общей численности). По биомассе доминировали поденки и олигохеты (в сумме 69%), субдоминанты – хирономиды и мелкие ручейники длиной 3–7 мм. На песчаных грунтах обитали веснянки, поденки и хирономиды. Доминировали по численности хирономиды (92%), по биомассе – веснянки и хирономиды (66% в сумме). На галечно-песчаных грунтах по численности и биомассе доминировали бокоплавы, составляя 46 и 44 % соответственно. Наибольшая

биомасса зафиксирована на илистых грунтах – 1,2 г/м^2, численность – на галечно-песчаных грунтах – 0,55 тыс. экз/м^2 [16].

Чередование участков реки с различной скоростью течения, представленных перекатами и плёсами, меняющимся характером грунта, а также водной растительности определяет состав и разнообразие донных беспозвоночных. Так, в верхнем течении р. Лены [17] из различных биотопов отмечены представители зообентоса: Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Gammaridae, Copepoda, Acariformes, Odonata, Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera и Diptera (сем-ва: Chironomidae, Ceratopoganidae, Simulidae, Culicidae). Биомасса зообентоса русловой части Лены на глубинах 0,2-0,6 м по различным биотопам за период наблюдений изменялась в значительных пределах – 0,1-23,9 г/м^2, в среднем от 0,5 до 13,7 г/м$_2$. Минимальная численность организмов в пробах составила 96 экз/м^2, максимальная – 6656 экз/м^2, в среднем от 143 до 4245 экз/м^2 соответственно. В целом в донных сообществах, вне зависимости от времени и места сбора, по массе преобладали личинки поденок, стрекоз и ручейников, а по численности – хирономид и поденок. Наиболее продуктивными участками являются биотопы, характеризующиеся быстрым течением (перекаты), галечным или каменистым дном. Низкие значения биомассы и численности зообентоса свойственны плесам с илисто-песчаным дном.

Таким образом, состав и структура зообентоса русла Верхней Лены и водоемов ее бассейна разнообразны, но типичны для сибирских рек горного и полугорного типов, каким также является р. Енисей. Доминантами по численности и биомассе в большинстве биотопов являются личинки амфибиотических насекомых: поденки, хирономиды, веснянки, ручейники [17].

В ходе исследования макрозообентоса горных рек Северного Алтая [18] обнаружено 129 видов. Фауна р. Ануй представлена 52 видами; р. Сема – 70; р. Песчаная – 62; р. Черга – 35 и р. Сараса – 43 видами. Наиболее богато в сообществах представлены отряды амфибиотических насекомых: поденки – Ephemeroptera, ручейники – Trichoptera, двукрылые – Diptera и веснянки –

Plecoptera. Анализ количественных показателей исследованных сообществ зообентоса в различных гидрологических зонах рек с использованием индекса разнообразия Шеннона позволил автору выделить две группировки. Первая представлена исключительно эпиритральными сообществами, характеризуется самыми низкими значениями индекса. Сюда относятся сообщества бентоса истоковых участков рек Песчаная, Черга, Ануй. Данные сообщества, как правило, сформированы из организмов, способных перерабатывать аллохтонную органику, – соскребывателей детритофагов – ручейники *Pseudostenophylax* sp. и хирономиды *Tvetenia* sp., именно они представлены в доминантном комплексе на этих участках. Вторая группировка – сообщества метаритральной зоны рек, для них характерны наивысшие показатели индекса разнообразия. Трофическая структура бентосных сообществ здесь намного сложнее, богато представлены группы растительноядных собирателей – поденки семейств Baetidae и Heptageniidae, хищников – веснянки семейств Perlidae и Perlodidae и ручейники семейства Rhyacophilidae − и прикрепленных фильтраторов – Simuliidae, Blephariceridae – из отряда двукрылых. Таксономическая структура зообентоса горных рек Северного Алтая представлена преимущество реофильными видами амфибиотических насекомых [18,19].

Большое разнообразие природных условий в бассейне Верхней и Средней Оби [20] обуславливает существенные различия в фауне донного населения рек. Эти различия проявляются не только на видовом и родовом уровне, но и на уровне крупных таксонов. Олигохеты (кл. Oligochaeta) входили в состав доминантов по биомассе только в равнинной части бассейна, где они были представлены преимущественно сем. Tubificidae. Их распределение по продольному профилю рек не зависело от размера водотока. Отмечена тенденция увеличения доли олигохет в биомассе донных сообществ при снижении уклона русла и высоты над уровнем моря, что вероятно, обусловлено увеличением доли илистых фракций в донных отложениях.

Пиявки (кл. Hirudinea) доминировали по биомассе в основном в малых и средних равнинных реках бассейна Средней Оби, где они были представлены преимущественно сем. Erpobdellidae (*E. octoculata* Linnaeus, 1758). При увеличении уклона выше 1 м/км пиявки в состав доминант не входили. Обитание моллюсков (тип Mollusca) приурочено к водотокам с невысокой скоростью течения и уклоном менее 1,5 м/км. В состав доминант входили преимущественно представители сем. Lymnaeidae и Pisidiidae. Сем. Lymnaeidae эпизодически доминировало в предгорных и равнинных водотоках бассейна Верхней Оби, а также в горных водотоках, зарегулированных озерами или прудами. Представители сем. Pisidiidae – обычные обитатели малых и средних водотоков бассейна Средней Оби, где они доминируют в 60 % водотоков.

Поденки (отр. Ephemeroptera) доминировали по биомассе как в горных, так и в равнинных водотоках. В горных реках поденки были представлены преимущественно двумя семействами, представители сем. Ephemerellidae и сем. Heptageniidae – в 19 % водотоков. На мягких грунтах предгорных и равнинных водотоков бассейна Верхней Оби в состав комплекса доминант входили поденки сем. Ephemeridae. В равнинных водотоках бассейна Средней Оби поденки встречались эпизодически и в состав доминант не входили.

Среди доминант наибольшее число семейств относилось к ручейникам, что связано с лидирующей ролью этого отряда насекомых в донных сообществах горных рек. Обитание представителей сем. Glossosomatidae было приурочено к водотокам верхней части бассейна с максимальными уклонами. При снижении высоты над уровнем моря и уклона русла биомасса этого семейства снижалась, и оно выпадало из комплекса доминирующих таксономических групп. Семейство Brachycentridae было представлено двумя видами: *Brachycentrus americanus* и *B. subnubilis*. Обитание первого вида было приурочено к водотокам с большими уклонами в горной части бассейна. Второй вид эпизодически входил в состав доминант на твердых грунтах нижних участков Средней Оби с небольшими уклонами. Значительная неоднородность условий обитания характерна и для представителей сем.

Hydropsychidae. Виды этого семейства, принадлежащие к *р. Ceratopsyche*, предпочитали разноразмерные горные и предгорные водотоки, где они входили в состав доминант в 26 % проб. Виды *р. Hydropsyche* эпизодически доминировали на различных участках крупной равнинной р. Обь [20].

Среди двукрылых (отр. Diptera) в состав комплекса доминант входили семейства Limoniidae, Ceratopogonidae и Chironomidae. Личинки сем. Limoniidae эпизодически доминировали в горных водотоках, где они были представлены в основном одним видом *Antocha vitripennis* (Meigen,1830). Среди хирономид виды подсем. Diamesinae предпочитали холодноводные высокогорные водотоки с большими уклонами. Хирономиды из подсем. Orthocladinae входили в состав доминант на различных участках речной системы, однако наиболее массовыми они были в горных водотоках. Подсемейства Chironominae и Tanypodinae доминировали преимущественно в равнинных водотоках. При этом таниподины входили в состав доминант в основном в малых равнинных реках бассейна Средней Оби с небольшим общим уровнем развития зообентоса (их биомасса на участках доминирования обычно не превышала 1 г/м^2). Среди хирономин виды рода *Lipiniella* доминировали преимущественно в водотоках бассейна Верхней Оби, а виды комплекса Harnischia – в крупных водотоках бассейна Средней Оби, остальные представители Chironomini – в малых и средних равнинных водотоках.

Среди веснянок (отр. Plecoptera) в состав комплекса доминирующих по биомассе видов входили только представители семейств Nemouridae и Perlodidae. Личинки сем. Nemouridae эпизодически (2% проб) доминировали только в малых высокогорных водотоках. Представители сем. Perlodidae входили в состав комплекса доминант в реках разного размера горной части бассейна.

Таким образом, распределение большинства семейств, входящих в состав доминант бентоса бассейна Верхней и Средней Оби, зависело от уклона русла, высоты над уровнем моря, а для отдельных групп – и размера водотока. Особенности формирования и функционирования экосистем водотоков

бассейна Верхней Оби обусловлены значительным разнообразием природных условий и характером использования его обширных территорий [20,21].

В распределении донных беспозвоночных р. Язьвы (Северный Урал) [22] также можно выделить пять типов зообентоценозов, различающихся по таксономическому богатству и уровню развития, как и в р. Енисей. Широкое распространение получает группа литореофильных зообентоценозов, приуроченных к различным элементам речного русла. На медиали плесов формируется зообентоценоз, в составе, которого доминируют поденки *Heptagenia sulphurea* и веснянки *Leuctra fusca* Linnaeus, 1758. Им сопутствуют поденки *Ephemerella ignita*, ручейники *Polycentropus flavomaculatus*, *Psychomyia pusilla* Fabricius, 1781, *Hydropsyche nevae* Kolenati, 1858 и *Cheumatopsyche lepida* Pictet, 1834, личинки и взрослые жуки *Elmis sp*., брюхоногие моллюски *Ancylus fluviatilis* Mueller, 1774. На долю видов доминантного комплекса приходится 89% общей массы зообентоса [22].

В рипали развиваются сообщества с преобладанием поденок *H. sulphurea*, обеспечивающих до 27% массы донной фауны. К субдоминантам принадлежат ручейники *H. nevae*, *Hydropsyche pellucidula* Curtis, 1834, *Ch. lepida* и *P. flavomaculatus*, веснянки *L. fusca* и поденки *E. Ignita*.

Заметный вклад в биомассу сообщества (до 25%) делают личинки комаров-звонцов. На долю видов доминантного комплекса приходится 69% общей массы зообентоса. Ядро зообентоценозов, приуроченных к перекатам, составляют ручейники *H. nevae*, на долю которых приходится свыше половины общей массы донных животных. К числу субдоминантов относятся поденки *H. sulphurea* и ручейники *Ch. lepida*, *Arctopsyche ladogensis* Kolenati, 1859, *H. pellucidula*, *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865, *P. pusilla*, *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834 и *Agapetus ochripes* Curtis, 1834. На долю видов доминантного комплекса приходится 94% общей массы зообентоса. Биомасса литореофильных зообентоценозов Язьвы находится в пределах 1.9–3.8 г/м^2. Это близко к показателям развития донной фауны других рек Северного Урала на участках, секущих антиклинали: Вишеры – 2.4−2.8 г/м^2, и Яйвы – 1.8−3.9 г/м^2 .

На участке р. Язьвы, лежащем в пределах Соликамской депрессии, отмечены два типа зообентоценозов. Наибольшее распространение получают здесь псаммореофильные сообщества. Их биомасса составляет 0.72 г/м^2 при численности 1420 экз/м^2. Язьва имеет здесь равнинный характер с песчаными грунтами и с примесью грубодисперсного растительного детрита.

Ядро псаммореофильных зообентоценозов р. Язьвы составляют личинки комаров-звонцов и малощетинковые черви *Propappus volki* Michaelsen, 1915; на их долю приходится 43 и 30% биомассы донных животных соответственно. Им сопутствуют псаммобионтные поденки *Ephemera lineata* и *Brachycercus harrisella* (15%). Наряду с псаммореофилами, в составе сообществ зарегистрированы литобионтные поденки *H. sulphurea*, веснянки *L. fusca*, ручейники *H. pellucidula* и *P. pusilla*. Вторым типом зообентоценозов, формирующимся на отрезке Язьвы в пределах Соликамской депрессии, являются пелолитореофильные сообщества, которые представлены поденками *Caenis macrura* Stephens, 1835, *Leptophlebia submarginata* Stephens, 1835, *Cloeon luteolum* (Mueller, 1776), *H. sulphurea*, веснянки *L. fusca*, ручейники *Ceraclea sp.*, *Mystacides azurea* Linnaeus, 1761, *P. flavomaculatus*, личинки бекасниц *A. ibis*, жесткокрылые Elmiidae, двустворчатые моллюски *Nucleocyclas radiatum* Clessinin Westerlund, 1877, пиявки *Glossiphonia complanata* Linne, 1758. Таким образом, на участке Язьвы в пределах Соликамской депрессии основной фон составляют качественно и количественно обедненные псаммореофильные зообентоценозы [22].

1.3 Запасы незаменимых ПНЖК в биомассе зообентоса р. Енисей

Как было установлено в последнее десятилетие, полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства ω3, в первую очередь эйкозапентаеновая (20:5ω3, ЭПК) и докозагексаеновая (22:6ω3, ДГК), играют ключевую роль в регуляции функционирования сердечно - сосудистой системы и других важнейших физиолого- биохимических процессов животных и человека. Эти вещества являются биохимическими предшественниками целого ряда

эндогормонов – простагландинов, тромбоксанов, лейкотриенов, регулирующих многие важнейшие физиолого-биохимические функции организма [23,24].

Эти кислоты являются незаменимыми, так как большинство животных, включая человека, не способны синтезировать их в достаточном количестве и должны получать с пищей. Очевидно, что ПНЖК попадают к человеку не напрямую, а пройдя через соответствующую трофическую цепь: водоросли-беспозвоночные-рыбы. В связи с этим актуальной является оценка запасов незаменимых ПНЖК в различных водных экосистемах [24, 25].

В работе Гладышева М.И. [26] впервые была проведена оценка потенциальной продукции зообентосом р. Енисей незаменимых ПНЖК. На всем протяжении Енисея зообентос занимает главенствующее положение в пищевой цепи и является основой кормовой базы рыб.

Экосистема изученного участка Среднего Енисея протяженностью около 780 км от плотины Красноярской ГЭС до с. Зотино, потенциально способна обеспечить годовую потребность в незаменимых ПНЖК лишь 1788 человек. Очевидно, что полученная оценка демонстрирует чрезвычайно низкий потенциал экосистемы Енисея в отношении продукции ПНЖК [26].

Анализ сезонной динамики ЭПК и ДГК в биомассе первичных консументов (зообентоса) показал, что в течение сезона происходит перемещение запасов ПНЖК в экосистеме из биомассы первичных продуцентов (весна- начало лета) в биомассу консументов (осень). Одновременно с перемещением запасов между трофическими уровнями, происходит концентрирование ПНЖК в биомассе консументов: так, если в годовом максимуме (июнь) отношение суммы ЭПК+ДГК в биомассе фитобентоса составляло 2,73 мг/г, то в сентябре для зообентоса это отношение было 9,55 мг/г. Таким образом, в биомассе зообентоса происходит концентрирование незаменимых полиненасыщенных жирных кислот семейства ω3, а именно ЭПК и ДГК. Впервые установлено, что в речной литоральной экосистеме основные запасы ПНЖК осенью сосредоточены в биомассе зообентоса [27].

1.4 Распределение донных беспозвоночных по типам грунта

В комплексе факторов среды, влияющих на распределение макрозообентоса вдоль речных русел, определяющими являются глубина, скорость течения и характер донных отложений. Значимость характера грунта и скорости течения столь велика, что отношение отдельных видов и сообществ беспозвоночных к этим двум генеральным факторам легло в основу широко используемой классификации речных донных биоценозов [28,29].

Наибольшее влияние на таксономический состав гидробионтов водотоков имеют два фактора: скорость течения и стабильность грунта [30]. Текучая вода содержит больше растворенного кислорода, чем стоячая, но и обитатели текучих вод нуждаются в большем содержании кислорода, чем обитатели стоячих или медленно текучих вод, так как им требуется большая энергия для удержания в потоке, если их снесет вниз, в стоячие воды, они погибнут от недостатка кислорода.

Распределение бентоса в реках характеризуется закономерным измененением видового состава, численности и биомассы от истоков к устью и с продвижением от берега к стержню. Характер этих измененений в реках разного типа и их различных участков неодинаков. В горных реках, где преобладают литореофильные организмы, бентос поперек русла распределяется довольно равномерно, как по видовому составу, так и в численном соотношении. В равнинном течении с продвижением к середине русла биомасса организмов бентоса обычно падает, но их численность часто возрастает. Это объясняется тем, что в прибрежье грунты богаче органическим веществом, течение медленней, и здесь могут существовать сравнительно крупные организмы. С продвижением к стержню реки удерживаться на течении могут только мелкие формы, прикрепляющиеся к песчинкам, и немногие крупные формы, зарывающиеся в песок. В низовьях равнинных рек в связи с однообразием грунтов распределение бентоса вновь становится более равномерным [31].

Распределение зообентоса в водоеме зависит от характера биотопов. К примеру, распределение брюхоногих моллюсков р. Зеленоградка Калининградской области таково, что на участках, представленных заиленными грунтами, встречается в массовом количестве *B.tentaculata* Linnaeus, 1758, на песчаном грунте отмечены живородки *Viviparus viviparous* Linnaeus, 1758. Прудовики *L. auricularia* Linnaeus, 1758, *L. corvus* Gmelin, 1791, *L. stagnalis* Linne, 1758 приурочены к участкам с илистым грунтом и полупогруженной растительностью. В целом надо отметить, что донная фауна нижнего течения р. Зеленоградка имеет черты, характерные для бентоса стоячих вод. Этому способствует замедленное течение реки и наличие песчаных плес [32].

В реках по мере увеличения доли мелкофракционных наносов от истока к устью поденки, веснянки, ручейники, хирономиды подсем. Diamesinae, Orthocladiinae и трибы Tanytarsini замещаются олигохетами, моллюсками, хирономидами подсем. Tanypodinae и трибы Chironomini, а также снижается доля литофилов и общая численность населения. В предгорных реках наиболее продуктивными считаются гравийно-галечные перекаты, заселенные литореофильным бентосом с преобладанием крупных организмов, причем обитающие на перекатах и активно участвующие в дрифте личинки амфибиотических насекомых являются наиболее доступными и ценными кормовыми объектами лососевых рыб [33,34].

С переходом от каменистых грунтов к песчанистым и илистым численность донных животных обычно увеличивается, а их средняя масса снижается, в результате мельчания представителей эпифауны (уменьшение опорности грунта, невозможность на ней нахождения крупных форм). За счет представителей инфауны общая биомасса бентоса на мягких грунтах может быть выше, хотя биомасса животных эпифауны здесь ниже, чем на жестких грунтах [35].

Исследования на реке Миасс выше города Челябинска [36] показали, что с уменьшением размерной фракции грунта от гальки до илистых песков биомасса макрозообентоса увеличивалась. Состав гидробионтов с

уменьшением размерной фракции грунтов также менялся. В крупном галечнике личинки ручейников составляла более 90% по массе. В песках с высокой долей гравия размером 5-2 мм увеличилась доля хирономид и олигохет. В песках с долей гравия менее 5% по массе численность хирономид снижалась и росла численность олигохет. В илистых пеках и песчаных илах по численности доминировали олигохеты, а по биомассе доминировали двустворчатые моллюски.

Находясь на не свойственном им субстрате, бентонты испытывают угнетение или вовсе погибают. Например, полихеты *Hypania invalida* Grube, 1860, посаженные на песок, не строят своих трубок, в которых обычно обитают, и через 7 дней погибают. На мелком песке эти черви тратили на построение трубок 50-80 мин, через 20 дней в живых осталось 20% особей; на заиленном песке и иле животные строили трубки соответственно за 35-60 мин и 15-30 мин. Их выживаемость достигала 80 и 100%.

Гидробионты активно выбирают грунты, наиболее соответствующие их потребностям. Обычно это осуществляется путем избирательного оседания планктонных личинок донных беспозвоночных на те или иные субстраты, передвижением взрослых форм по грунту или их всплыванием в толщу воды с последующим выбором нового участка дна.

Аттарактивность («привлекательность») грунтов определяется не только их гранулометрическим составом, но и многими другими качествами. Мелкозернистые грунты, особенно илистые, имеют различную степень уплотнения и в верхних слоях лежат очень рыхло, чем в нижних. По мере уплотнения грунтов внедрение в них становится более затруднительным, и организмы закапываются на меньшую глубину. С другой стороны, слишком мягкие, полужидкие грунты становятся недостаточно опорными и поэтому неблагоприятны для донных организмов [37].

Крайне неблагоприятна для существования донного населения недостаточная стабильность грунтов: оседание частиц, снос поверхностных слоев токами воды и перемещение частиц относительно друг друга. В первом

случае обитатели грунта засыпаются слоем наносов, во втором – вымываются и уносятся течением, в третьем - перетираются, не могут укорениться [38,39].

Перемешивание грунтов может вызываться не только движением воды, но и деятельностью самих организмов. Например, полихеты *Arenicola* в популяции с плотностью 40 экз/м^2 ежедневно пропускают через свои кишечники 1,5 кг грунта, а за год - около 0,25 м^3 ,т.е. перемещают весь грунт в слое глубиной 20-30 см.

Многие донные животные питаются, пропуская через свои кишечники грунт, и тогда важное экологическое значение приобретает содержание в нем органического вещества, которое образуется в результате опадания в грунт остатков организмов на тех или иных стадиях разложения.

По отношению к течению выделяют ***реофилов*** (любящих течение) и ***стагнофилов*** (предпочитающих непроточные водоемы). По отношению к типу грунтов рассматривают ***псаммофилов*** (обитатели песчаных грунтов), ***пелофилов*** (население илов), ***литофилов*** (население камней), *аргиллофилов* (обитатели глинистых грунтов).

По отношению к субстрату организмы бентоса делятся на следующие группы.

1. Прикрепленые организмы.

Это губки, гидроиды, кораллы, морские лилии, многие черви, мшанки, многие двустворчатые моллюски, усоногие раки, асцидии и ряд других животных. Общая форма тела обычно вытянутая, органы движения обычно редуцируются.

Среди пресноводных форм животных особенно сильно развиты органы прикрепления у реофильных форм, живущих на быстром течении. Форма тела обтекаемая, уплощенная. Прикрепление происходит за счет присосок, прицепок. Реофилы - личинки ручейников (Trichoptera), мошек (Simulida), веснянок (Plecoptera). Ручейники приспособились к жизни на различных биотопах текучих вод, однако, будучи высоко оксифильными животными, весьма чувствительными к повышенному содержанию органических веществ в

воде, наиболее благоприятные условия для своего существования находят в чистых ручьях и лососевых реках, где занимают важное место в их экосистемах, являясь неотъемлемой составной частью фауны. Ручейники строят переносный, служащий для защиты тела домик из самого разнообразного материала, скрепленного выделениями прядильных желез. Но не все ручейники любят быстрое течение, к примеру, личинки *Molanna* обитают в стоячих водоемах на илу или песке [40].

Личинки (Ephemeroptera), обладающие уплощенным телом, живут в потоках и быстро текущих реках. Тело личинок уплощено в дорсо-вентральном направлении. Голова широкая, плоская. Личинки очень требовательны к кислороду, поэтому живут преимущественно в быстрых потоках и реках, реже в чистых озерах. Наиболее благоприятны для них стабильные галечно-валунные грунты с растительными обрастаниями. Также личинки веснянок (Plecoptera) живут в чистой воде, богатой кислородом; загрязнение воды вызывает их гибель. Обитают главным образом в текучей воде на быстром и умеренном течениях рек и ручьев на валунных и галечных грунтах [41].

2. Лежащие организмы.

Животные, лежащие на мягком грунте, отличаются сильно расширенном и низким телом. Это двустворчатые моллюски, полихеты, морские ежи.

3. Закапывающиеся организмы.

Закапывающиеся в грунт животные, совокупность которых называется инфауной, представлены, главным образом, прикрепленными и свободно двигающимися организмами. Встречаются среди морских ежей, голотурий, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, ракообразных и личинок насекомых. Пескожилы (*Arenicola marina* Zachs, 1929),представители многощетинковых червей предпочитают песок.

Хирономиды (Chironomidae) – самые распространенные и массовые организмы донного населения лососевых рек Урала и Тимана. В бентосе они

представлены личинками и куколками. Хирономиды наиболее многочисленны в зарослях подводной мягкой растительности.

Малощетинковые черви (Oligochaeta) относятся к числу постоянных гидробионтов лососевых рек Урала и Тимана. Малощетинковые черви заселяют в русле рек разнообразные биотопы, но наиболее высокие количественные показатели для них отмечены в моховых и нитчатых обрастаниях, максимальная численность и биомасса зарегистрированы в нитчатых обрастаниях галечно-валунного грунта [42]. При заилении песчаных грунтов или при наличии на нем детрита возрастает роль олигохет. Известно, что в речном песке живет большое количество крупных малощетинковых червей (преимущественно рода Limnodrilus), по мере заиления дна они концентрируются на поверхности грунта, т.е. псаммореофильный биоценоз обогащается не только принесенными вместе с наносами пелореофильными животными, но и животными, поднявшимися на поверхность из более глубоких слоев песка [43].

4. Сверлящие организмы.

Сверлению подвергаются плотные осадочные поды, скалы, сложенные из известняка, песчаника, сланцев, а также мрамор, бетон, кирпич, дерево и раковины моллюсков. Камнеточцы сверлят камни, при помощи зубцов и гребней, расположенных на раковине [44] . Двустворчатый моллюск *Barnea* живет в плотном илу, глине. В пресных водах наиболее обычными сверлящими животными являются личинки некоторых насекомых, минирующие листья и стебли водных растений или делающие ходы в глинистых берегах. Роющие личинки поденок (Ephemeroptera) роют ходы в глинистых берегах рек [45].

5. Свободно двигающиеся организмы.

Многие животные двигаются по дну при помощи различно устроенных конечностей, иглокожие имеют амбулакральные ножки, органом движения моллюсков является нога, простейшие двигаются при помощи ресничек или псевдоподий. Ползающие личинки поденок (Ephemeroptera) обитают в

илистом грунте [46].Тело покрыто мелкими волосками, к которым пристают частицы ила, образующие оболочку вокруг личинки. Все три хвостовые нити опушены с обеих сторон.

1.5 Распределение зообентоса по грунтам в р. Енисей

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 в русле на протяжении сотен километров. В связи с этим на больших пространствах Енисея распространены однородные биоценозы бентоса, число которых ограничено.

Можно выделить три основных биоценотических комплекса, слагающихся при трех наиболее характерных сочетаниях главных экологических условий русла реки — грунта и течения. Этими биоценозами будут: литореофильный, занимающий галечно-каменистые грунты, омываемые значительным течением, и потому наиболее типичный для верхнего Енисея; псаммореофильный, типичный для перемываемых речных песков и потому наиболее распространенный в среднем течении реки; пелофильный, свойственный илистым отложениям, формирующимся в условиях затухающего течения и потому особенно характерный для дельты, отчасти губы [47].

Кроме этих трех своеобразных, резко различных биоценозов, в Енисее сравнительно широко развиты биоценозы, формирующиеся в промежуточных гидрологических условиях — на галечно-песчаных и на илисто- песчаных грунтах. Первый из них, наиболее обычный в нижней части верхнего и верхней части среднего плесов Енисея, можно характеризовать как лито-псаммореофильный, слагающийся из литореофильных и псаммореофильных организмов. Второй биоценоз, занимающий большие площади в нижнем течении и дельте, где скорости реки снижены, составляют в основном организмы псаммо-пелофильные.

Таким образом, перечисленные выше пять биоценозов занимают в Енисее большие площади с более или менее однородными основными гидрологическими условиями. Но, несмотря на эту общую близость главных экологических особенностей среды, те или иные отличия в гидрологии, климатические, зоогеографические или иные причины на отдельных участках продольного профиля реки вносят в состав этих в основном однородных биоценозов ряд изменений. Поэтому при дальнейшем рассмотрении биоценозов учитываются их отличия в различных отрезках Енисея [47,48].

Литореофильный биоценоз

Каменисто-галечные грунты встречаются по всему Енисею, и повсюду их населяет комплекс организмов, в котором руководящая роль принадлежит литофильным и литореофильным видам. Но наибольшей экологической однородностью, чистотой отличается этот биоценоз в верхнем течении реки, особенно на плесе Означенная — Красноярск и выше.

По численности здесь преобладают столь типичные литореофилы как личинки ручейников, поденок, мошек − *Aethaloptera rossica* McLachlan, 1880, *Cheumatopsyche czekanowskii* Martynov, 1910, *Hydropsyche kozhantshikovi* Martynov, 1924, *H. ornatula* McLachlan, 1878, *Ecdyonurus sp*., *Heptagenia soldatovi* Tshernova, 1952, *Rhithrogena unicolor* Tshernova, 1952, *Titanopteryx maculata* Meigen, 1804. Типичны также и крупные личинки веснянок – *Paragnetina flavotincta* McLachlan, 1872 и некоторых реофильных тендипедид – *Eukiefferiella sp*., *Tanytarsus exiguus* Johannsen,1905, *T. sexdentatus* Chernovskij, 1949, *Orthocladius thienemanni Kieffer, 1906* [47].

В. Н. Грезе [49] установил, что вид *Aethaloptera rossica* по обилию является едва ли не самым многочисленным из ручейников в верхнем течении Енисея. Максимальная численность личинок наблюдалась на галечных грунтах на участке Красноярск — Ангара при донных скоростях течения до 1,24 м/с, обычно 0,5-0,9 м/с. В прибрежной зоне на глубине 1,5-2 м личинки встречались редко, занимая преимущественно центральные части русла с глубинами до 15

м. В питании енисейской стерляди - типичного бентофага, личинки A. rossica насчитывались в количестве 1-1,5 тыс. шт. на один исследованный желудок.

Все эти и некоторые другие более редкие, но не менее литореофильные виды Енисея составляют не менее 93 − 95% всего населения галечников выше Красноярска. И только 5 − 7% приходится на встречающихся изредка олигохет, амфипод, некоторых тендипедид и других нехарактерных для данных условий организмов.

Отличительной чертой рассматриваемого участка реки является большая подвижность галечника, перекатываемого быстрым течением. Поэтому плотность биоценоза здесь относительно невелика, а биомасса в среднем составляет не более 7,5 кг/га. На участке между Красноярском и Ангарой вследствие падения средней скорости течения галечники приобретают большую стабильность. Поэтому литореофильный биоценоз находит здесь оптимальные условия существования и средняя плотность и биомасса его возрастают в несколько раз, достигая максимальных для всего Енисея величин − более 1550 экз/м^2 и 21,8 кг/га [47].

Основное ядро биоценоза составляется теми же литореофильными видами. Они же продолжают главенствовать и в верхнем плесе среднего течения от Ангары до Подкаменной Тунгуски. Примесь нереофильных организмов несколько увеличивается, появляется больше амфипод, олигохет, нематод, но все, же литореофильный комплекс из личинок ручейников, поденок, мошек и некоторых других составляет до 92 − 95% населения гальки. Численность его в среднем остается такой же, как и в вышележащем плесе, хотя биомасса ниже, что можно объяснить более ранним сроком исследования плеса Ангара − Подкаменная Тунгуска (июнь-июль).

Севернее, на плесе от Подкаменной до Нижней Тунгуски, где скорости течения становятся меньше, в литореофильном биоценозе наблюдается сокращение численности или полное исчезновение некоторых реофилов, обычных в верхнем Енисее. Вместо них появляются формы нереофильные, к которым относится ряд байкальских бокоплавов *Eulimnogammarus cyaneus*,

E.viridis, *Gmelinoides fasciatus*, моллюсков *Sphaerium scaldianum* Normand, 1844 *Pisidium amnicum* O. F. Müller, 1774 и некоторых других организмов, приобретающих довольно большое значение в биоценозе. Причем, амфиподы из аутсайдера стали доминантом зообентоценоза после зарегулирования стока плотиной Красноярской ГЭС [50].

На долю этой группы приходится до 35 − 40 % числа особей и до 55 − 60% биомассы биоценоза. Однако это внедрение новых для биоценоза видов не компенсирует того его обеднения и снижения биомассы, которое вызывается угнетением или полным исчезновением многих наиболее массовых реофилов, таких как личинки *Titanopteryx maculate*, *Aethaloptera rossica*, другие гидропсихиды, поденки-гептагенииды и прочие. В результате биомасса и среднее обилие литореофильного биоценоза в нижней части среднего течения Енисея значительно падают до 235 экз/м^2 и 6,6 кг/га. Биоценоз нижнего Енисея составляется здесь в большинстве из организмов литофильных или форм широкой экологической валентности. Исчезновение реофилов связано с ухудшением климатических условий в низовье реки и главным образом со снижением скорости течения и начинающимся заиливанием галечных грунтов. Плотность населения и биомасса биоценоза оказываются здесь минимальными − в среднем 88 экз/м^2 и 0,4 кг/га.

Таким образом, литореофильный биоценоз, очень характерный для Енисея, распространенный на протяжении почти всего его течения, максимального развития по обилию и видовому разнообразию достигает в районе между Красноярском; и устьем Подкаменной Тунгуски, севернее же постепенно деградирует [47].

Лито-псаммореофильный биоценоз

Состав биоценоза формируется из элементов литореофильного комплекса, обитающих на гальке, и из организмов, населяющих песчаные и песчано-илистые отложения, скопляющиеся между галькой в зонах пониженных скоростей течения и представленных в биоценозе олигохетами *Propappus volki* Michaelsen, 1916, *Bythonomus mirus* Chekanovskaya, 1956,

Rhyacodrilus korotneffi Michaelsen, 1905, моллюсками *Pisidium amnicum*, *P. supinum* A. Schmidt, 1850, личинками тендипедид *Cryptochironomus demeijerei* Kruseman, 1933, *C. rolli* Chernovskij, 1949 и другими подобными им формами.

Среди литореофильной группы находятся виды, составляющие основу биоценоза гальки — ручейники-гидропсихиды *Hydropsyche ornatula*, *Cheumatopsyche czekanowskii* и др., мошки *Titanopteryx maculata*, поденки *Ecdyonurus sp*., *Ephemerella lenoki* Tshernova, 1952 и т. д. [47].

Соотношение этих двух групп в биоценозе несколько изменяется на отдельных плесах Енисея. Выше Ангары, где песчаных отложений среди гальки относительно меньше, псаммореофильный комплекс составляет примерно 20% численности биоценоза, В нижних участках, в связи с постепенным снижением скоростей и большим развитием песчаных отложений, он многочисленнее и составляет уже до 80%. Севернее Нижней Тунгуски в состав биоценоза, населяющего галечно-песчаные грунты, начинают входить, кроме псаммореофильных видов, также некоторые илолюбивые, например *Polypedium breviantennatum* Chernovskij, 1949, *Prodiameza bathyphila* Kieffer, 1918, *Tendipes thummi* Kieffer, 1911, и, таким образом, на долю литореофильных организмов остается не более 10%.

В связи с промежуточным характером экологических условий биотопа, не представляющих оптимума ни для литореофилов, ни для псаммореофилов, численность и биомасса биоценоза невелики. На всем протяжении Енисея средняя плотность на отдельных плесах колеблется от 240 до 370 экз/м^2 и только в нижнем участке повышается до 1800 экз/м^2 за счет олигохет, нематод и личинок илолюбивых тендипедид; биомасса также колеблется в пределах всего 200 − 380 мг/м^2 [47].

Псаммореофильный биоценоз

Песчаные перемытые грунты, отлагающиеся в основном русле реки, неблагоприятны для развития бентоса. Они бедны органическим веществом и отличаются большой неустойчивостью, особенно в верхних плесах Енисея.

Поэтому населяющий их биоценоз небогат как по качественному составу, так и по обилию и биомассе.

В него входит группа специфических организмов − псаммореофилов − *Propappus volki*, *Bythonomus mirus*, *Pisidium supinum*, *Cryptochironomus demeijerei*, *C. rolli*, *C. monstrosus* Chernovskij, 1949, *C. convergentus* Greze, 1951, *C. longicerus* Greze, 1951 и формы, свойственные в основном другим биоценозам, но внедряющиеся и в псаммореофильный. В зависимости от типа биоценоза, преобладающего на том или ином участке реки, примесь посторонних видов в псаммореофильном биоценозе составляют по преимуществу или литореофилы и литофилы, или пелофилы и псаммо-пелофилы. Так, например выше Ангары, в области максимального развития галечно-каменистых грунтов в составе псаммореофильного биоценоза встречается *Ecdyonurus sp.*, *Hydropsyche ornatula*, *Titanopteryx maculate*. Подобные им литореофилы находятся и на протяжении среднего течения до Нижней Тунгуски, но в небольших количествах. В нижнем течении и дельте в соответствии с распространяющимся здесь заиливанием встречаются илолюбивые формы, такие как *Tendipes thummi*, *T. reductus*, *Cryptochironomus camptolabis* Kieffer,1924, *Micruropus wahli*, *Sphaerium scaldianum*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, которые постепенными переходами связывают псаммореофильный биоценоз с пело-псаммофильным, развивающимся на заиленных песках.

Наиболее обилен биоценоз в нижнем течении, где происходит обобщение его пело-псаммофилами. Здесь средняя плотность биоценоза составляет около 3600 экз/м^2, биомасса − более 300 мг/м^2. В дельте, меньшей плотности, средняя биомасса повышается до 660 мг/м^2 с развитием более крупных тендипедид и олигохет. Минимальные цифры плотности и биомассы относятся к району Ангары − Подкаменной Тунгуски, где песчаные отложения усиленно подмываются течением.

В общем же биоценоз песчаных грунтов русла Енисея, наряду с биоценозом галечно-песчаных отложений, оказывается очень малопродуктивным [47].

Псаммо-пелофильный биоценоз

Илистые пески в основном русле начинают откладываться только в среднем течении Енисея, ниже Ангары. В верхнем участке реки они находятся лишь спорадически в немногих защищенных от течения местах. Располагаясь в зонах замедленного стока, илистые пески не имеют отрицательных свойств, которые делают малопродуктивными песчаные перемываемые грунты.

Населяющий их псаммо-пелофильный биоценоз формируется в основном из олигохет и тендипедид, состав и количество которых значительно увеличивается сравнительно с предыдущим биоценозом. Здесь встречаются *Limnodrilus helveticus* Piguet, 1913, *Tanytarsus mancus* Wulp, 1856, *Tendipes thummi, T. plumosus−reductus* и ряд других, подобных им, видов. Кроме того биоценоз дополняется моллюсками *Sphaerium scaldianum, Pisidium amnicum, P. supinum,* поденками *Ephemera amurensis* Navas, 1912, *Ordella sp*. Изредка встречаются литореофильные организмы, как *Epeorus latifolium* Ueno, 1931, *Hydropsyche ornatula, Macronema radiatum* McLachlan,1872, попадающие случайно на илисто-песчаные грунты в верхнем или среднем течении.

Средняя численность биоценоза относительно мало меняется на течении реки от минимума около 2700 экз/м^2 на плесе Ангара − Подкаменная Тунгуска до максимума около 5000 экз/м^2 в нижнем течении. Биомасса везде равна 2−2,5 г/м^2.

В водоемах придаточной системы Енисея, особенно в его среднем нижнем течении, донная фауна илисто-песчаных отложений оказывается богаче, чем в основном русле реки. А так как биотоп этот является почти единственным в водоемах поймы, то богатство его фауны определяет в значительной мере и общую продуктивность бентоса протоков и затонов [47].

Пелофильный биоценоз

Илистый грунт локализируется главным образом в нижних участках реки, в дельте и губе в условиях наименьшей скорости течения: в среднем течении он наблюдается лишь в удаленных от фарватера протоках Вороговского миогоостровья, в затонах и старицах.

Состав биоценоза илистого грунта имеет сходство с составом населения илистых песков. Олигохеты, тендипедиды и моллюски также в большинстве случаев главенствуют здесь. Среди них выделяются по встречаемости и обилию *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. helveticus* Piguet, 1913, *Tendipes thummi*, *T. plumosus−reductus*, *Procladius*, *Cryptochironomus camptolabis*, *Pisidium amnicum*, *P. casertanum* Poli, 1791 и некоторые другие формы. В нижнем течении к ним присоединяются *Mesidothea entomon* Linnaeus, 1758, *Pontoporea affinis* Lindstrom,1885, довольно многочисленные севернее Игарки. В дельте эти организмы и ряд других амфипод – *Palasea quadrispinosa* Sars, 1867, *Gmelinoides fasciatus* еще более размножаются, в то время как количество тендипедид убывает. В губе байкальские амфиподы и личинки тендипедид почти совершенно исчезают.

Средняя численность и биомасса пелофильного биоценоза почти всюду оказываются больше, чем в псаммо-пелофильном, что свидетельствует об отсутствии гипераккумуляции органического вещества в иловых отложениях протоков и в затонах Енисея. Максимальная биомасса более 91 кг/га была отмечена в затонах и «уловах» между Подкаменной и Нижней Тунгусками и в протоках дельты. Наибольшая же средняя плотность (более 11000 экз/м^2) наблюдалась выше Подкаменной Тунгуски в протоках Вороговского миогоостровья [47].

Таким образом, состав и распределение сообществ макрозообентоса определяются закономерным изменением от истока до устья реки комплекса гидрологических и гидрохимических факторов, обусловленных климатическими и топографическими особенностями региона. Очевидно, что типологически разные реки, расположенные в различных географических ландшафтных зонах, наряду с различиями в составе фауны, имеют характерные особенности распределения гидробионтов по продольному профилю.

Так, к примеру, в исследовании макрозообентоса р. Сок (бассейн нижней Волги) [51] было выявлено значительное богатство фауны макрозообентоса (268 таксонов), из которых доминируют хирономиды 119 видов. Донные

сообщества характеризуются высокими показателями (4214 экз/м^2) численности гидробионтов за счет развития личинок хирономид (56,9% от общей численности бентоса) и мошек (24,7%). Биомасса бентоса (7,24 г/м^2) обусловлена развитием личинок двукрылых и пиявок, составляющих 51,2% и 20,6% от общей биомассы бентоса соответственно. Разнообразие биотопических условий в верховьях обусловливает высокие показатели видового богатства, биоразнообразия, численности и биомассы бентоса, доминирование реофильных и оксифильных видов гидробионтов, среди которых преобладают личинки амфибиотических насекомых.

В среднем и нижнем участке реки преимущественное развитие получают псаммо- и пелореофильные таксоны беспозвоночных. В среднем течении показатели плотности немного снижаются (3900±1200 экз/м^2; 6,1±4,1 г/м^2),что связано с антропогенным влиянием. Наибольшим обилием отличаются хирономиды (44,5%), олигохеты (21,2%) и моллюски (20,9%), а основу биомассы составляют моллюски (54%) Участок нижнего течения реки характеризуется наиболее высокими величинами количественных показателей бентоса (4785 экз/м^2 и 11,5 г/м^2) с преобладанием по численности (74,5%) и биомассе (55%) личинок хирономид. В целом, таксономическая структура с преобладанием реофильных видов, среди которых преобладают личинки хирономид р. Сок соответствует таковой р. Енисей [52].

Также, в ходе исследований коренного русла р. Волги и ее дельты было установлено, что каждый исследуемый водоток Волги, как и р. Енисей, характеризуется особенностями состава грунта, скорости течения, зарастания высшей водной растительностью, что, в свою очередь, отражается на видовом разнообразии зообентонтов. В составе донной фауны коренного русла р. Волги и её рукавов обнаружено 128 видов и форм бентосных организмов: амфибиотические насекомые (наиболее богатые в видовом отношении п/с Chironominae, включая таксоны трибы Tanytarsini, а также Orthocladiinae, Tanypodinae, Diamesinae) – 66 видов и групп [53]; ракообразные – 23 вида; черви – малощетинковые (класс Oligochaeta), многощетинковые (класс

Polychaeta) и представители класса Hirudinea; моллюски – классы Bivalvia (16 видов) и Gastropoda (13 видов). Для участка коренного русла р. Волги характерны главным образом песчаные грунты. Особенность этого типа осадков – бедный видовой состав зооценозов, т. к. данные биотопы подвержены постоянному волновому размыву. В основном русле Волги наблюдалась самая низкая плотность олигохет и активное развитие ракообразных (до 60 % численности), но при этом их биомасса составляла лишь 32 %, что указывает на мелкоразмерные формы донных беспозвоночных [54].

Рукава дельты Волги (Кизань, Бушма, Бузан, Бахтемир), в сравнении с коренным руслом реки, характеризовались большей зарастаемостью высшей водной растительностью, преобладанием заиленных грунтов, малыми значениями глубины и скорости течения, что отражается на качественном и количественном составе донных беспозвоночных. Наиболее существенную роль в формировании зообентоса играли группы ракообразных, моллюсков, олигохет и личинки амфибиотических насекомых. Малощетинковые черви, зарегистрированы во всех исследуемых рукавах дельты Волги, преимущественно на заиленных грунтах [54,55].

Глава 2. Материалы и методы исследования.

2.1 Характеристика района исследования

Енисей – главная река Сибири, входит в число семи самых крупных рек мира и является наиболее многоводной рекой нашей страны. Его средний сток 19 800 $м^3/с$, что превышает таковой Волги более чем в 2 раза. Длина Енисея равна 3487 км, площадь бассейна 2 580 000 $км^2$, площадь водосбора Енисея 2580 тыс. км, средняя глубина от 9 до 70 м, средняя ширина русла от 500 м до 40 км. По размерам бассейна (2 580 тыс. $км^2$) Енисей уступает только Амазонке, Конго и Миссисипи с Миссури.

Исток реки Енисей - это озеро Кара-Балык, лежащее в Саянских горах на высоте 3000 м. В этом месте берет начало Бий-Хем (Большой Енисей). Это очень порожистая речка, имеющая перекаты и пороги до Тувинской котловины. Город Кызыл, находящийся в межгорной впадине, является местом соединения двух рек - Ка-Хем (Малый Енисей) и Бий-Хем. Так образуется река Енисей. Верхний Енисей, или Улуг-Хем, - это первые 188 километров всей реки.

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. Для бассейна Енисея характерна резкая асимметричность: его правобережная часть в 5,6 раза больше левобережной части. Река Енисей, пересекая Красноярский край, течет на север по меридиану, являясь границей между Западной и Восточной Сибирью (Рис.1). Левобережьем Енисея заканчиваются великие Западно-Сибирские равнины, а правобережье представляет собой царство горной тайги – от Монголии до Северного Ледовитого океана. Енисей протекает через все климатические зоны Сибири: в его верховьях живут верблюды, а в низовьях – белые медведи.

Устьевой участок р. Енисей протяженностью около 1000 км начинается в месте впадения в р. Нижняя Тунгуска у г. Туруханск, где в период межени еще отмечаются нагонные колебания уровня воды. За конец устьевого участка

Енисея принят траверз мыса Сопочная Карга, как принято во всех лоциях р. Енисей.

Енисей самая многоводная река России – каменистая, порожистая, с большими скоростями течения в средней ее части и спокойная, разлившаяся вширь на многие километры, в низовьях. Средняя скорость течения от 2 до 7 м/с. До 95 % всей площади дна реки от верховьев до Ангары (верхнее и среднее течение) занимают каменисто-галечные грунты [56].

Рисунок 1 - Бассейн р. Енисей (http://www.syl.ru/article/187198/new_reka-enisey-geograficheskoe-polojenie-i-opisanie).

2.2 Материалы и методы исследования

Сбор проб зообентоса проводился в июле, октябре 2014 г. и в июне, августе 2015 г. Работы велись на 3 станциях (рис.2, табл.1).На каждой станции пробы донных животных брались в трех повторностях, на глубине 0,2 - 0,5 м в прибрежье. Отбор проб осуществлялся гидробиологическим скребком Дулькейта (площадь облова 0,10 м^2) и с помощью рамки с площадью захвата 0,06 м^2. С помощью гидробиологического скребка грунт извлекали из рамки, затем промывали. Для промывки использовали мельничный газ №28.

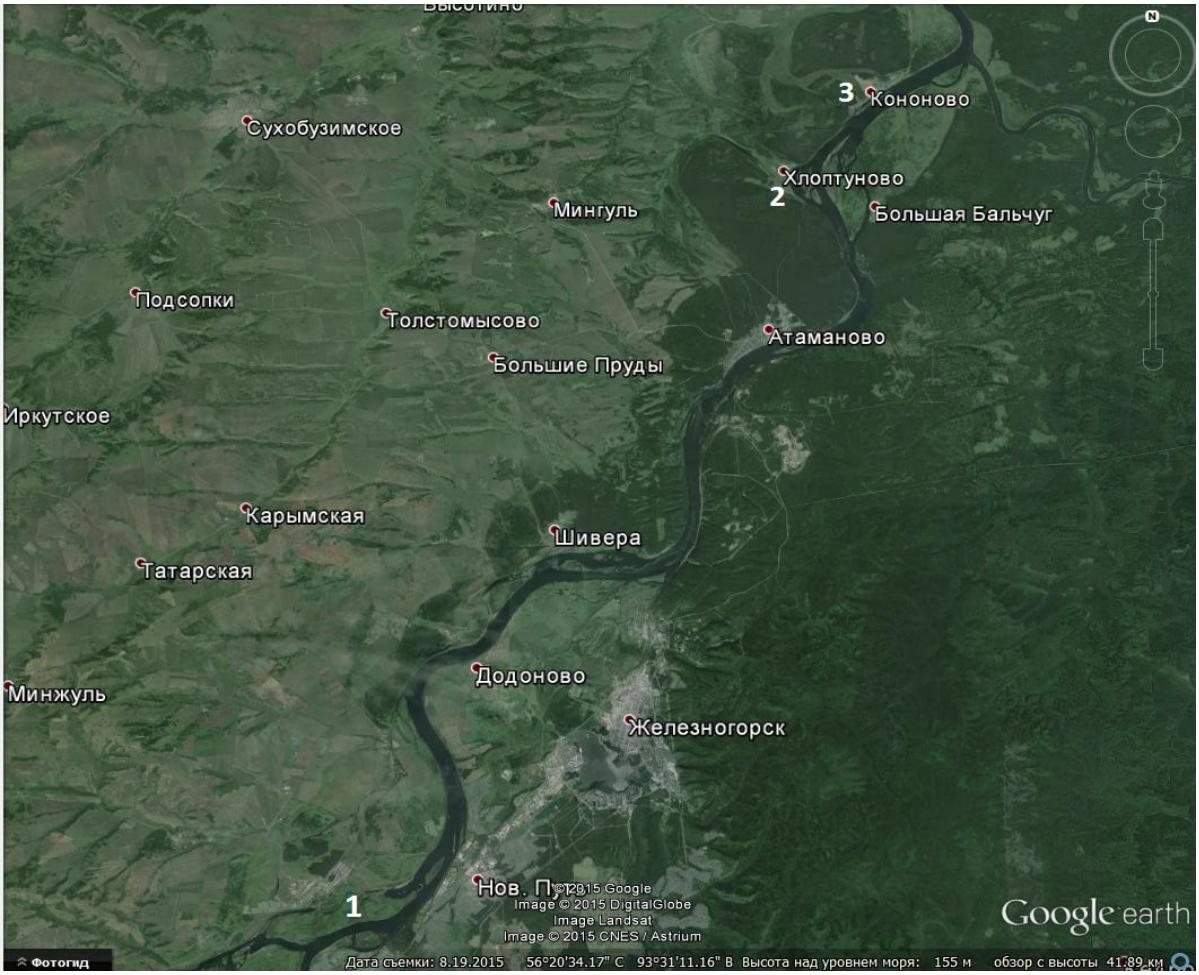

Рисунок 2 - Карта-схема станций отбора проб на исследуемом водотоке.
Условные обозначения: 1 - 3 станции отбора проб.

Взятую пробу помещали в полиэтиленовый пакет, который снабжали этикеткой, с указанием станции водного объекта. Взятые пробы подвергались первичной обработке. Организмы из проб отбирались пинцетом в белой эмалированной кювете и помещались в склянку с 70% спиртом [57, 58]. Отобранные организмы помещали во флакон емкостью 10мл, на данный

флакон помещали этикетку с указаниями даты взятия пробы, номер станции, водный объект, глубину отбора, характер грунта, температуру воды [57]. Численность и биомассу рассчитывали по фиксированным в 80% спирте животным. Взвешивание организмов производили на торсионных весах (тип WT) [58].

Для фаунистического анализа зообентоса использовались следующие определители: Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [59], Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [60], по личинкам поденок, веснянок и двукрылых – Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [59,61]. По остальным группам донных животных - Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР [62].

Таблица 1 − Пункты контроля, состав грунта в среднем течении р. Енисей.

Тип грунта	Район	
	Кононово-Хлоптуново	Частоостровское
Камни (галька)	июль, октябрь 2014 г.; июнь, август 2015 г.	июль 2014 г.
Песок (ил)	июль, октябрь 2014 г.; июнь, август 2015 г.	июль 2014 г.
Ил (песок)	июль 2014 г.; июнь, август 2015 г.	июль 2014 г.

Данные по гидрохимическому составу воды в исследованном районе р. Енисей были предоставлены ФГБУ "Среднесибирское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды" [63,64].

По этим данным максимальное значение температуры (11,7°С) было зарегистрировано в августе 2015 г., минимальное значение температуры (8,1°С) было отмечено в октябре 2014 г. (табл.2).

Данные pH варьировали в пределах 8,1-8,3, что соответствует слабощелочным водам. Содержание O_2 составляло в пределах 11,01-12,49 (мг/л). Значения $БПК_5$ варьировали в пределах 1,2-1,8 мг/л. Отмечалось

превышение ПДК в 2014 г. по показателям: Fe в 2,2 раза, Cu в 2,2-3,6 раза, Zn в 1,5 раза. Зарегистрировано превышение ПДК в 2015 г. по показателям: Fe в 1,2 раза, Cu в 2,4 раза, Zn в 1,9 раза (см. табл.2.).

Таблица − 2 Гидрохимические показатели в р. Енисей

Показатель	Нормы ПДК	2014 г.		2015 г.	
		июль	октябрь	июнь	август
Температура °С	отс.	9,6	8,1	9,8	11,7
pH	6,5-8,5	8,3	8,3	8,2	8,1
Кислород	4,0 мг/л	11,32	12,49	12,07	11,01
$БПК_5$	3 мг/л	1,3	1,8	1,4	1,2
Fe	0,10 мг/л	0,089	0,218	0,119	0,052
Cu	0,001 мг/л	0,0022	0,0036	0,0024	0
Zn	0,01 мг/л	0,0154	0,0068	0,0102	0,0193

Методы исследования

Для анализа сходства видовой структуры бентосных сообществ использовался коэффициент Серенсёна – Чекановского [65]:

$$K_{sc}=\frac{2c}{(a+c)+(b+c)},$$

где а – число видов, встречающихся в первом сообществе, но отсутствующих во втором; в – число видов, встречающихся во втором сообществе, но отсутствующих в первом; с – число видов, встречающихся в обоих сообществах.

Суммировать обширную информацию о видовом составе и структуре донного сообщества позволяет анализ индекса видового разнообразия Шеннона (H) в модификации Вильмана и Дарриса (1968 г.) [66, 67].

$$H= -\sum_{i=0}^{n}\frac{Ni}{N}\log_2\frac{Ni}{N},$$

где N*i* - число особей *i*-го вида; N - число особей в пробе; n - число видов. При H=5,1-6,5 соответствует «очень чистым водам»; H=3,1-5,0 - «чистым и удовлетворительно чистым водам»; H=2,0-3,0-«слабо загрязненным водам»; H=0,5-1,0 - «грязным водам»; H<0,5 - «очень грязным водам».

Этот индекс, отражает разнообразие и степень сложности структуры: сложно организованные сообщества, более разнообразные, характеризуются высокими значениями индекса и, наоборот, чем более простое по структуре сообщество, тем выше степень доминирования видов и тем меньше значение индекса. Индекс Шеннона может рассматриваться как одна из интегральных характеристик структуры системы. Разнообразие, а значит и сложность структуры сообществ гидробионтов и экосистем, меняется под влиянием различных факторов внешней среды, в том числе и антропогенных. Сложность сообществ уменьшается при загрязнении, эвтрофировании, ацидофикации вод [67].

Для оценки качества воды (класс, степень загрязненности) использовали нижеследующие индексы:

1. Индекс Вудивисса, разработанный в Англии для р. Трент [68].

Определение биотического индекса ведется по рабочей шкале, в которой использована наиболее часто встречаемая последовательность исчезновения животных по мере увеличения загрязнения (табл.3)

Таблица 3 − Рабочая шкала для определения биотического индекса

Показательные организмы	Видовое разнообразие	Биотический индекс по наличию общего числа присутствующих «групп»				
		0 - 1	2 - 5	6 - 10	11 - 15	16 и >
Личинки веснянок	Больше 1 вида	–	7	8	9	10
Личинки поденок	Только 1 вид	–	6	7	8	9
Личинки	Больше 1 вида[1]	–	6	7	8	9
ручейников	Только 1 вид[1]	–	5	6	7	8
Гаммарусы	Больше 1 вида[2]	–	5	6	7	8
Водяной ослик	Только 1 вид[2]	–	4	5	6	7
Тубифициды и	Все вышеназванные	3	4	5	6	7
(или) (красные)	организмы отсутствуют	2	3	4	5	6
личинки хирономид	То же	1	2	3	4	–
Все вышеназванные	»					
группы отсутствуют	Могут присутствовать некоторые нетребовательные к кислороду виды	0	1	2	–	–

[1] Исключая *Baëtis rodani*

[2] Включая в этот раздел *Baëtis rodani*

Для учета разнообразия фауны предложено условное понятие «группа» животных, под которым для одних животных понимаются отдельные виды, для других, трудно определяемых групп, более крупные таксоны. По сумме «групп» и качественному составу населения рассчитываются значения биотического индекса. Величина индекса изменяется от 0 до 10 баллов. Чем выше балл, тем лучше качество воды.

2. Индекс сапробности Пантле-Букка в модификации Н. А. Дзюбана и С.П.Кузнецова [69]. Используется сапробная валентность бентических организмов.

$$S=\frac{\sum_{i=1}^{n}(Si\times Ni)}{\sum_{i=1}^{n}Ni},$$

где n – число выбранных видов-индикаторов; N_i – относительная численность i-го вида; S_i - индивидуальный индекс сапробности i-го вида.

По величинам биотического индекса и индекса сапробности определяли класс качества воды согласно РД 52.24.309-2011 [70].

3. Гидрохимический индекс загрязнения воды (ИЗВ) [71].

Этот индекс является типичным аддитивным коэффициентом и представляет собой среднюю долю превышения ПДК по строго лимитированному числу индивидуальных ингредиентов:

$$ИЗВ=\frac{1}{n}*\sum_{i=0}^{n}\frac{Ci}{ПДКi},$$

где C_i – концентрация компонента (в ряде случаев - значение физико-химического параметра); n – число показателей, используемых для расчета индекса, n=6; $ПДК_i$ – установленная величина норматива для соответствующего типа водного объекта.

При расчете индекса загрязнения вод для всего множества нормируемых компонентов, включая водородный показатель pH, биологическое потребление кислорода $БПК_5$ и содержание растворенного кислорода, находят отношения $C_i/ПДК_i$ фактических концентраций к ПДК и полученный список сортируют. ИЗВ рассчитывают строго по шести показателям, имеющим наибольшие

значения приведенных концентраций, независимо от того превышают они ПДК или нет. По величине ИЗВ определяли класс качества воды (табл.4).

Таблица 4 − Классы качества вод в зависимости от значения индекса загрязнения воды

Воды	Значения ИЗВ	Классы качества вод
Очень чистые	До 0,2	I
Чистые	0,2-1,0	II
Умеренно загрязненные	1,0-2,0	III
Загрязненные	2,0-4,0	IV
Грязные	4,0-6,0	V
Очень грязные	6,0-10,0	VI
Чрезвычайно грязные	>10,0	VII

Расчет функциональных показателей зообентоса (продукция, деструкция) проводили физиологическим методом [72].

Коэффициенты *a* и *b* для расчета деструкции слабо варьируют в пределах таксономической группы и берутся по литературным источникам [73].

Глава 3 Анализ результатов

3.1 Видовой состав зообентоса

3.2 Динамика численности и биомассы зообентоса

3.3 Пространственная динамика плотности донных беспозвоночных

3.4 Функциональные характеристики зообентоса

3.5 Качество воды исследованного района р. Енисей

Выводы

1. За два года исследования в среднем течении реки Енисей зарегистрировано 30 видов донных животных, в том числе: двукрылые − 14 таксонов, олигохеты − 5 таксонов, бокоплавы − 4 таксона, ручейники и брюхоногие моллюски – по 3 таксона, класс Nematoda (круглые черви) - представлен единично. Наибольшее видовое разнообразие зообентоса зарегистрировано на каменисто-галечных грунтах (26 видов), наименьшее - на песчаных грунтах (16 видов). По всему водному объекту чаще других встречались личинки хирономид *Pseudodiamesa gr. nivosa* и бокоплавы *Eulimnogammarus viridis, Gmelinoides fasciatus*. Зарегистрировано сходство видового состава зообентоса между каменисто – галечными и илистыми типами грунта в 2014 г. (K_{sc} = 0,63) и в 2015 г. (K_{sc} = 0,76), между каменисто - галечными и песчаными типами грунта в 2014 г. (K_{sc} = 0,63) и в 2015 г. (K_{sc} = 0,62) и между илистыми и песчаными типами грунта в 2014 г. (K_{sc} = 0,84) и в 2015 г. (K_{sc} = 0,61).
2. За период исследования в среднем течении р. Енисей средняя численность донных беспозвоночных по всему водотоку составила – 2965±1359 экз/м^2; средняя биомасса бентофауны составила – 21,83±1,84 г/м^2. Минимальные величины плотности зообентоса в 2014 г. (819±149 экз/м^2; 5,92±1,58 г/м^2) и в 2015 г. (366±126 экз/м^2; 1,76±0,98 г/м^2) зарегистрированы на песчаных грунте. Максимальная плотность зообентоса в 2014 г. (2466±588 экз/м^2; 33,00±24,90 г/м^2) зарегистрирована на каменисто - галечном грунте; в 2015 г. (6905±6295 экз/м^2; 22,94±16,06г/м^2) - на илистом грунте. На всех типах грунта по плотности доминировали хирономиды и амфиподы.
3. За два года исследования в среднем течении р. Енисей деструкция всего донного сообщества по всему водотоку в среднем составила – 493,32±212,77 кал/м^{2}сут; продукция донных беспозвоночных составила – -3,65±176,65 кал/м^{2}сут. Максимальные величины деструкции (1102,00±765,47 кал/м^{2}сут) при минимальной продукции (-94,58±56,78 кал/м^{2}сут) зообентоса выявлены

на каменисто-галечных грунтах. Минимальные значения деструкции бентофауны отмечены на песчаном грунте (63,89±19,48 кал/м^{2}сут). Максимальные значения продукции зарегистрированы на илистом грунте (132,49±112,13 кал/м^{2}сут). Основной вклад в продукцию и деструкцию зообентосного сообщества на всех типах грунта вносили хирономиды и амфиподы.

4. Качество воды исследованного района р. Енисей за два года исследования соответствовало II-III классам качества, «слабо загрязненная» – «загрязненная».

Список использованных источников

1 Алимов, А.Ф. Ресурсный потенциал видов, сообществ и экосистем континентальных водоемов / А. Ф. Алимов, В. В. Бульон, С. М. Голубков // Успехи современной биологии, 2009. − Т.129, № 6. 516 с;

2 VIII съезд Гидробиологического общества РАН. (Калининград,16-23 сентября 2001 года), тезисы докладов, Калининград, 2001. − Т.1. 336 с;

3 Mandaville, S.M. Benthic Macroinvertebrates in Freshwaters Taxa Tolerance Values, Metrics, and Protocols. Soil & Water Conservation Society of Metro Halifax, 2002. 128 p;

4 Li, L. Biomonitoring and Bioindicators Used for River Ecosystems: Definitions, Approaches and Trends // L. Li, B. Zheng, L. Lusan // Procedia Environmental Sciences. – 2010. − № 2. − С. 1510–1524;

5 Грезе В.Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисей // Труды Барабин. отдел. ВНИОРХ. Новосибирск, 1953. − Т.VI, − С. 103-136.

6 Андрианова, А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. Зоология. − 2013. −№ 1. − С. 74–88;

7 Gladyshev M. I., Moskvicheva A. V. Baikal Invaders Have Become Dominant in the Upper Yenisei benthofauna //General Biology Doklady Biological Sciences, 2002. − Vol. 383, № 4, − P. 568–570;

8 Клишко, О. К., Наделяева С. М. О новой находке *Paratanytarsus baicalensis* (Tshern.) (Diptera, Chironomidae) в бассейне Верхнего Амура // Евразиатский энтомол. журнал. − 2004. − №3. − С. 333−336;

9 Беляева, П.Г., Поздеев И.В. Донные сообщества р. Чусовой (бассейн Камы) // Вестник Пермского унив-та. Биология. Вып.6. − 2005. − С.103-108;

10 Зуев, И.В., Семенова Е.М., Шулепина С.П., Резник К.А., Трофимова Е.А., Шадрин Е.Н., Зотина Т.А. Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р. Енисей // Journal of Siberian Federal University. Biology. − 2011. − №3. − С. 281-292;

11 Колмакова, А.А., Гладышев М.И., Калачева Г.С. и др. Оценка аминокислотного качества пищи бентосных беспозвоночных и рыб на основе сравнительного изучения аминокислот перифитона и зообентоса р. Енисей // Journal of Siberian Federal University. Biology. − 2015. − №1. − С. 85-104;

12 Бажина, Л.В., Клеуш В.О. Макрозообентос Красноярской акватории реки Ангара до наполнения водохранилища Богучанской ГЭС // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып.6. − 2014. − С. 66-77;

13 Ербаева Э.А., Сафронов Г.П. Хирономиды (Diptera,Chironomidae) р. Ангары и ее водохранилищ // Евразиатский энтомол. журнал, 2004, № 3(4): - С. 325-332;

14 Долгин В. Н. Пресноводные моллюски в питании рыб Сибири // Вестник ТГПУ. Вып.6.− 2009. − С. 117-120;

15 Dolgin, V. N., Sviridenko B. F Freshwater mollusks of the basins of the Pur and the Taz rivers (West Siberia)// TSPU Bulletin. − 2011. − №8. − P.89-82;

16 Заделенов, В.А., Исаева И.Г. (Еникеева), Клеуш, В.О., Чугунова Ю.К. Гидрофауна нижнего течения р. Курейки (бассейн р. Енисей) // Вестник КрасГАУ. Экология. − 2013. − №11. – С 160-165;

17 Потемкина Т.В., Шевелева Н.Г., Шабурова Н.И., Мишарина Е.А., Книжин И.Б Структура, количественные показатели зоопланктона и зообентоса верхнего течения р. Лена и его водоемов // Journal of Siberian Federal University. Biology. − 2013. − №3. − С. 313-329;

18 Батурина Н. С. Макрозообентос горных рек Северного Алтая // Вестник НГУ. серия: Биология, клиническая медицина.− 2013. −Т.11. – С. 32-39;

19 Заика В.В. Ручейники (Incecta,Trihoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразиатский энтомол. журнал.− 2009. − № 8. − С. 245-248;

20 Яныгина, Л.В. Аспекты пространственной организации бентосных сообществ рек бассейна Верхней и Средней Оби // Мир науки, культуры, образования.− 2013. −№3. – С. 445 – 450;

21 Безматерных, Д. М Оценка экологического состояния рек Бассейна Верхней Оби с использованием структурных характеристик зообентоса // Ползуновский вестник. Гидробиология.− 2005. −№4. – С. 208-213

22 Паньков, Н.Н. Зообентос р. Язьвы в зависимости от геологического строения дренируемой территории // Вестник Пермского унив-та. Биология. Вып.3. − 2013. − С. 43-46;

23 Сущик Н.Н.Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей бтологии, 2008. − Т.69, №4. − С. 299- 316;

24 Гладышев М.И., Сущик Н.Н., Махутова О.Н. и др. Эффективность передачи незаменимы полиненасыщенных жирных кислот по трофическим цепям водных экосистем //Доклады Академии Наук. 2009. Т. 426. № 4. С. 549–551;

25 Gladyshev M. I. 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 134, 2003.− P.111–122;

26 Gladyshev M. I. et al Standing Stock and Potential Yield of Essential Polyunsaturated Fatty Acids of the Yenisei River Zoobenthos // Doklady Biological Sciences.− 2004. − Vol. 394. − P. 38–40;

27 Gladyshev M. I. et al. Seasonal changes in the standing stock of essential polyunsaturated fatty acids in the biomass of phyto-and zoobenthos on a littoral station of the Yenisei River // Doklady Biological Sciences. – MAIK Nauka/Interperiodica, 2005. – T. 403, №. 1. – P. 267-268;

28 Жадин, В.И. Фауна рек и водохранилищ.- М.;Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 3-4.− 1940. − T.V. − 991 с;

29 Жадин, В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР.− 1950. −Т. III. −112 с;

30 Барышев, И.А. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии / Журнал Общей Биологии, 2014. −Т.75, № 2. − С. 124–131;

31 Безматерных, Д.М. Зообентос как основа типизации экосистем водотоков бассейна Верхней Оби / Мир науки, культуры и образования. − 2007. − №.1. − С. 17-19;

32 Константинов, А.С. Общая гидробиология: учебник для студентов биологических специальностей Вузов.- 4-е изд., перераб. и доп.-М.: Высш. шк., 1986. − 472с;

33 Чебанов, В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. - М.: Изд-во ВНИРО, 2009. − 172 с;

34 Салтанова, Н.В. Продольное распределение и сезонная динамика макрозообентоса реки Кадалинки // Вестник КрасГАУ, 2009, № 11. С. 222-227;

35 Особенности формирования и распределения макрофитов и зообентоса на различных типах грунта в Северном Каспии // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2011. − № 2. − С. 69-73;

36 Экология малых рек в XXI: Биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов Всероссийской конференции с международным участием (г. Тольятти, 5-8 сентября 2011г.) / отв. Ред. Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. - Тольятти: Кассандра, 2011. − 204 с;

37 Goodnight, C.J. Oligochaetes as indicators of pollution / C.J. Goodnight, L.S. Whitley // Proc. 15-th Ind. Waste Conv., 1961, − 569 с;

38 Яныгина, Л. В. Экология сообществ донных беспозвоночных в водоемах − охладителях тепловых электростанций Сибири // Водные ресурсы, 2011. − Т.38, № 5. – С. 618–630;

39 Балушкина, Е.В. Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры. 1. Оценка качества вод р. Ижоры по структурным характеристикам донных животных // Биология внутренних вод. − 2002. − №4. − С. 61-68;

40 Балушкина, Е.В. Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры. 2. Влияние гидрофизических и гидрохимических параметров воды на структурные характеристики донных

сообществ донных животных // Биология внутренних вод. − 2003. − №1.−С.74-80;

41 Савкин, В.М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сибирский экологический журнал, 2000. − Т.7, № 2. – С. 167-170;

42 Лоскутова, О.А. Веснянки-СПБ.: Наука. - (Фауна европейского северо-востока России. Веснянки. Том. 9), 2006;

43 Шубина, В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. - СПб.: Наука, 2006. − 401 с;

44 Брем, А. Жизнь животных / А.Брем; коммент. А.В.Антропова, А.О. Касумяна, Е.А. Дунаева и др.- М.: АСТ: Астрель; 2011. − 1565 с.

45 Яшнов, В.А. Практикум по гидробиологии: издательство «Высшая школа». - Москва, 1969. - 419 с;

46 Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории) ФГНУ «НИИЭРВ»). Красноярск, 8-12 декабря 2008 г./ Федер. агентство по рыболовству; Администрация Красноярского края [и др.]; отв. редактор Е.Н. Шадрие. - Краснорск, 2009. − 382 с;

47 Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование. М.:Пищепромиздат. – 1957. – Т. 41. – С. 1-236.

48 Грезе В.Н. Кормовая база для рыб в р. Енисей и возможности ее улучшения. Красноярск: Всесоюз. НИИ озер и реч. рыб. хоз., 1953. − 365 с.

49 Базова, Н.В., Базов А.В. Распространение и распределение ручейника *Aethaeloptera rossica (evanaescens)* Martynov (Trichoptera, Hydropsychidae, Macronematinae) в подледный период в руслах рек Селенги и Никоя (бассейн оз. Байкал) / Сибирский экологический журнал. −2003.−№3. − С. 311−320;

50 Гайденок, Н.Д. Пережилин А.И. исследование функционирования популяции Eulimnogammarus Viridis (Dybowsky, 1874) верхнего течения р. Енисей на

участке «Дивногорск – Ангара» методом математического моделирования // Вестник КрасГАУ. Экология. − 2011.−№3. – С. 100-107;

51 Головатюк, Л.В., Абросимова Э.В. Состав, распределение и структурные показатели донных сообществ равнинной реки бассейна Нижней Волги (на примере р. Сок) // Вестник ТГУ. Вып.6, 2015.− Т.20. − С.1579-1585;

52 Зинченко Т.Д., Малиновская Л.В., Изучение хирономид (Diptera, Chironomidae) в Низовьях Волги и в Северном Каспии и их многолетнее изменение биомассы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2013.− Т. 15, № 3. – С. 508-517;

53 Тарасова О.Г., Карыгина Н. В.Зообентос коренного русла Волги в условиях нефтяного загрязнения// Водные биоресурсы и их рациональное использование. Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство.− 2014. − № 3. − С. 71-77;

54 Зайцев В. Ф., Юрченко В. В.,. Воробьёва А. В., Карапун М. Ю. Динамика Качественного состава донных биоценозов различных водоем дельты реки Волги в летний период // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. − 2010. −№ 1. − С. 22-25;

55 Тарасова, О. Г. Зайцев В. Ф Биологическое разнообразие бентосных организмов низовьев волги // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2016. № 1. - С. 44-51;

56 Брашков А.А., Зуев В.В. Обзор работы гидрологической сети на устьевых участках рек Енисея и Пясины по материалам многолетних наблюдений // Труды Государственного Океанографического Института / Под ред. канд. геогр. наук. В.Ф. Полонского. М. Вып.214. − 2011. − С. 115−126;

57 Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зообентос и его продукция. / Под ред. Винберга. – Л.: изд – во Гос НИОРХ, 1984. − 52 с;

58 Кожова О.М., Бейм А.М., Павлов Б.Н. Принципы гидробиологического мониторинга и биоиндикации // Комплекс. исслед. экосистем бассейна р. Енисей. - Красноярск, 1985. − С. 3 – 13;

59 Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий /под ред. Цаллолихина С.Я. Т. 4. – С - Пб.: ЗИН РАН, 1999. – 1000 с;

60 Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий /под ред. Цаллолихина С.Я. Т. 5. – С - Пб.: ЗИН РАН, 2001. – 840 с;

61 Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий /под ред. Цаллолихина С.Я. Т. 3. – С - Пб.: ЗИН РАН, 1997;

62 Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон, бентос). – Л.: Гидрометеоиздат, 1977. – 510 с;

63 Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности ФГБУ «Среднесибирское УГМС» за 2014 г.- Красноярск, 2015. −103 с;

64 Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности ФГБУ «Среднесибирское УГМС» за 2015 г.- Красноярск, 2016. − 112 с;

65 Шмидт, В. М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие.− Л.: Изд-во Ленингр. Ун – та, 1984. − 288 с;

66 Алимов А.Ф. Закономерности изменений структурных и функциональных характеристик сообществ гидробионтов.// Гидробиологический журнал.− 1995.− №4. − С.3-12;

67 Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем// Гидробиологический журнал. – 1994.− №3. − С. 285-301;

68 Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений, под редакцией канд. биол. наук В.А. Абакумова, Л.: Гидрометеоиздат, 1983.− 240 с;

69 Sladecec V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. − 1973. − V.7. − 218 p;

70 "РД 52.24.309-2011. Руководящий документ. Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод

суши" (утв. Росгидрометом 25.10.2011). Федеральное государственное бюджетное учреждение "Гидрохимический институт" (ФГБУ "ГХИ"), 2012. − 87 с;

71 Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

72 Определение продукции популяции водных сообществ: Учебно-методическое пособие. – Новосибирск: Наука, 2000.− 63 с

73 Gladyshev M. I. et al Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature // River Research and Applications, 2015;

74 Сысолятина Ю.В. Донные беспозвоночные верховья реки Енисей (район г. Кызыл): Курсовая работа / Сысолятина Ю.В. − Красноярск: Сибирский Федеральный Университет, 2016. – 31с.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таксономический состав организмов зообентоса в среднем течении р. Енисей, июль, октябрь 2014 г.; июнь, август 2015 г.

Вид	Месяц	Тип грунта		
		каменисто-галечный	илистый	песчаный
Тип: Artropoda ***Класс: Insecta*** ***Отряд: Trichoptera***				
Семейство: Limnephilidae *Anabolia furcata* Brauer, 1857	июнь	+	+	+
	июль	-	+	+
	август	+	-	-
Семейство: Apataniidae *Apatania crymophila* MacLachlan, 1880	июнь	-	-	+
	июль	-	+	+
	август	+	-	-
	октябрь	+	-	-
Семейство: Hydropsychidae *Dicosmoecus palatus* McLachan, 1872	июль	-	+	-
	октябрь	+	-	-
Отряд: Diptera				
Семейство: Chironomidae *Micropsecta gr. praecox* Reiss,1965	июль	+	-	-
	август	+	+	-
Microtendipes gr. pedellus De Geer, 1776	октябрь	+	-	-
Diameza baicalensis Tshernovskij, 1949	июнь	+	+	-
	июль	-	+	+
	август	+	+	-
	октябрь	+	-	-
Cricotopus gr. bicinctus Meigen, 1818	июль	-	+	+
	август	+	-	-
Cryptochironomus gr. defectus Kieffer,1921	июль	+	-	-
Orthocladius thienemanni Kieffer, 1906	июнь	-	+	-
	июль	+	-	-
	август	+	-	-
Pseudodiamesa gr. nivosa Goetghebuer, 1928	июнь	+	+	+
	июль	+	+	+
	август	+	+	+
	октябрь	+	-	+
Prodiamesa olivacea Meigen,1818	июнь	-	+	-
	июль	-	+	-
	август	+	+	+
	октябрь	+	-	+
Paratrichocladius inaegualis Kieffer, 1926	июль	+	-	-

Продолжение приложения А

Вид	Месяц	Тип грунта		
		каменисто-галечный	илистый	песчаный
Pagastia orientalis Chernovskij, 1949	июль	-	+	+
	август	+	-	-
	октябрь	+	-	-
Sergentia gr. longiventris Kieffer,1924	июль	+	+	-
	октябрь	-	-	+
Stictochironomus crassiforceps Kieffer,1922	июль	-	-	+
	август	-	-	+
	октябрь	+	-	-
Семейство: Limoniidae *Dicranota bimaculata* Schummel, 1829	июнь	-	+	-
	август	+	-	-
Antocha vitripennis Meigen, 1830	октябрь	+	-	-
Класс Crustacea ***Отряд: Amphipoda***				
Семейство: Gammaridae *Eulimnogammarus viridis* Dybowsky, 1874	июнь	+	+	+
	июль	-	+	+
	август	+	-	+
	октябрь	+	-	-
Gmelinoides fasciatus Stebbing, 1899	июнь	+	+	+
	июль	+	+	+
	август	+	+	+
	октябрь	-	-	+
Micruropus wohli Dybowski, 1874	июнь	+	-	-
	июль	+	+	+
	август	+	+	+
	октябрь	-	-	+
Pallacea cancelloides Gerstfeldt, 1858	июнь	+	-	-
	июль	+	+	+
	август	+	-	+
	октябрь	+	-	-
Тип: Annelides ***Класс: Oligochaeta***				
Семейство: Lumbriculidae *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862	август	-	+	-
Семейство: Tubificidae *Peloscolex ferox* Eisen,1879	июль	-	-	+
Tubifex tubifex O.F.Muller,1773	июнь	-	+	-
	июль	-	-	+
	август	-	+	+
Семейство: Enchytraeidae *Enchytraeus sp.*	июнь	+	+	-

Окончание приложения А

Вид	Месяц	Тип грунта		
		каменисто-галечный	илистый	песчаный
Семейство: Naididae *Nais pseudobtusa*, Piquet, 1906	июль	+	-	-
	август	+	-	-
Тип: Mollusca ***Класс: Gastropoda***				
Семейство: Planorbidae *Planorbis planorbis* Linnaeus, 1758	июль	-	+	-
Семейство: Lymnaeidae *Lymnaea truncatula* O.F.Müller, 1774	июль	+	-	-
Lymnaea ovata Draparnaud, 1805	июль	+	-	-
Тип Nemathelminthes ***Класс: Nematoda***				
Nematoda sp.	июль	+	+	+
Всего таксонов за два года		**26**	**21**	**16**

+ − вид зарегистрирован