



УДК 574.587

Особенности пространственного распределения донной фауны в р. Кан (приток Среднего Енисея, Красноярский край)

А. В. Андрианова, Е. Д. Карпова, М. П. Лепьявко



Андрианова Анна Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий отделом технологического мониторинга природной среды, Институт вычислительного моделирования СО РАН; старший научный сотрудник, Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (НИИЭРВ), andrav@icm.krasn.ru

Карпова Евгения Дмитриевна, кандидат физико-математических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий отделом вычислительной математики, Институт вычислительного моделирования СО РАН; доцент кафедры вычислительных и информационных технологий, Сибирский федеральный университет, Красноярск, jane@icm.krasn.ru

Лепьявко Максим Павлович, бакалавр кафедры вычислительных и информационных технологий, Сибирский федеральный университет, Красноярск, maxlerpavko@gmail.com

В реках бассейна Енисея донные беспозвоночные животные играют основную роль в питании большинства сибирских ценных видов рыб. Представлены современные материалы о зообентосе р. Кан (один из крупных притоков Енисея в его среднем течении). Преимущество для развития получил лито-псаммо-реофильный биоценоз донных беспозвоночных животных, в котором зафиксировано 99 видов и форм. Общая численность зообентоса сформирована за счет поденок, ручейников и хирономид, биомасса – за счет ручейников и поденок. Корреляционный анализ выявил согласованное варьирование показателей численности структурообразующих отрядов насекомых (поденка, веснянок и ручейников). Кластеризация данных на уровне численности семейств выявила согласованность с географическим районированием р. Кан и сменой гидрологических условий. По продольному профилю реки наблюдалась смена доминирующих семейств среди поденок в ряду *Heptageniidae* – *Ephemerellidae* – *Ephemeridae*, семейств ручейников – от *Glossosomatidae* к *Hydropsychidae*. Температура воды в период исследования обуславливала до 30% дисперсии численности веснянок, двукрылых и группы «прочие». Для ручейников более значимо влияние растворенного в воде кислорода (20% объясненной дисперсии). Исследованный участок р. Кан представляет собой ритраль, при этом среднее течение характеризуется как метаритраль, а нижнее течение носит смешанные черты метаритрали и гипоритрали в связи с ландшафтно-геоморфологическими особенностями.

Ключевые слова: реофильный зообентос, таксономическая структура, пространственное распределение, кислород, температура, ритраль, р. Кан, бассейн Енисея.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-4-440-452>

Зообентос – один из важнейших элементов экосистем континентальных водоемов и водотоков. Донные беспозвоночные способствуют естественному самоочищению вод и хорошо отражают происходящее изменение внешней среды, в том числе и антропогенного характера. Кроме того, зообентос – важная составляющая кормовой базы большинства видов сибирских рыб (осетровых, сиговых, хариусовых, карповых и др.), а по уровню его развития можно судить о потенциальной рыбопродуктивности водоемов, зависящей от количества доступного корма для рыб-бентофагов [1].

В результате широко развернувшегося гидростроительства бассейн Енисея превращен в каскад крупнейших в мире водохранилищ, что повлекло за собой коренное изменение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов [2–5]. Кроме того, водотоки бассейна Енисея испытывают многогранную антропогенную нагрузку, получая широкий спектр загрязнения и подвергаясь техногенному морфогенезу. Происходящая экологическая перестройка в сообществах гидробионтов требует углубленного изучения и мониторинга как для оценки наносимого экологического ущерба, так и для выработки научных основ стратегии преодоления негативных последствий и восстановления биологического потенциала бассейна Енисея.

Наиболее емкие сведения о сообществах донных беспозвоночных водотоков бассейна Енисея получены еще в середине прошлого столетия [6, 7]. Последующие исследования в полной мере не отражают представления о современном состоянии зообентоса, поскольку носили фрагментарный характер, велись преимущественно в Енисее [4, 8, 9] и в меньшей степени посвящены его притокам [10–11]. В то же время развитие Сибири в новых социально-экономических условиях выдвигает требование более точных, современных и конкретных количественных сведений о биологических ресурсах. Анализ закономерностей пространственного распределения сообществ гидробионтов относится к фундаментальным задачам экологии и гидробиологии [12, 13].



Цель работы – анализ пространственной структурированности сообществ реофильного зообентоса на примере р. Кан (приток Енисея в его среднем течении). Проведенное исследование дополнит имеющиеся сведения современными данными о количественном распространении зообентоса в бассейне Енисея.

Материалы и методы

Донные сообщества р. Кан исследовали в сентябре 2015 г. в период максимальных количественных показателей зообентоса. По литературным данным [14], в типологически сходных водотоках бассейна Енисея в сентябре увеличивается численность за счет рождения нового поколения, а биомасса по сравнению с августом возрастает в 2,5 раза.

Река Кан – один из крупных притоков Енисея в его среднем течении, которое простирается от устья р. Тубы до устья р. Ангары. Кан берет начало на северных склонах Восточного Саяна, в горном массиве Канское Белогорье, где сливаются рр. Тихий и Дикий Кан. Впадает в Енисей с правого берега, в 108 км ниже г. Красноярск. Длина русла – 630 км, водозабор – 37 тыс. км². Река полноводная, имеет множество притоков, течение извилистое, паводки вероятны даже летом. Кан принято подразделять на три больших участка: в верхнем течении река течет на север, в среднем на северо-запад, в нижнем – строго на запад. Среднее течение начинается примерно с устья реки Пезо и заканчивается в районе г. Канска.

В верховьях на участке протяженностью до 25 км Кан представляет собой горную реку с быстрым течением, порогами и крутыми берегами. Скорость течения достигает до 28 км/ч. После слияния с р. Кирели Кан становится более спокойным и широким, со множеством островов. Ниже впадения р. Агул на протяжении 15 км река протекает по широкой долине, скорость течения падает до 7–8 км/ч. На участке прорыва через Енисейский кряж (75 км ниже г. Канска) снова превращается в горную реку с узким порожистым руслом, протекающую в глубоком ущелье на протяжении 140 км. На этом участке имеется несколько порогов, скорость течения на них достигает 14 км/ч. Лишь в самом низовье, после Большого порога, река становится равнинной.

Ширина реки в верховье не превышает 100 м, наиболее просторное место русла – у г. Канска (390 м), в устье ширина реки достигает 300 м. Глубина Кана на участке от устья до г. Канска составляет 2–6 м, выше по течению глубина существенно уменьшается. На расстоянии 98 км

от устья река зарегулирована плотиной низконапорного гидроузла Красноярской ГРЭС-2. Подпор вверх по течению распространяется на 15 км от гидроузла, средняя глубина водохранилища 3.0–4.5 м.

Кан – река промышленная, местами густо заселенная, сплавная и частично судоходная. Наиболее крупные населенные пункты (гг. Канск и Зеленогорск) расположены в нижнем течении. Как следствие, на участке от г. Канска до устья отмечены высокие значения БПК₅, что указывает на органическое загрязнение. Кроме того, река в нижнем течении значительно загрязнена нефтепродуктами, медью, алюминием, марганцем и соединениями железа. Величина УКИЗВ (удельный комбинаторный индекс загрязненности воды) оценивает воду в р. Кан как «очень загрязненная» класса качества 3 «б» и «загрязненная» класса 4 «а» [15].

Пробы зообентоса собирали на участке реки протяженностью около 450 км в среднем и нижнем течении на 9 станциях (табл. 1). Для каждой станции регистрировали температуру воды, содержание кислорода и тип грунта. Пробы отбирали в рипали водотока круговым скребком Дулькейта с площадью захвата 1/9 м² и бентометром с площадью захвата 1/16 м². Промывка проб осуществлялась через мельничный газ № 28, в полевых условиях организмы фиксировали 80% этиловым спиртом.

При анализе структуры сообществ использовали классификацию М. А. Чельцова-Бебутова в модификации В. Я. Леванидова [16]. Индекс видового разнообразия Шеннона рассчитывали по численности видов.

Анализ биотических взаимодействий внутри бентосных сообществ проводился по двум показателям: численность основных таксономических групп и их доля в общей численности зообентоса. Поскольку по критерию Шапиро – Уилка была отвергнута гипотеза о нормальности распределения данных, то использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена, который считался значимым при $p < 0,05$. При оценке степени влияния температуры воды и содержания кислорода на численность основных таксономических групп зообентоса использовался многофакторный линейный регрессионный анализ. Коэффициент детерминации считался статистически значимым при $p < 0,05$. Для исследования пространственной структуры донных сообществ использовалась кластеризация методом иерархической агломерации. Внутрикластерное расстояние (между станциями) рассчитывалось в евклидовой метрике, межкластерное – по



Таблица 1 / Table 1

**Характеристика станций отбора проб зообентоса на р. Кан /
Characteristics of the zoobenthos sampling stations on the river Khan**

№ станции / Station number	Место отбора (от верховья к низовью) / Place of samling (from the upper reach to the lower reach)	Координаты / Coordinates	t, °C	O ₂ , мг/л / O ₂ , mg/l
1	5 км ниже д. Кан-Оклер / 5 km below the village Khan-Okler	N 55°13'28" E 95°8'7"	16,5	10,1
2	2 км выше д. Александровка / 2 km above the Aleksandrovka village	N 55°33'24" E 95°24'15"	18,6	10,4
3	д. Подьянда / Podyanda village	N 55°47'21" E 95°47'48"	16,5	8,9
4	д. Белоярск / Belayarsk village	N 56°15'14" E 95°24'57"	14,5	11,5
5	5 км выше г. Зелезногорск / 5 km above the town of Zeleznogorsk	N 56°14'22" E 95°24'44"	14,0	10,8
6	Нижний бьеф Красноярской ГРЭС-2 / Lower downstream of Krasnoyarsk State District Power Station-2	N 56°9'27" E 94°28'16"	16,6	10,6
7	д. Сокаревка / Sokarevka village	N 56°9'26" E 94°27'15"	16,7	9,5
8	Ниже устья р. Немкина / Below the mouth of the river Nemkina	N 56°19'36" E 94°0'41"	13,5	9,9
9	Устье р. Порожная / The mouth of the river Porozhnaya	N 56°27'15" E 93°57'8"	12,1	9,3

методу Варда. Кластеризация проводилась по двум показателям: доля основных таксонов в общей численности зообентоса и прологарифмированная численность каждого семейства. Во избежание появления логарифма нуля перед логарифмированием к каждой величине прибавлялась единица. Статистическая обработка данных проводилась на языке Python 3.7.2 с использованием библиотек scipy (<https://scipy.org>) и scikit-learn (<https://scikit-learn.org/>).

Результаты и их обсуждение

Изучение таксономической структуры сообществ лежит в основе исследований пространственной организации биоты. В р. Кан преобладают каменисто-галечные и каменисто-пес-

чаные грунты, локально по берегам произрастает высшая водная растительность. Преимущество для развития получил лито-псаммо-реофильный биоценоз донных беспозвоночных животных, в котором на момент исследования зафиксировано 99 видов и форм надвидового ранга (табл. 2). Максимальным числом видов представлены хирономиды и ручейники (27 и 23 соответственно), на втором месте поденки (18). Отряды веснянок, двукрылых (за исключением хирономид) и класс олигохет включали по 6–9 видов. Остальные малочисленные и редко встречаемые бентонты (брюхоногие и двустворчатые моллюски, амфиподы, пиявки, стрекозы, водяные клещи, клопы, жуки) объединены в группу «прочие», число видов в этих таксонах не превышало 3.

Таблица 2 / Table 2

**Таксономический состав зообентоса в р. Кан
The taxonomic composition of zoobenthos in the river Khan**

Таксономический состав / Taxonomic composition	Станции отбора проб зообентоса / Zoobenthos sampling stations								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Кл. Gastropoda									
1. <i>Choanomphalus riparius</i> (Westerlund, 1865)						+			
2. <i>Cincinna piscinalis</i> (Müller, 1774)					+		+		
3. <i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)		+		+			+		+
Кл. Bivalvia									
4. <i>Euglesa</i> sp.					+		+		
Кл. Oligochaeta									
5. <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862				+	+				+



Продолжение таблицы 2 / Continuation of the table 2

Таксономический состав / Taxonomic composition	Станции отбора проб зообентоса / Zoobenthos sampling stations								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
6. <i>Lumbriculus variegatus</i> (O. F. Müller, 1773)				+				+	+
7. <i>Ohidonais serpentina</i> (O. F. Müller, 1773)					+				
8. <i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879		+		+	+			+	
9. <i>Stylogdrilus heringianus</i> Claparede, 1862						+			
10. <i>Tubifex tubifex</i> (O. F. Müller, 1773)					+			+	
Кл. Hirudinea									
11. <i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)				+		+	+		+
Кл. Arachnida П/кл. Acarina									
12. Сем. Hydrachnidae	+	+	+	+	+		+		
Кл. Crustacea									
13. <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)									+
Кл. Insecta Отр. Ephemeroptera									
14. <i>Baetis</i> gr. <i>fuscatus</i>	+			+				+	
15. <i>Caenis</i> sp.						+			
16. <i>Choroterpes altiocolus</i> (Kluge, 1984)							+	+	+
17. <i>Cloeon</i> sp.				+					
18. <i>Ecdyonurus abracadabrus</i> Kluge, 1983				+			+		
19. <i>Epeorus</i> gr. <i>pellucidus</i>	+	+	+			+		+	
20. <i>Ephemera sachalinensis</i> Matsumura, 1911		+	+	+	+	+	+	+	+
21. <i>Ephemerella lenoki</i> Tshernova, 1952		+	+	+				+	+
22. <i>Heptagenia flava</i> Rostock, 1878					+				
23. <i>Heptagenia sulfurea</i> (Müller, 1776)		+	+	+	+	+		+	+
24. <i>Leptophlebia chocolate</i> (Imanishi, 1937)		+							
25. <i>Potamanthus luteus</i> (L., 1767)			+	+	+	+	+	+	+
26. <i>Rhithrogena</i> gr. <i>lepnevae</i>	+		+	+		+		+	
27. <i>Rhithrogena hirasana</i> (Imanishi, 1935)	+								
28. <i>Rhithrogena</i> sp.	+	+							
Отр. Plecoptera									
29. <i>Agnetina</i> Klapálek, 1907		+		+					
30. <i>Alloperla deminuta</i> Zapékina-Dulkeit, 1970								+	
31. <i>Arcynopteryx</i> Klapálek, 1904	+	+	+	+		+		+	
32. <i>Diura</i> Billberg, 1820		+							
33. <i>Kamimuria</i> Klapálek, 1907	+								
34. <i>Megaricus</i> Klapálek, 1912	+								
35. <i>Paragnetina flavotincta</i> McLachlan, 1872		+						+	
36. <i>Pteronarcus reticulata</i> (Burmeister, 1839)	+	+						+	
37. <i>Taeniopteryx</i> Pictet, 1841		+					+		
Отр. Trichoptera									
38. <i>Agapetus</i> sp.		+							
39. <i>Apatania zonella</i> (Zetterstedt, 1840)		+	+	+		+			+
40. <i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	+	+	+					+	
41. <i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834					+	+			
42. <i>Ceraclea annulicornis</i> (Stephens, 1836)		+							
43. <i>Ceraclea</i> sp.				+					
44. <i>Ceratopsyche kozhantschikovi</i> (Martynov, 1924)	+		+					+	



Продолжение таблицы 2 / Continuation of the table 2

Таксономический состав / Taxonomic composition	Станции отбора проб зообентоса / Zoobenthos sampling stations								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
45. <i>Ceratopsyche nevae</i> (Kolenati, 1858)	+	+	+	+		+		+	
46. <i>Glossosoma</i> sp.	+	+	+						
47. <i>Goera</i> sp.		+		+		+	+		+
48. <i>Hydropsyche contubernalis</i> MacLachlan, 1865				+					
49. <i>Hydropsyche pellucidula</i> Curtis, 1934						+	+		
50. <i>Lepidostoma hirtum</i> (F., 1775)			+	+		+			+
51. <i>Leptoceridae</i> sp. sp.			+						
52. <i>Mystacides dentatus</i> Martynov, 1924				+				+	+
53. <i>Neureclipsis bimaculata</i> (L., 1758)			+					+	
54. <i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet, 1834			+		+	+			
55. <i>Potamyia</i> Banks, 1900	+			+		+			
56. <i>Psychomyia</i> sp.		+	+	+		+	+		
57. <i>Rhyacophila impar</i> Martynov, 1914	+	+	+	+				+	
58. <i>Sericostoma</i> Latreille, 1825		+		+	+	+	+		+
59. <i>Setodes</i> sp.				+	+	+	+		+
60. <i>Stenopsyche marmorata</i> Navás, 1920	+	+	+					+	
Отр. Odonata									
61. <i>Ophiogomphus obscurus</i> Bartenef, 1930		+							
62. <i>Nihonogomphus ruptus</i> Selys, 1857					+				
Отр. Coleoptera									
63. <i>Haliphus</i> sp. (Larvae)					+				
64. <i>Dytiscidae</i> sp. sp. (Larvae)				+					
Отр. Heteroptera									
65. <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (F., 1794)				+	+		+		+
66. <i>Aphelocheirus nawae</i> Nawa, 1905				+					
Отр. Diptera									
67. <i>Anthocha vitripennis</i> (Meigen, 1830)		+							
68. <i>Atherix ibis</i> (F., 1798)		+			+		+	+	+
69. <i>Ceratopogonidae</i> sp. sp.	+	+		+	+	+	+		
70. <i>Hexatoma bicolor</i> (Meigen, 1818)			+		+			+	
71. <i>Limoniidae</i> sp. sp.	+								
72. <i>Tabanus</i> sp.				+					
73. <i>Tipula lateralis</i> Meigen, 1804					+				+
Сем. Chironomidae									
Подсем. Tanypodinae									
74. <i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919					+				
75. <i>Tanypodinae</i> sp. sp.	+	+	+	+	+	+			
Подсем. Diamesinae									
76. <i>Potthastia longimana</i> Kieffer, 1922								+	
77. <i>Sympotthastia fulva</i> (Johannsen, 1921)		+							
Подсем. Prodiamesinae									
78. <i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)		+		+					
Подсем. Orthocladiinae									
79. <i>Cricotopus algarum</i> Kieffer, 1911				+					
80. <i>Cricotopus (Isocladius)</i> sp.	+	+	+	+					
81. <i>Epoicocladius flavens</i> (Malloch, 1915)				+	+	+	+		+
82. <i>Euryhapsis</i> sp.	+								



Окончание таблицы 2 / End of table 2

Таксономический состав / Taxonomic composition	Станции отбора проб зообентоса / Zoobenthos sampling stations								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
83. <i>Nanocladius</i> gr. <i>bicolor</i>	+								
84. <i>Orthocladius rhyacobi</i> Kieffer, 1911									
85. <i>Orthocladius</i> sp.		+	+	+					
86. <i>Synorthocladius semivirens</i> (Kieffer, 1909)		+	+			+			
87. <i>Tvetenia</i> gr. <i>discoloripes</i>		+				+			
Подсем. Chironomine									
88. <i>Chironomus</i> sp.					+		+		
89. <i>Cladotanytarsus</i> gr. A	+								
90. <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>vanderwulpi</i>				+					
91. <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>				+	+		+		+
92. <i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)		+	+	+			+		+
93. <i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921					+				
94. <i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank, 1803)		+		+					
95. <i>Rheotanytarsus</i> sp.			+	+					
96. <i>Robackia demeijerei</i> (Kruseman, 1933)	+								
97. <i>Sergentia</i> gr. <i>coracina</i>		+	+						
98. <i>Stempellina almi</i> (Brundin, 1947)	+								
99. <i>Stictochironomus</i> sp.							+		
Общее количество таксонов / Total taxa number	26	40	28	44	28	26	23	25	22

Наиболее богатый видовой состав отмечен на станциях 2 и 4 (40 и 44 вида соответственно), на остальных станциях определено от 22 до 28 таксонов. Максимальный индекс видового разнообразия Шеннона выявлен на ст. 2 (3.77 бит/экз.), минимальные значения зафиксированы в нижнем бьефе Красноярской ГРЭС-2 на ст. 6 и 7 (2.74 и 2.77 бит/экз. соответственно). В сообществах зообентоса на остальных станциях индекс Шеннона в среднем варьировал незначительно (3.11–3.24 бит/экз.).

Общая численность зообентоса сформирована за счет трех отрядов насекомых: поденки

и ручейники вносили по 31%, двукрылые (преимущественно хирономиды) – 23%. Наибольшая доля в общей биомассе принадлежала ручейникам – 44%, на втором месте оказались поденки – 24% (рис. 1). В низовье увеличилось количество олигохет, что связано с увеличением доли илистых фракций в гранулометрическом составе донных отложений. Распространение олигохет в горных водотоках ограничено преобладанием непригодных для их жизни каменистых грунтов.

Известно, что в реках по мере удаления от истока происходит закономерное изменение среды обитания гидробионтов, что влечет за собой

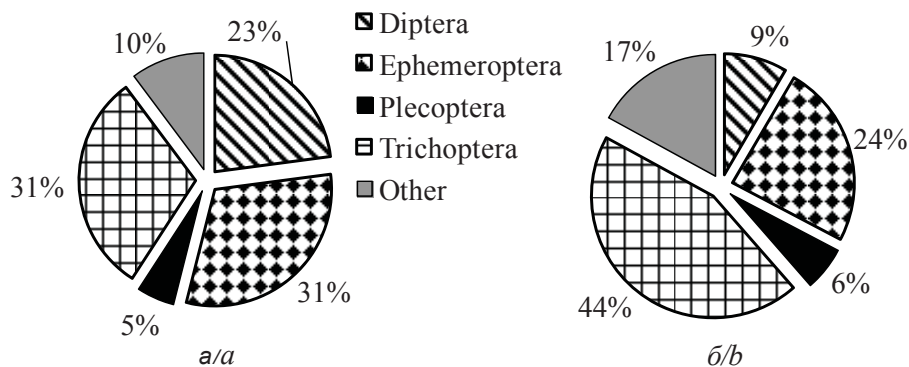


Рис. 1. Соотношение основных групп зообентоса в р. Кан: а – по численности; б – по биомассе

Fig. 1. The ratio of the zoobenthos main groups in the river Khan (a – by abundance; b – by biomass)



гетерогенность видовой структуры сообществ по продольному профилю реки [17–19]. Характер этого изменения имеет две формы – постепенную и скачкообразную; последняя связана, как правило, с локальным влиянием внешних факторов. В бентоценозах р. Кан наблюдалась постепенная смена доминирующих комплексов. В верхнем течении на ст. 1 количественно преобладали поденки *Rhithrogena* gr. *lepnevae*, ручейники *Glossosoma* sp. и веснянки *Arcynopteryx*. Уже на следующей станции 2, расположенной в среднем течении, выявлена перестройка доминирующего комплекса, в который вошли хирономиды *Microtendipes pedellus*, поденки *Ephemerella lenoki*, ручейники *Ceratopsyche nevae* и двукрылые *Anthocha vitripennis*. Ниже по течению (ст. 3) продолжали лидировать *E. lenoki*, *Rh.* gr. *lepnevae* и *C. nevae*, при этом хирономиды *M. pedellus* покинули доминирующий комплекс.

Последующие станции отбора проб расположены в нижнем течении Кана, которое характеризуется высокими скоростями течения и узким порожистым руслом, поскольку ниже г. Канская река прорывается через Енисейский кряж. Донная фауна на ст. 4 носит переходный характер между сообществами верхнего и нижнего участков. Наряду с новыми доминантами (поденки *Ephemerella sachalinensis*, ручейники *Sericostoma* sp., олигохеты *Lumbriculus variegatus*) лидерство сохраняют и виды из верховья (*Rh.* gr. *lepnevae* и *C. nevae*). На ст. 5 (район г. Зеленогорска) наибольшей численности в сообществе достигали олигохеты р. *Limnodrilus* и, по-прежнему, поденки *E. sachalinensis*; однократно лидировали *Potamanthus luteus*. В нижнем бьефе Красноярской ГРЭС-2 повсеместно распространена поденка *E. sachalinensis*, совместно с ней на ст. 6 доминирующий комплекс составляли ручейники *Setodes* sp., а на ст. 7 – хирономиды *M. pedellus*. Следует отметить, что хирономиды *M. pedellus* относятся к эвритопным видам, которые обитают не только в проточных, но и в стоячих водоемах, например в озерах Волжского бассейна [20] и непосредственно в Енисее [4].

Станция 8 расположена в районе Большого Канского порога, где река вновь приобретает горный характер. В донных сообществах опять повышается роль видов, характерных для верхнего течения: *E. lenoki*, *Rh.* gr. *lepnevae* и *C. nevae*. Совместно с ними ядро бентоценоза формировали двукрылые *Atherix ibis*. В низовье исследованного участка (ст. 9) поденки *E. sachalinensis* опять заняли лидирующие позиции. Наряду с ними увеличилось количество олигохет (*L. variegatus* и р. *Limnodrilus*), что характерно

для нижнего течения рек. Только здесь обнаружены амфиподы байкальского происхождения *Gmelinoides fasciatus*, которые заходят в устья притоков из Енисея.

Биомассу в верховье реки формировали малочисленные, но крупные особи веснянок (*Pteronarcus reticulata*, *Kamimuria*) и ручейников (*Stenopsyche marmorata*, *Arctopsyche ladogensis*). Ниже по течению доминирование ручейников продолжалось, при этом добавились представители сем. *Hydropsychidae*. На ст. 5–7 основу биомассы составляли крупные поденки *E. sachalinensis* и *Potamanthus luteus*; на ст. 9 к ним добавились брюхоногие моллюски.

Количественные характеристики зообентоса колебались от 0,3 до 3,5 тыс. экз./м² и от 0,8 до 4,4 г/м². В пространственной динамике численности и биомассы (табл. 3) четко выделяются два пика: на станциях 2 (д. Александровка) и 4 (д. Белоярск). Средняя численность здесь составила 2,4 тыс. экз./м², биомасса – 28 и 20 г/м² соответственно. На станции 2 увеличилась численность хирономид и биомасса ручейников; на станции 4 основу численности и биомассы вносили поденки и ручейники. Следует отметить, что донные сообщества на станциях 2 и 4 характеризовались не только высокой плотностью, но и высоким видовым разнообразием.

При формировании структурной организации сообществ биотические взаимодействия, несомненно, имеют огромное значение. Анализ структуры бентосных сообществ, основанный на соотношении величин численности основных крупных таксонов, выявил ряд статистически достоверных закономерностей. В частности, согласованно варьировали показатели численности структурообразующих отрядов насекомых (поденок, веснянок и ручейников); двукрылые насекомые положительно коррелировали лишь с веснянками (рис. 2). Максимальный коэффициент корреляции $R = 0,65$, соответствующий «заметной» зависимости по шкале Чеддока, выявлен для пары «поденки – ручейники».

Известно, что видовой состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наибольшее значение имеют глубина, скорость течения, температура воды, колебания уровня, характер грунта, степень развития растительности и др. [13, 18, 21]. Множественный линейный регрессионный анализ позволяет определить вес вклада каждого фактора и исследовать зависимость биологической характеристики от рассчитанного по уравнению регрессии показателя, учитывающего все включенные в анализ факторы водной среды. В результате линейного регрес-

Таблица 3 / Table 3

Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) основных групп зообентоса в р. Кан
The abundance (in the numerator, ind./m²) and biomass (in the denominator, g/m²) of the zoobenthos main groups in the river Khan

№ станции / Station number	Двукрылые / Diptera	Поденки / Ephemeroptera	Веснянки / Plecoptera	Ручейники / Trichoptera	Прочие / Others	Общее / Total
1	<u>112</u> 0.11	<u>587</u> 0.60	<u>203</u> 2.43	<u>411</u> 3.94	<u>32</u> 0.03	<u>1344 ± 82</u> 7.10 ± 1.29
2	<u>1104</u> 4.57	<u>427</u> 1.26	<u>224</u> 2.17	<u>571</u> 14.9	<u>53</u> 4.95	<u>2379 ± 551</u> 27.7 ± 6.95
3	<u>155</u> 0.59	<u>400</u> 0.79	<u>5</u> 0.02	<u>235</u> 1.71	<u>11</u> 0.01	<u>805 ± 211</u> 3.12 ± 1.41
4	<u>267</u> 0.35	<u>731</u> 6.68	<u>53</u> 0.32	<u>1051</u> 8.03	<u>320</u> 4.94	<u>2421 ± 571</u> 20.3 ± 5.34
5	<u>160</u> 0.86	<u>213</u> 2.52	–	<u>37</u> 0.22	<u>288</u> 1.85	<u>699 ± 195</u> 5.45 ± 1.76
6	<u>64</u> 0.06	<u>315</u> 4.04	<u>5</u> 0.05	<u>539</u> 1.90	<u>21</u> 0.30	<u>944 ± 147</u> 6.36 ± 1.33
7	<u>357</u> 0.42	<u>293</u> 4.57	<u>5</u> 0.02	<u>155</u> 0.56	<u>43</u> 1.47	<u>853 ± 312</u> 7.03 ± 2.86
8	<u>203</u> 0.89	<u>208</u> 0.70	<u>64</u> 0.70	<u>187</u> 11.4	<u>16</u> 0.03	<u>677 ± 203</u> 13.7 ± 2.89
9	<u>43</u> 0.31	<u>165</u> 2.39	–	<u>112</u> 0.38	<u>315</u> 2.93	<u>635 ± 139</u> 6.01 ± 0.85

Примечание. Прочерк – группа беспозвоночных животных отсутствует; ± – доверительные интервалы средних арифметических значений.

Note. – a group of invertebrates is absent; ± confidence intervals of arithmetic mean values.

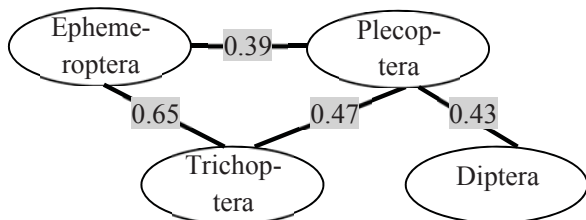


Рис. 2. Корреляционные графы взаимосвязей между численностью основных таксономических групп зообентоса (серым цветом обозначены статистически значимые коэффициенты корреляции Спирмена при $p < 0,05$)

Fig. 2. Correlation graphs of the relationships between the abundance of the zoobenthos main taxonomic groups (gray color indicates the statistically significant Spearman correlation coefficients at $p < 0.05$)

сионного анализа определена степень влияния температуры воды и содержания кислорода на численность основных таксономических групп зообентоса (табл. 4). Максимальная доля вариации данных объяснялась температурой воды: 23, 27 и 31% численности отрядов веснянок, двукрылых и группы «прочие» соответственно. Значения коэффициентов детерминации в отношении кислорода оказались ниже, чем для температуры. Лишь для ручейников кислород статистически значимо обуславливал 22% из-

менчивости их численности. При объединении факторов (температура воды и содержание кислорода) процент объясненной дисперсии незначительно увеличивался.

Анализ структуры донных сообществ на разных участках р. Кан методом агломеративной кластеризации на основе доли крупных таксонов в общей численности зообентоса (рис. 3, а) выявил наличие четырех кластеров, каждый из которых характеризуется доминированием той или иной группы беспозвоночных (поденки, ручейники, двукрылые или «прочие»).

Кластеризация данных на уровне прологарифмированной численности семейств (см. рис. 3, б) выявила три кластера, которые согласуются с географическим районированием р. Кан и сменой гидрологических условий. В первый кластер выделена ст. 1, расположенная в верхней части среднего течения, где река имеет еще явно выраженный горный характер. В зообентосе преимущество имели поденки семейства Heptageniidae, а также ручейники семейств Agtopsychidae и Glossosomatidae. В этот же кластер попала станция 8, расположенная в нижнем течении в районе Большого Канского порога. Здесь в условиях бурного течения, как и на ст. 1, лидировали поденки семейства Heptageniidae. Во



Таблица 4 / Table 4

Коэффициенты множественной детерминации (R^2) численности основных таксономических групп в зообентосе р. Кан и гидрологических показателей
Coefficients of multiple determination (R^2) of the main taxonomic groups abundance in zoobenthos in the river Khan and hydrological indicators

Группа животных / Group of animals	Температура / Temperature		Кислород / Oxygen		Температура + кислород / Temperature + Oxygen	
	R^2	p -уровень	R^2	p -уровень	R^2	p -уровень
Двукрылые / Diptera	0,31	0,003	0,04	0,34	0,34	0,007
Поденки / Ephemeroptera	0,08	0,15	0,12	0,07	0,20	0,07
Веснянки / Plecoptera	0,23	0,01	0,02	0,46	0,25	0,03
Ручейники / Trichoptera	0,05	0,29	0,22	0,01	0,26	0,03
Прочие / Others	0,27	0,006	0,09	0,13	0,37	0,004

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты детерминации ($p < 0,05$).
 Note. Statistically significant coefficients of determination ($p < 0,05$) are marked in bold.

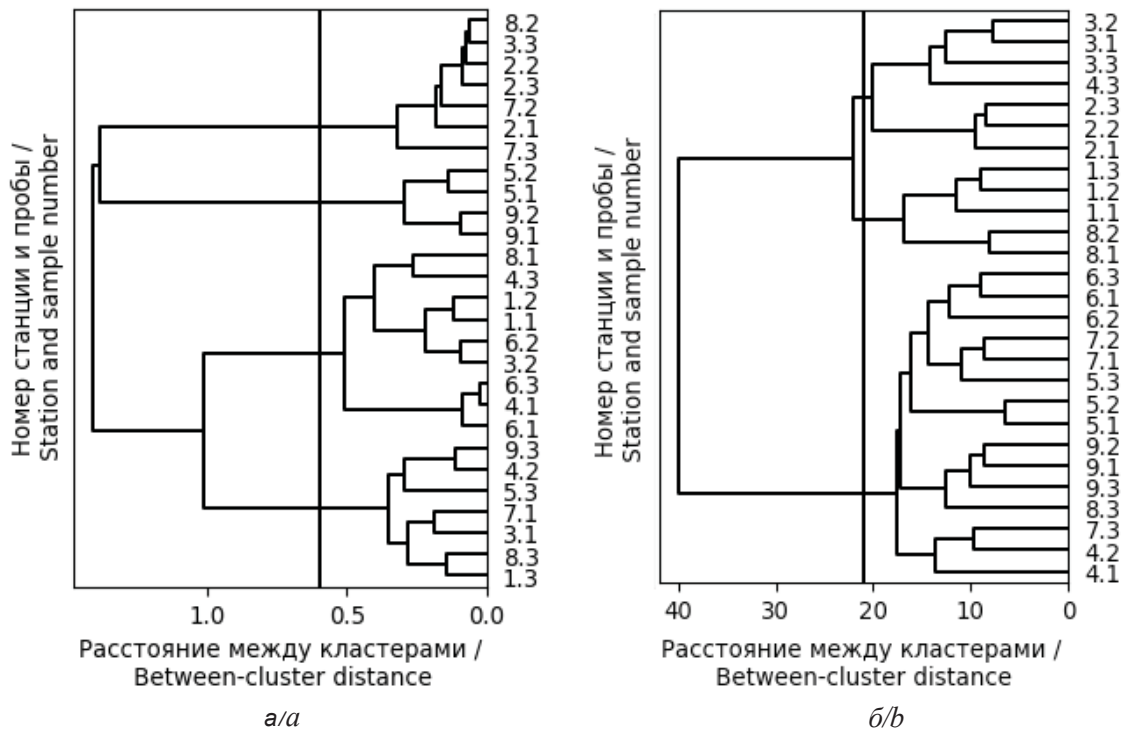


Рис. 3. Результаты кластерного анализа по методу Варда структурной организации сообществ зообентоса на различных станциях в р. Кан: а – по доле основных таксонов в общей численности зообентоса; б – по логарифмированной численности семейств

Fig. 3. The results of cluster analysis by the Ward method of structural organization of zoobenthos communities at various stations in the river Khan: a – according to the proportion of major taxa in the total abundance of zoobenthos; b – by the logarithmic abundance of families

второй кластер объединились станции 2 и 3, где река вступает в Канско-Рыбинскую котловину и течет спокойно по широкой долине Канской лесостепи, в русле много островов. Среди поденок здесь доминировали представители семейства Ephemerellidae, среди ручейников – Hydropsy-

chidae и Stenopsychidae. Остальные станции (4–7 и 9), расположенные в нижнем течении реки, сформировали третий кластер. При этом в отряде поденок явное преимущество имело семейство Ephemeridae, в частности *E. sachalinensis*, приуроченность которой именно к нижнему течению



наблюдалась и в реках Южной Кореи [22]. В р. Кан *E. sachalinensis* распространилась, очевидно, из Енисея, где этот вид доминирует не только среди поденок, но зачастую и в сообществах зообентоса [4].

Таким образом, в р. Кан по продольному профилю наблюдалась смена доминирующих семейств среди поденок в ряду Neptageniidae – Ephemerellidae – Ephemeridae, семейств ручейников – от Glossosomatidae к Hydropsychidae. Аналогичная закономерность выявлена в пространственном распределении бентосных сообществ в водотоках бассейна р. Обь [21].

Для анализа выявленной неоднородности фауны макробентоса по продольному профилю р. Кан первоначально следует провести зонирование исследованного участка русла согласно традиционным представлениям о типизации водотоков. По классификации И. Иллиеса [23], наиболее устоявшейся в отечественной гидробиологии, на типичной реке принято выделять три участка – креналь, ритраль и потамаль. Каждая зона характеризуется определенными гидрологическими параметрами и особым составом флоры и фауны. Креналь – это исток реки, окородниковая зона; характеризуется небольшим расходом воды, стабильно низкой температурой, скорость течения в основном не превышает 1 м/с, грунт каменистый или щебенисто-песчаный. Ритраль – часть водотока, примыкающая к роднику; дно каменисто-галечное, скоростной режим и насыщение воды кислородом высокие. Зону потамали выделяют в нижнем течении водотока, она характеризуется снижением скорости течения, заиливанием грунта, зачастую наблюдается дефицит кислорода в воде.

Границы между зонами зависят от многих факторов, в том числе от климата региона и особенностей геоморфологии ландшафта [24–26]. Известно, что в горных регионах, в которых равнины и низменности занимают подчиненное положение, ритраль преобладает над потамалью, а фауна ритрона – над потамоном [27]. Типичные обитатели ритральной горных рек – это личинки амфибиотических насекомых. Для ритральной Дальнего Востока разработан список семейств типичных амфибиотических насекомых [27].

Зона кренали в р. Кан не обследована в связи с труднодоступностью. В результате анализа структуры зообентоса и ее изменчивости по продольному профилю в р. Кан установлено, что исследованный участок представляет собой ритраль, заселенную холодолюбивыми реобионтными организмами, среди которых качественно и количественно преобладают ли-

чинки амфибиотических насекомых (веснянки, поденки, ручейники и двукрылые). Более детальная типизация участков р. Кан по продольному профилю характеризует среднее течение как метаритраль, к которой традиционно относят средние участки предгорных рек с большим расходом воды, высокой скоростью течения, выраженным чередованием плесов и перекатов, галечно-гравийным грунтом. Нижнее течение р. Кан вначале тяготеет к зоне гипоритральной, куда классифицируют нижние участки средних и крупных рек, где течение большей частью ламинарное, перекаты редкие, непротяженные; при этом возрастает доля мягких грунтов, часто встречаются мелкогалечно-песчаные перекаты. Однако ландшафтно-геоморфологические особенности нижнего течения р. Кан, т. е. преодоление Енисейского кряжа и связанное с этим сужение долины русла, увеличение скоростного режима и обилие порогов, придают реке на данном участке явные черты метаритрального типа. Таким образом, нижнее течение р. Кан носит смешанные черты метаритральной и гипоритральной, что вполне согласуется с характером пространственной динамики доминирующих комплексов зообентоса, в частности появление в низовье на лидирующих позициях видов, характерных для верхнего течения (поденки Neptageniidae и Ephemerellidae, ручейники Hydropsychidae). Зона потамали в р. Кан малопротяженная и быстро переходит непосредственно в устье реки.

Заключение

Таким образом, р. Кан (крупный приток Енисея в его среднем течении) на исследованном участке представляет собой ритраль, заселенную холодолюбивыми реобионтными организмами, среди которых качественно и количественно преобладают личинки амфибиотических насекомых (веснянки, поденки, ручейники и двукрылые). Максимальным числом видов представлены хирономиды и ручейники. Температура воды является одним из существенных факторов, определяющих численность веснянок, двукрылых и группы «прочие» (до 30% объясненной дисперсии). Для ручейников отмечено более существенное влияние не температуры, а растворенного в воде кислорода (20% объясненной дисперсии). Кластеризация данных на уровне численности семейств выявила согласованность с географическим районированием р. Кан и сменной гидрологическими условиями. По продольному профилю реки от верховья наблюдалась смена доминирующих семейств среди поденок в ряду Neptageniidae – Ephemerellidae – Ephemeridae,



семейств ручейников – от Glossosomatidae к Hydropsychidae. Ландшафтно-геоморфологические особенности р. Кан в нижнем течении обуславливают выход на лидирующие позиции видов, характерных для верхнего течения.

Список литературы

1. *Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N.* Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2007. Vol. 7, № 1. P. 71–77.
2. *Gladyshev M. I., Moskvicheva A. V.* Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna // *Doklady Biological Sciences*. 2002. Vol. 383, № 1–6. P. 138–140.
3. *Гадинов А. Н., Долгих П. М.* Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // *Вестник КрасГАУ*. 2008. № 3. С. 169–174.
4. *Андрианова А. В.* Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // *Вестник Том. гос. ун-та. Биология*. 2013. № 1 (21). С. 74–88. DOI: 10.17223/19988591/21/6
5. *Ponomareva Y. A., Ivanova E. A.* Ratio between living and dead cells and the size structure of the Yenisei River phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station // *Contemporary Problems Ecology*. 2016. Vol. 9, № 5. P. 582–589. DOI: 10.1134/S199542551605011
6. *Грезе В. Н.* Кормовые ресурсы рыб Енисея и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. 236 с.
7. *Запекина-Дулькейт Ю. И.* Производительность донной фауны р. Маны и ее изменение в связи с лесосплавом // *Вопросы изучения гидрофауны водоемов верхнего Енисея*. Красноярск: Кр. кн. изд-во, 1972. Вып. IX. С. 5–106.
8. *Гадинов А. Н.* Структура зообентоса нижнего бьефа р. Енисей до и после строительства плотины Красноярской ГЭС // *Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири*. 2007. Вып. 9. С. 106–108.
9. *Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулетина С. П., Резник К. А., Трофимова Е. А., Шадрин Е. Н., Зотина Т. А.* Питание хариуса *Thymallus* sp. в среднем течении р. Енисей // *Журнал СВУ. Биология*. 2011. Т. 4, № 3. С. 281–292.
10. *Заделенов В. А., Шадрин Е. Н., Щур Л. А.* Современное состояние водных биологических ресурсов водотоков Ирбейского района (рр. Агул, Кунгус) // *Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири*. 2004. Вып. 6. С. 48–57.
11. *Kalacheva G. S., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Shulepina S. P., Ageev A. V.* Production of polyunsaturated fatty acids by zoobenthos in rivers with contrasting temperatures // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2013. Vol. 453, № 1. P. 308–311. DOI: 10.1134/S1607672913060094
12. *Guisan A., Thuiller W.* Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8. P. 993–1009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
13. *Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Шитиков В. К.* Особенности пространственного распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2017. № 40. С. 163–180. DOI: 10.17223/19988591/40/10
14. *Заделёнов В. А.* Характеристика биоценозов малых водотоков Красноярского края, используемых при разработке россыпных месторождений золота // *Сохранение биоразнообразия Приенисейской Сибири*. Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2000. С. 93–94.
15. Ежегодник качества поверхностных вод и эффективности проведенных водоохранных мероприятий по территории деятельности ФГБУ «Среднесибирское УГМС» за 2013 год. Красноярск : Министерство природных ресурсов и лесного комплекса Красноярского края, 2014. 121 с.
16. *Чебанова В. В.* Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 172 с.
17. *Webster J. R.* Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve // *J. North Am. Benthol. Soc.* 2007. Vol. 26. P. 375–389.
18. *Masikini R., Kaaya L. T., Chicharo L.* Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania // *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2018. Vol. 2. P. 130–141. DOI: 10.1016/j.ecohyd.2018.03.004
19. *Scotti A., Jacobsen D., Tappeiner U., Bottarin R.* Spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate assemblages during the glacial melt season in an Italian glacier-fed stream // *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 827. P. 123–139. DOI: 10.1007/s10750-018-3731-8
20. *Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В.* Сообщества макрозообентоса пойменных озер долины р. Волги (окр. г. Энгельса) // *Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология*. 2013. Т. 13, вып. 1. С. 84–96.
21. *Яныгина Л. В.* Аспекты пространственной организации бентосных сообществ рек бассейна Верхней и Средней Оби // *Мир науки, культуры, образования*. 2013. № 3 (40). С. 445–449.
22. *Hwang Jeong Mi, Sung Jin Lee, Yeon Jae Bae.* Two Co-inhabiting Burrowing Mayflies, *Ephemera orientalis* and *E. sachalinensis*, in Korean Streams (Ephemeroptera: Ephemeridae) // *Korean J. Limnol.* 2003. Vol. 36, № 4. P. 427–433.
23. *Illies J., Botosaneanu L.* Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique // *Internationalen Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1963. № 12. P. 1–57.
24. *Паньков Н. Н.* Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2004. 162 с.
25. *Ковешников М. И.* Пространственное распределение,



сезонная динамика зообентоса и оценка экологического состояния водных объектов бассейна реки Бия : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2009. 24 с.
26. Chertoprud M. V., Palatov D. M. Rheophilic communities of macrobenthos of the southwestern Kola peninsula // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 4.

P. 305–313. DOI: 10.1134/S1995082913040056
27. Khamenkova E. V., Teslenko V. A., Tiunova T. M. Distribution of the macrobenthos fauna in the Ola River basin, northern coast of the Sea of Okhotsk // *Entomological Review*. 2017. Vol. 97, № 3. P. 344–352. DOI: 10.1134/S0013873817030071

Образец для цитирования:

Андрианова А. В., Карпова Е. Д., Лепьявко М. П. Особенности пространственного распределения донной фауны в р. Кан (приток Среднего Енисея, Красноярский край) // *Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология*. 2019. Т. 19, вып. 4. С. 440–452. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-4-440-452>

Peculiarities of Spatial Distribution of the Bottom Fauna in the River Kan (Tributary of the Middle Yenisei, Krasnoyarsk Region)

A. V. Andrianova, E. D. Karepova, M. P. Lepyavko

Anna V. Andrianova, <https://orcid.org/0000-0003-3274-3813>, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Academgorodok St., Krasnoyarsk 660036, Russia; Krasnoyarsk branch of VNIRO («NIIEP»), 33 Parizhskoy Kommyny St., Krasnoyarsk 660049, Russia, andrav@icm.krasn.ru

Evgeniya D. Karepova, <https://orcid.org/0000-0002-6515-2932>, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Academgorodok St., Krasnoyarsk 660036, Russia; Siberian Federal University, 79 Svobodny Pr., Krasnoyarsk 660041, Russia, jane@icm.krasn.ru

Maxim P. Lepyavko, Siberian Federal University, 79 Svobodny Pr., Krasnoyarsk 660041, Russia, maxlepyavko@gmail.com

In the rivers of the Yenisei basin, benthic invertebrates play a major role in feeding most valuable Siberian fish species. This report presents advanced material on zoobenthos of the river Kan (one of the major tributaries of the Yenisei in its middle course). Litho-psammo-rheophilic biocenosis of benthic invertebrates was the most developed, 99 species and forms were recorded there. The total number of zoobenthos was formed from mayflies, caddisflies and chironomids; biomass – from caddisflies and mayflies. Correlation analysis revealed a consistent variation in the numbers of structure-forming insect orders (mayflies, stoneflies and caddisflies). The clustering of data on the number of families revealed consistency with the geographical zoning of the river Kan and the change of hydrological conditions. In the longitudinal profile of the river, there was a change of dominant families among the mayflies in Heptageniidae – Ephemerellidae – Ephemeridae; families of caddisflies – from Glossosomatidae to Hydropsychidae. The temperature of the water during the study period determined up to 30% of the variance in the number of stoneflies, dipterans, and the “other” group. For caddisflies, the influence of oxygen dissolved in water is more significant (20% of the explained dispersion). The studied area of the river Kan is a rithral zone, while the middle flow is characterized as a metarithral zone, and the lower flow is mixed with metarithral zone and hyper-rithral zone characteristics due to landscape-geomorphological features.

Keywords: rheophilic zoobenthos, taxonomic structure, spatial distribution, oxygen, temperature, rithral zone, river Kan, Yenisei basin.

References

1. Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia). *Ecohydrology & Hydrobiology*, 2007, vol. 7, no. 1, pp. 71–77.
2. Gladyshev M. I., Moskvicheva A. V. Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna. *Doklady Biological Sciences*, 2002, vol. 383, no. 1–6, pp. 138–140.
3. Gadinov A. N., Dolgih P. M. Spatial and species composition of ichthyocenosis; relative abundance and factors affecting fish distribution in the Yenisey River. *The Bulletin of KrasGAU*, 2008, vol. 3, pp. 169–174 (in Russian).
4. Andrianova A. V. Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2013, vol. 1, no. 21, pp. 74–88 (in Russian). DOI: 10.17223/19988591/21/6
5. Ponomareva Y. A., Ivanova E. A. Ratio between living and dead cells and the size structure of the Yenisei River phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Contemporary Problems Ecology*, 2016, vol. 9, no. 5, pp. 582–589. DOI: 10.1134/S199542551605011
6. Greze V. N. Kormovye resursy ryb reki Enisey i ikh ispol'zovanie [Feed resources of fish in the Yenisey River and their use]. Moscow, Pishchepromizdat Publ., 1957. 236 p. (in Russian).
7. Zapekina-Dul'keyt Yu. I. Bottom fauna productivity of the Mana river and its change in connection with the timber rafting. *Issues of studying the hydrofauna of the upper Yenisei water bodies*. Krasnoyarsk, Kr. knizh. izdvo, 1972, vol. IX, pp. 5–106 (in Russian).
8. Gadinov A. N. The structure of the zoobenthos of the lower reaches of the Yenisei River before and after the construction of the dam of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Problems of use and protection of natural resources of Central Siberia*, 2007, vol. 9, pp. 106–108 (in Russian).
9. Zuev I. V., Semenova E. M., Shulepina S. P., Reznik K. A., Trofimova E. A., Shadrin E. N., Zotina T. A. Feeding composition of grayling *Thymallus* sp. in the middle reach of the Yenisei River. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2011, vol. 4, no. 3, pp. 281–292 (in Russian).



10. Zadelenov V. A., Shadrin E. N., Shchur L. A. The current state of the aquatic biological resources of the Irbeisky watercourses (the Agul River, the Kungus River). *Problems of use and protection of natural resources of Central Siberia*, 2004, vol. 6, pp. 48–57 (in Russian).
11. Kalacheva G. S., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Shulepina S. P., Ageev A. V. Production of polyunsaturated fatty acids by zoobenthos in rivers with contrasting temperatures. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 2013, vol. 453, no. 1, pp. 308–311. DOI: 10.1134/S1607672913060094
12. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 2005, vol. 8, pp. 993–1009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
13. Zinchenko T. D., Shitikov V. K., Golovatyuk L. V. Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2017, vol. 40, pp. 163–180 (in Russian). DOI: 10.17223/19988591/40/10
14. Zatelyonov V. A. Charakteristika biocenozov malyh vodotokov Krasnoyarskogo kraya, ispol'zuemyh pri razrabotke rossypanyh mestorozhdenij zolota [Characteristics of biocenoses of small watercourses of the Krasnoyarsk region used in the development of placer gold deposits]. In: *Sokhranenie bioraznobraziya Prienisejskoj Sibiri* [Preservation of biodiversity of the Yeniseysk Siberia]. Krasnoyarsk, Izd-vo Krasnoyar. un-ta, 2000, pp. 93–94 (in Russian).
15. *Ezhegodnik kachestva poverhnostnyh vod i effektivnosti provedennyh vodoohrannyh meropriyatij po territorii deyatel'nosti FGBU «Srednesibirskoe UGMS» za 2013 god.* [Yearbook of the surface water quality and the effectiveness of water protection measures taken in the territory of activity of the Federal State Budgetary Institution “Central Siberian State Hydrometeorological Service” for 2013]. Krasnoyarsk, 2014, 121 p. (in Russian).
16. Chebanova V. V. *Bentos lososevykh rek Kamchatki* [Benthos of Salmon Rivers of Kamchatka]. Moscow, VNIRO Publ., 2009, 172 p. (in Russian).
17. Webster J. R. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 2007, vol. 26, pp. 375–389.
18. Masikini R., Kaaya L. T., Chicharo L. Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 2018, vol. 2, pp. 130–141. DOI: 10.1016/j.ecohyd.2018.03.004
19. Scotti A., Jacobsen D., Tappeiner U., Bottarin R. Spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate assemblages during the glacial melt season in an Italian glacier-fed stream. *Hydrobiologia*, 2019, vol. 827, pp. 123–139. DOI: 10.1007/s10750-018-3731-8
20. Demina I. V., Ermochin M. V., Polukonova N. V. Macrozoobenthos communities from floodplain lakes of the Volga River valley (Saratov Region). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2013, vol. 13, iss. 1, pp. 84–96 (in Russian).
21. Yanygina L. V. Aspects of spatial organisation of benthic communities in rivers of the Upper and Mid Ob. *The World of Science, Culture and Education*, 2013, vol. 3 (40), pp. 445–449 (in Russian).
22. Hwang, Jeong Mi, Sung Jin Lee and Yeon Jae Bae. Two Co-inhabiting Burrowing Mayflies, *Ephemera orientalis* and *E. sachalinensis*, in Korean Streams (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Korean J. Limnol.*, 2003, vol. 36, no. 4, pp. 427–433.
23. Illies J., Botosaneanu L. Problems et methods de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique. *International Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1963, no. 12, pp. 1–57.
24. Pan'kov N. N. *Strukturnye i funktsional'nye karakteristiki zoobentocenzov r. Sylva (bassejn Kamy)* [Structural and functional characteristics of zoobenthocenos of the river Sylva (Kama basin)]. Perm, Izd-vo Perm. gos. un-ta, 2004. 162 p. (in Russian).
25. Koveshnikov M. I. *Prostranstvennoe raspredelenie, sezonnaya dinamika zoobentosa i ocenka ekologicheskogo sostoyaniya vodnyh ob'ektov bassejna reki Biya* [Spatial distribution, seasonal dynamics of zoobenthos and assessment of the ecological status of water bodies of the River Biya basin]. Tesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Barnaul, 2009. 24 p. (in Russian).
26. Chertoprud M. V., Palatov D. M. Rheophilic communities of macrobenthos of the southwestern Kola peninsula. *Inland Water Biology*, 2013, vol. 4, pp. 305–313. DOI: 10.1134/S1995082913040056
27. Khamenkova E. V., Teslenko V. A., Tiunova T. M. Distribution of the macrobenthos fauna in the Ola River basin, northern coast of the Sea of Okhotsk. *Entomological Review*, 2017, vol. 97, no. 3, pp. 344–352. DOI: 10.1134/S0013873817030071

Cite this article as:

Andrianova A. V., Karepova E. D., Lepyavko M. P. Peculiarities of Spatial Distribution of the Bottom Fauna in the River Kan (Tributary of the Middle Yenisei, Krasnoyarsk Region). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2019, vol. 19, iss. 4, pp. 440–452 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-4-440-452>
