

УДК 574.625:574.587:595.371

СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД В РЕКЕ ЕНИСЕЙ И ИХ ВИЗУАЛИЗАЦИЯ В ГЕОИНФОРМАЦИОННОЙ ВЕБ-СИСТЕМЕ

© 2018 Андрианова А.В.^{a, b}, Якубайлик О.Э.^{a, c}, Шанько Ю.В.^a^a Институт вычислительного моделирования СО РАН, Красноярск 660036^b НИИ Экологии рыбохозяйственных водоёмов, Красноярск 660097^c Сибирский Федеральный университет, Красноярск 660041e-mail: andrav@icm.krasn.ru

Поступила в редакцию 16.03.18

Представлены результаты экспедиционных гидробиологических исследований, проведённых в 2015–2016 гг. в нескольких зонах русла р. Енисей от истока до устья. Данная работа посвящена пространственной динамике сообщества амфипод, в котором лидирующие позиции занимают виды – вселенцы из оз. Байкал, распространившиеся через р. Ангара не только вниз, но и вверх по течению р. Енисей. Выявлено 8 видов амфипод, среди них два представителя нативной фауны (*Pontoporeia affinis* и *Gammarus sp.*) и 6 байкальских эндемиков. На всём протяжении реки среди гаммарид количественно доминировал *Gmelinoides fasciatus*, второе место занял *Philolimnogammarus viridis*. Лишь в низовье и дельте Енисея лидирующие позиции перешли к *P. affinis* – представителю эстуарно-реликтового комплекса организмов, эндемику дельты Енисея. Байкальские эндемики активно заселили участок ниже Саяно-Шушенского водохранилища, особенно в зонах массового распространения макрофитов. Основным вектором распространения байкальских эндемиков в Енисее является саморасселение через р. Ангара, замеченное исследователями еще в XIX в. Для *G. fasciatus* дополнительным стимулом роста численности ниже и выше Красноярской ГЭС стала его преднамеренная интродукция в Красноярское водохранилище в конце 1960-х гг. с целью обогащения кормовой базы. Натурализация *Ph. viridis* на участке Верхнего Енисея способствовала, вероятно, случайная интродукция. Наблюдается дивергенция экологических ниш у *G. fasciatus* и *Ph. viridis* в Енисее: доминант предпочитает заиленные песчано-галечные биотопы со спокойным скоростным режимом; субдоминант склонен к каменисто-галечным грунтам, омываемым быстрым течением. За последние 15 лет возросла плотность и доля амфипод в зообентосе на участке Ангара – Подкаменная Тунгуска. Результаты гидробиологических исследований оформлены в виде геопространственной базы данных на геопортале, который предоставляет возможности визуализации информации в виде интерактивных тематических карт и обеспечивает возможность прямого доступа к данным через картографические веб-сервисы из современных ГИС.

Ключевые слова: р. Енисей, виды-вселенцы, эндемики оз. Байкал, амфиподы, *Gmelinoides fasciatus*, *Philolimnogammarus viridis*, биотопы, пространственное распределение, геоинформационная система, геопортал.

Введение

Известно, что ракообразные являются одними из самых активных гидробионтов, расселяющихся за пределы естественных ареалов. Амфиподы – одна из доминирующих в видовом и количественном отношении групп высших ракообразных, освоивших самые различ-

ные морские, континентальные, подземные воды и даже отчасти наземную среду обитания (подотр. Talitroidea) [Takhteev et al., 2015]. По таксономическому разнообразию фауна амфипод в оз. Байкал не имеет аналогов среди континентальных водоёмов мира. С целью обогащения кормовой базы рыб байкальские

амфиподы успешно вселялись во многие водохранилища и озёра СССР, а также попадали в них в результате случайной интродукции [Матафонов и др., 2006; Барбашова и др., 2013]. Инвазии этих организмов приводят к значительным изменениям в водоёмах-реципиентах, в частности, к снижению видового разнообразия и устойчивости водных экосистем [Berezina, 2007].

Ангара исторически служит донором эндемичной байкальской фауны, проникающей в среднее течение р. Енисей. Так, байкальский вид рогатковых – каменная широколобка (*Paracottus knerii* (Dybowski, 1876)), массово встречается в Енисее на участке от Красноярска до устья Ангары [Зуев и др., 2016]. Ещё в XIX в. Дыбовский Б. впервые установил, что амфиподы байкальского происхождения распространяются от Байкала до среднего течения Ангары [Камалтынов, 2009]. Гурьянова Е.Ф. нашла первые формы байкальских амфипод в Енисее [Гурьянова, 1929].

Известно, что появление крупных гидротехнических сооружений вызывает длительную, а порой и необратимую дестабилизацию водных экосистем. С вводом в эксплуатацию Красноярской ГЭС (КрасГЭС) в р. Енисей произошло коренное изменение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов. Енисей в нижнем бьефе КрасГЭС в зимнее время не замерзает на протяжении 100–300 км от плотины; влияние ГЭС на ледовый режим реки прослеживается до устья р. Подкаменная Тунгуска [Космаков и др., 2011]. Произошла смена доминирующих форм фитопланктона, обогащение его видового состава и увеличение общей численности водорослей за счёт стока из верхнего бьефа [Пономарёва, Иванова, 2016]. Резко возросло количество фитобентоса и фитоперифитона, ставшего даже помехой в работе водозаборов. Изменение гидрологического режима оказало негативное воздействие на популяции осетровых, лососёвых, сиговых и других ценных видов рыб, существенно нарушив их ареалы [Заделёнов, 2000].

Зообентос Енисея в результате гидростроительства так же претерпел масштабные пере-

стройки, особенно в нижнем бьефе КрасГЭС. Из донной фауны, практически, исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилась плотность и число видов ручейников и подёнок. Количественные характеристики зообентоса на участке от плотины Крас ГЭС до устья Ангары существенно возросли: численность увеличилась более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз. Рост показателей обусловлен, прежде всего, увеличением количества амфипод байкальского происхождения, при этом их доля в общей биомассе зообентоса выросла в 10 раз [Комлев, 1981; Гладышев, Москвичёва (Андрианова), 2002; Андрианова, 2013]. В начале 2000-х гг. в сообществе амфипод было зафиксировано 5 видов байкальских эндемиков и лишь 1 представитель нативной фауны (*Gammarus sp.*), лидирующие позиции принадлежали *Philolimnogammarus viridis* Dybowski, 1874 и *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899.

Несмотря на обширный объём публикаций об экспансии амфипод за пределы естественных ареалов, наблюдается недостаток современных сведений об их судьбе в одной из крупнейших рек мира – Енисее. Масштабные комплексные работы по изучению Енисея выполнены ещё до начала гидростроительства [Грезе, 1957], последующие исследования носят фрагментарный характер и в полной мере не отражают представлений о сообществах амфипод в Енисее [Комлев, 1981; Заделёнов, 2000; Гладышев, Москвичёва (Андрианова), 2002; Гадинов, 2007; Андрианова, 2013; Gladyshev et al., 2016]. В то же время, изучение пространственного распределения биоты является одним из основных направлений гидробиологии.

Отдельное внимание стоит обратить на методы визуализации исследуемых гидробиологических данных и обеспечение их широкой доступности. До недавнего времени в мире не существовало эффективных способов решения этих задач; однако сейчас такую возможность создали технологии геоинформационных систем (ГИС) и Интернет. После ввода гидробиологической информации в ГИС она может быть показана на картах, то есть опубликована в сети Интернет с помощью интерак-

тивных картографических веб-сервисов – технологии геопортала, или веб-ГИС. Пользователи получают возможность управления отображением исследуемых данных – выбор масштаба и нужного фрагмента карты (с автоматически адаптируемым уровнем детализации отображаемых геоданных), использования различных базовых карт-подложек (карты или спутниковые снимки Google, Яндекс, и др.), отображения координат объектов на карте (градусы широты/долготы или метры выбираемой пользователем картографической проекции), визуализации табличной информации по исследуемым объектам. Современный уровень реализации систем подобного типа интуитивно понятен, не требует специальных знаний в области информационных технологий или предварительной подготовки пользователей. Рассматриваемый подход обеспечивает доступность данных для общего использования и делает информацию об их наличии широко известной.

Использование новых методов обработки данных, таких как геоинформационное и картографическое моделирование, обеспечивает возможность получения дополнительной информации о пространственных особенностях распределения гидробионтов, помогает в поиске взаимосвязей с различными факторами природной среды.

Цель настоящей работы – анализ особенностей пространственного распределения байкальских эндемичных амфипод на всём протяжении р. Енисей и визуализация полученных современных данных с помощью геоинформационных систем, геопорталов и картографических веб-сервисов.

Материалы и методы

Енисей протекает в центре России в меридиональном направлении на север, и его протяжённость составляет 3487 км. На своём пути он пересекает горно-таёжную, степную, лесную и тундровую природные зоны. По физико-географическим условиям, водному режиму, характеру строения долины и русла Енисей делят на горный Верхний (исток Енисей – устье р. Ангара), предгорный Средний (р.

Ангара – устье р. Нижней Тунгуски) и равнинный Нижний (устье р. Нижняя Тунгуска – устье р. Енисей) участки [Грезе, 1957]. Енисей протекает через три субъекта Российской Федерации: в верховье – это республики Тыва и Хакасия, основная часть реки расположена в Красноярском крае.

Река Енисей относится к олиготрофным водотокам. Причина этого заключается в горном характере, присущем Енисею вплоть до устья Ангары. Енисей берёт начало на высоте 660 м над ур. м., среднее течение находится на высоте около 100 м, нижнее – 40 м над ур. м. Притоки, впадающие, главным образом, с правобережья, имеют горный и предгорный характер и несут слабо минерализованные воды, собираемые в областях распространения твёрдых горных пород и подзолистых почв, бедных минеральными солями. Кроме того, важной морфологической особенностью русла, так же отрицательно сказывающейся на общей продуктивности реки, является очень слабое развитие пойменной системы – от горных верховьев до залива Енисей течёт обычно в узкой долине с узкими берегами [Грезе, 1957; Левадная, 1986].

Верхнее течение Енисея занимает до 39% протяжения реки и отличается большими скоростями потока и господством каменистых грунтов. После слияния с Ангарой весь облик реки меняется. Ширина её резко возрастает, течение становится более спокойным. Енисей вступает в область среднего течения, приобретая черты большой равнинной реки. Галечные и песчаные перемыкаемые отложения характерны и для среднего участка реки, но доля песка и заиливание русла увеличиваются. Зарастаемость побережья высшей водной растительностью, по-прежнему, не высока; заросли макрофитов встречаются локально.

Присоединив воды Нижней Тунгуски, Енисей вступает в район нижнего течения, продолжаясь до начала дельты около Усть-Порта. В районе Усть-Порта от русла Енисея ответвляется всё большее и большее количество протоков, образующих обширную дельту. Архипелаг дельты носит название Бреховских островов. К нижнему течению Енисея

каменисто галечные грунты полностью вытесняются песчано-илистыми. Накопление илистых отложений в больших масштабах начинается лишь в дельте [Грезе, 1957; Левадная, 1986].

Зарегулирование Верхнего Енисея плотинами Саяно-Шушенской, Майнской и Красноярской ГЭС, создание Хантайского и Курейского водохранилищ на притоках Нижнего Енисея, а также поступление сточных вод привело к повышению трофности водотока [Сорокикова, Башенхаева, 2000]. В настоящее время естественный гидрологический режим Енисея сохранился на участке от истока до зоны подпора Саяно-Шушенского водохранилища, а также ниже устья Ангары.

В течение вегетационных сезонов 2015 г. (июль, август) и 2016 г. (июль – сентябрь) осуществлялись сборы макрозообентоса в р. Енисей от истока до дельты включительно. В Верхнем Енисее гидробиологический материал собирали на 15 станциях: из них 2 расположены в пределах республики Тыва, 3 – ниже Саяно-Шушенского водохранилища от г. Саяногорска до г. Минусинска, и 10 – на участке от плотины КрасГЭС до устья р. Ангары. В Среднем Енисее исследовали участок от устья р. Ангары до пос. Сургутиха – 21 станция, в Нижнем Енисее зообентос собирали на 12 станциях – от г. Дудинка до дельты, включая Бреховские острова. Для каждой станции определялись географические координаты, которые стали основой для создания геоинформационной системы. Вся детальная информация о географическом местоположении станций (координаты в градусах широты и долготы, расстояние от устья в километрах) занесена в геоинформационную систему [Геопортал ИВМ..., 2018a], обладающую набором инструментов для измерения расстояний между производными точками на карте.

Пробы отбирали у обоих берегов, преимущественно в рипали на глубине до 1 м; лишь в дельте Енисея имелась возможность изъять грунт с глубин до 14 м. В зависимости от типа грунта и гидрологических условий использовали утяжелённый дночерпатель Петерсена (площадь захвата 0.025 м²), а так же количе-

ственные рамки, бентометры и скребки (площадь захвата 0.06–0.13 м²).

Скорости течения на участке от плотины КрасГЭС до устья р. Ангары измеряли с помощью поверхностных поплавков. Вся полученная информация о скоростном режиме Енисея была сопоставлена с данными стационарных постов Среднесибирского УГМС и различными литературными данными. Для оценки влияния скорости течения на распределение амфипод было сформировано две выборки: 1) пробы, собранные на повышенном течении (выше средней скорости течения 1 м/с) – преимущественно в основном русле; 2) пробы, собранные на замедленном течении (ниже средней скорости течения) – в заводях и протоках.

На каждой станции изымали по 2–5 проб грунта; для данного исследования в Енисее собрано и проанализировано 178 количественных проб донной фауны. Пробы грунта разбирали в полевых условиях, беспозвоночных животных фиксировали 70%-м этиловым спиртом, в лаборатории пробы зообентоса обрабатывали, анализ материала проводили общепринятыми гидробиологическими методами [Руководство..., 1992]. Видовую принадлежность амфипод устанавливали согласно сводке А.Я. Базикаловой [1945] и определителю под редакцией С.Я. Цалолихина [Определитель..., 1995].

Для анализа временных изменений использовали собственные данные, собранные в период 2000–2003 гг. в аналогичный вегетационный период [Андрианова, 2013].

Статистический анализ данных проводили с использованием программ «Excel» и «R» [R Core Team, 2014]. В связи с отклонением данных от нормального распределения во всех анализируемых выборках применены непараметрические методы статистики. При сравнении выборок (например, численности и биомассы амфипод на различных типах грунта) использовали критерий Колмогорова-Смирнова и U-критерий Манна-Уитни. В качестве дополнительной статистической обработки проведён дисперсионный анализ данных для оценки влияния различных типов грунта на плот-

ность амфипод. При вычислении коэффициентов детерминации использовали логарифмы исходных данных. Во избежание появления логарифма нуля, перед логарифмированием к каждой величине прибавлялась единица. Нулевую гипотезу о тождественности законов распределения выборок случайных величин отвергали при $p < 0.05$. Средние значения представлены со стандартной ошибкой.

Для визуализации результатов гидробиологических исследований использовался подход, основанный на технологиях геоинформационных веб-систем. Формирование базы геопозиционированных данных гидробиологических исследований выполнялось на основе всей исходной информации – вносились различные характеристики объектов исследований, их местоположение задавалось по географическим координатам. Разработанная прикладная геоинформационная веб-система позволила связать между собой исходные географические координаты объектов с координатами (километровыми отметками) фарватера реки, обеспечив тем самым возможность анализа изменений гидробиологических характеристик по течению реки. В свою очередь, интерактивный картографический веб-интерфейс обеспечивает пользователю интуитивно понятный доступ к любым параметрам станций мониторинга – их географическим и линейным координатам, зарегистрированным данным.

Результаты и обсуждение

Пространственная динамика амфипод.

В Енисее нами обнаружено восемь видов амфипод, среди них два представителя нативной фауны (*Pontoporeia affinis* Lindstrom и *Gammarus sp.*) и 6 байкальских эндемиков. На всём протяжении реки встречался лишь *Gmelinoides fasciatus* Stebb. В Верхнем Енисее на территории Республики Тыва он был единственным и редким представителем высших ракообразных, ниже Саяно-Шушенского водохранилища к нему присоединился *Philolimnogammarus viridis* Dybowsky. Ниже плотины КрасГЭС видовой состав амфипод в наших сборах расширился за счёт *Gammarus sp.*, *Ph. cyaneus* Dybowsky, *Pallasea cancelloides* Gerstfeldt,

Eulimnogammarus verrucosus Gerstfeldt. В Среднем Енисее после впадения Ангары данный комплекс амфипод сохранялся, но на смену *Gammarus sp.* пришёл *Micruropus sp.* В Нижнем Енисее наибольший вес приобрела *P. affinis*, тогда как *Ph. cyaneus* и *E. verrucosus* в пробах, напротив, отсутствовали.

Количество амфипод в различных зонах Енисея существенно варьировало. На самом верхнем исследованном участке (Республика Тыва) в условиях высокой скорости течения и крупного каменисто-галечного грунта амфиподы представлены крайне бедно: единично встречался лишь *G. fasciatus*. Наибольшей плотности амфиподы достигали ниже Саяно-Шушенского водохранилища в районе городов Саяногорск и Минусинск (3.8 тыс. экз./м² и 10.4 г/м²), при этом их доля в зообентосе в среднем составила 70% численности и 53% биомассы (табл. 1). Далее по течению количество амфипод снижалось и в Нижнем Енисее упало в среднем до 0.3 тыс. экз./м² при биомассе 0.6 г/м² (13% численности и 7% биомассы донной фауны).

Количественное преимущество на исследованных участках Енисея имели *G. fasciatus* и, в меньшей степени, *Ph. viridis*, в дельте их сменила *P. affinis* (табл. 1). Пространственная динамика количественных показателей доминирующих видов амфипод на всех исследованных участках Енисея отличалась крайней неоднородностью.

G. fasciatus в Верхнем Енисее присутствовал во всех собранных пробах, максимальной плотности достигал в районе городов Саяногорск (3018 км от устья Енисея) и Минусинск (2901 км): до 17.6 тыс. экз./м² и 25.6 г/м². Средние показатели на этих станциях составили более 4 тыс. экз./м² и 7–8 г/м² (рис. 1). Следует отметить, что на данном участке в Енисее велика степень зарастаемости русла погружёнными и полупогружёнными макрофитами, которые служат благоприятным биотопом для массового развития *G. fasciatus*. Ещё один количественный всплеск *G. fasciatus* в Верхнем Енисее отмечен ниже г. Красноярска (пос. Кубеково, 2439 км) у левого берега на илистом грунте; численность здесь достигала 6.3 тыс.

Таблица 1. Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) зообентоса и амфипод в р. Енисей

Участок Енисея	Зообентос	Амфиподы	<i>G. fasciatus</i>	<i>Ph. viridis</i>
Верхний Енисей:				
Республика Тыва	$\frac{612 \pm 93}{4.20 \pm 1.68}$	Единично	Единично	Нет
г. Саяногорск – г. Минусинск	$\frac{5501 \pm 2186}{19.5 \pm 4.09}$	$\frac{3809 \pm 1682}{10.4 \pm 3.90}$ (69) (53)	$\frac{3398 \pm 1450}{6.47 \pm 2.33}$	$\frac{411 \pm 272}{3.96 \pm 2.16}$
КрасГЭС – устье р. Ангара	$\frac{2769 \pm 509}{10.5 \pm 2.51}$	$\frac{962 \pm 311}{4.97 \pm 1.72}$ (35) (47)	$\frac{705 \pm 311}{1.29 \pm 0.45}$	$\frac{177 \pm 76}{1.90 \pm 0.95}$
Средний Енисей:				
Устье р. Ангара – пос. Сургутиха	$\frac{1423 \pm 150}{6.44 \pm 0.73}$	$\frac{643 \pm 121}{3.22 \pm 0.53}$ (45) (50)	$\frac{486 \pm 104}{1.72 \pm 0.38}$	$\frac{60 \pm 13}{0.86 \pm 0.22}$
Нижний Енисей:				
г. Дудинка – Дельта	$\frac{2234 \pm 419}{8.55 \pm 1.66}$	$\frac{288 \pm 81}{0.60 \pm 0.13}$ (13) (7)	$\frac{67 \pm 26}{0.22 \pm 0.09}$	$\frac{201 \pm 79^*}{0.32 \pm 0.1^*}$

Примечание: в скобках – доля амфипод (%) в зообентосе; * – численность и биомасса *P. affinis*.

экз./м², биомасса – 9.3 г/м². Низкая плотность гмелиноидеса в Верхнем Енисее зарегистрирована после плотины КрасГЭС (2500, 2482

км) и в районе устья правобережного притока р. Кан (2356 км) – менее 0.1 тыс. экз./м² при биомассе 0.2–0.8 г/м².

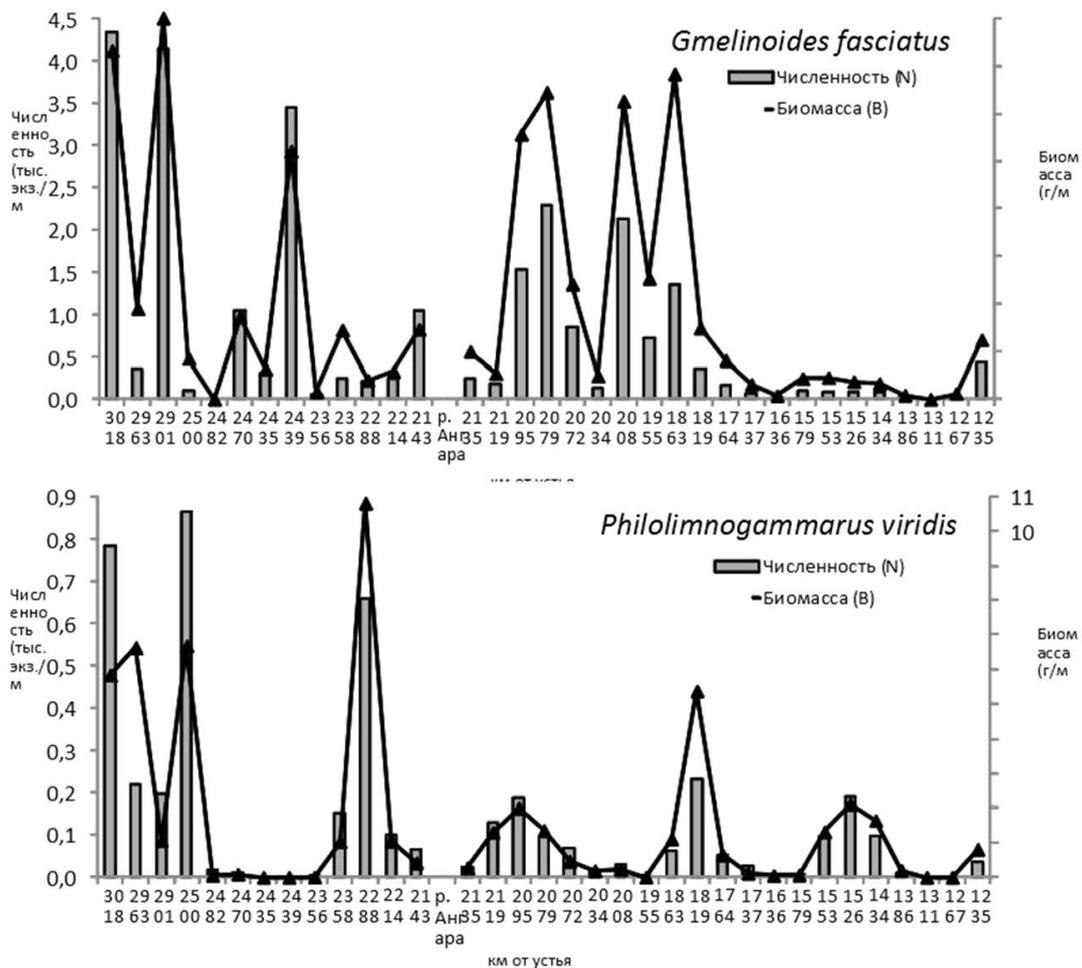


Рис. 1. Пространственная динамика численности и биомассы *G. fasciatus* и *Ph. viridis* в Верхнем (выше впадения р. Ангара) и Среднем (ниже впадения р. Ангара) Енисее.

В Среднем Енисее (после впадения Ангары) встречаемость *G. fasciatus* составила 80%, высокое обилие отмечалось на нескольких станциях в пределах 2095–1863 км от устья (рис. 1). Максимальные скопления выявлены в заливе Баженовская Курья (2008 км) и протоке Еловая (1863 км) – до 4.2 тыс. экз./м² и 17.0 г/м². После впадения левобережного притока р. Кас (1819 км от устья) *G. fasciatus* встречался лишь в половине собранных проб, его плотность в Енисее резко снизилась и не превышала 0.8 тыс. экз./м² и 3.0 г/м². Лишь в конце исследованного участка Среднего Енисея в районе о. Сургутинский (1235 км) наблюдалось скопление амфипод у правого берега численностью 1.3 тыс. экз./м² при биомассе 3.8 г/м². Резкое снижение плотности амфипод на нижнем плёсе Среднего Енисея объясняется, вероятно, гидрологическими особенностями этого участка, поскольку после впадения р. Подкаменной Тунгуски вдвое уменьшается уклон русла, что приводит к понижению скорости течения и к накоплению иловых отложений [Грезе, 1957]. Минимальные показатели *G. fasciatus* (0.01 тыс. экз./м² при биомассе 0.07 г/м²) отмечены в районе Вороговского многоостровья (1636 км), которое имеет важное значение для развития и нагула молоди осетровых, поскольку здесь расположены их нерестилища. Участок отличается большим

количеством островов, проток, заводей, значительной площадью мелководий, здесь особенно распространены илистые грунты.

В нижнем течении ветры большой силы, особенно осенью, вызывают частые штормы и резкие колебания уровня воды. Сильное прибойное действие волн отрицательно отражается на обитателях прибрежной зоны, обычно слагающейся здесь из легкоразмываемых грунтов. Плотность *G. fasciatus* в низовье Енисея резко упала по сравнению с верхними участками (табл. 1), его встречаемость в пробах составила всего 26%. Максимальные количественные показатели (численность 1.1 тыс. экз./м² при биомассе 3.9 г/м²) выявлены локально в протоке Малый Енисей (Бреховские острова), однако средняя плотность *G. fasciatus* (рис. 2) не превышала 120 экз./м² и 0.5 г/м² (район г. Дудинка, 424 км от устья).

Ph. viridis. По нашим данным численность этого вида в Енисее существенно ниже, чем *G. fasciatus*, но он является стабильным субдоминантом среди амфипод, за исключением Нижнего Енисея, где его сменяет *P. affinis*.

В Верхнем Енисее в Тыве *Ph. viridis* отсутствовал в пробах, но ниже по течению на участке г. Саяногорск – г. Минусинск его встречаемость составляла уже свыше 70%. Здесь он достигал максимальных количественных показателей (табл. 1, рис. 1), особенно в зарос-

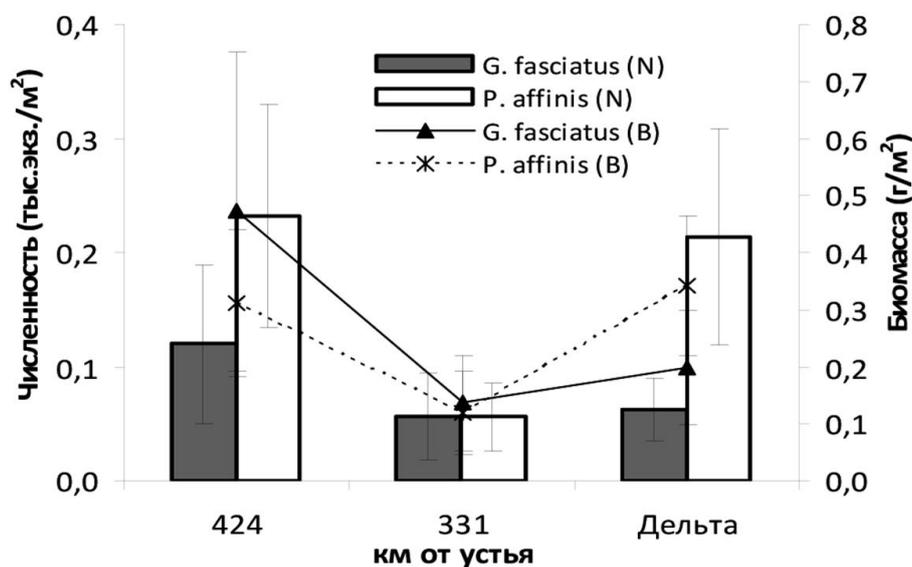


Рис. 2. Пространственная динамика численности и биомассы *G. fasciatus* и *P. affinis* в Нижнем Енисее.

лях макрофитов в районе г. Саяногорска (3018 км от устья) – до 3.9 тыс. экз./м² при биомассе 29 г/м². Ещё два пика плотности *Ph. viridis* также приурочены к Верхнему Енисею, но к нижнему плёсу – от плотины КрасГЭС до устья Ангары. Ближняя к плотине левобережная станция (2500 км от устья) характеризовалась относительно высокой скоростью течения и гравийным искусственным субстратом в прибрежье, здесь численность *Ph. viridis* достигала 1.4 тыс. экз./м² при биомассе 9 г/м². Следующий пик выявлен уже ниже г. Красноярска в районе д. Российка (2288 км) (рис. 1): наибольшая численность составила 1.1 тыс. экз./м² при биомассе 19.6 г/м² у левого берега, так же при высокой скорости течения, как и у плотины КрасГЭС. Менее всего заселён *Ph. viridis* участок Верхнего Енисея от д. Овсянка (выше г. Красноярска, 2482 км от устья) до впадения правобережного притока р. Кан (ниже г. Красноярска, 2356 км от устья). Здесь рачок присутствовал лишь в 40% проб, его численность не превышала 0.02 тыс. экз./м², а биомасса – 0.2 г/м².

В Среднем Енисее ниже устья Ангары встречаемость *Ph. viridis* составляла 50%, при этом динамика плотности характеризовалась несколькими плавными подъёмами, которые, однако, были существенно ниже, чем в Верхнем Енисее. Первый подъём приурочен к району г. Лесосибирска (2095 км от устья), второй – к устью р. Кас (1819 км), третий отмечен на участке от пос. Бор (ниже устья р. Подкаменной Тунгуски) до пос. Бахта (1553–1434 км) (рис. 1). Максимальные показатели численности и биомассы рачка (0.5 тыс. экз./м² и 11.7 г/м²) выявлены в районе о. Касовский (1819 км) на галечном грунте. В Нижнем Енисее в наших сборах обнаружен лишь единственный экземпляр *Ph. viridis*.

P. affinis – наиболее широко распространённый в низовьях Енисея представитель эстуарно-реликтового комплекса организмов, неолимнических эмигрантов из бассейна Ледовитого океана. Помимо Енисея, рачки населяют эстуарии и нижние участки северных и дальневосточных рек, солонатоводные районы вдоль побережья Аляски и Канады, Балтийс-

кое и Каспийское моря, многочисленные озёра на севере Евразии и Америки. Это широко эвригалинный вид, способный переносить резкие колебания солёности воды в широком диапазоне (от 1 до 20‰) [Филиппов, 2006]. Рачки являются типичными обитателями глубоководных местообитаний при температуре 4–5 °С и встречаются в массовом количестве в местах с пониженным содержанием растворённого кислорода в придонном слое воды (до 4 мг/л) [Березина, Максимов, 2016]. Этими и другими факторами определяется широкое распространение данного вида и его значительная роль в донных сообществах.

В наших сборах из низовья Енисея *P. affinis* встречалась в половине проб. Максимальная концентрация рачков отмечена в протоках дельты Охотская и Дерябинский Енисей среди Бреховских островов – численность достигала 3.8 тыс. экз./м², биомасса до 5 г/м². Наименьшая плотность зарегистрирована выше пос. Усть-Порт (331 км от устья) – в среднем 56 экз./м² при биомассе 0.12 г/м² (рис. 2).

Распределение амфипод на различных типах грунта. Факторы, влияющие на характер распределения гидробионтов в речной системе, ещё недостаточно изучены и, по-видимому, могут существенно отличаться в различных речных бассейнах. Однако общепризнано, что на распределение макробеспозвоночных в водотоке оказывают влияние такие абиотические факторы как скорость течения, температура воды, глубина водотока, размер частиц субстрата [Malmqvist, 2002]. Мы предприняли попытку выяснить особенности количественного распределения доминирующих амфипод (*G. fasciatus*, *Ph. viridis* и *P. affinis*) в зависимости от типа субстрата.

В Верхнем Енисее достаточное количество материала для статистической обработки удалось собрать лишь на верхнем плёсе (участок г. Саяногорск – г. Минусинск) (табл. 2). Грунты здесь преимущественно каменисто-галечные, в меньшей степени распространены биотопы заиленного песка. Кроме того, в русле реки активно развиваются сообщества макрофитов, в которых и концентрировалась основная масса амфипод. Численность и биомасса

Таблица 2. Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) доминирующих видов амфипод в Верхнем Енисее на разных типах грунта (участок г. Саяногорск – г. Минусинск) и при разной скорости течения (участок КрасГЭС – устье р. Ангара)

Виды амфипод	Камни, галька (n=10)	Заиленный песок (n=7)	Среди макрофитов (n=7)	$V_{\text{теч.}} < 1.0$ м/с (n=15)	$V_{\text{теч.}} > 1.0$ м/с (n=10)
<i>G. fasciatus</i>	$\frac{559 \pm 123}{1.93 \pm 0.40}$ ^{1 9}	$\frac{1212 \pm 292}{2.56 \pm 0.68}$ ^{2 10}	$\frac{12936 \pm 2335}{22.3 \pm 1.87}$ ^{3 11}	$\frac{1122 \pm 628}{1.82 \pm 0.92}$	$\frac{163 \pm 34}{0.68 \pm 0.21}$
<i>Ph. viridis</i>	$\frac{116 \pm 59}{3.28 \pm 1.86}$ ⁴	$\frac{24 \pm 11}{0.42 \pm 0.25}$ ⁵	$\frac{1617 \pm 998}{10.3 \pm 6.37}$ ⁶	$\frac{56 \pm 24}{0.46 \pm 0.20}$ ^{7 12}	$\frac{736 \pm 287}{8.48 \pm 4.04}$ ^{8 13}

Примечание: ¹⁻¹³ – различия статистически значимы между выборками по численности: 1–3, 2–3, 1–2, 4–6, 5–6, 7–8; по биомассе: 9–11, 10–11, 9–10, 12–13.

G. fasciatus в фитофильных сообществах статистически значимо увеличивались по сравнению с галечными и илисто-песчаными биотопами. Для *Ph. viridis* отмечена такая же закономерность, однако достоверность различий для биомассы статистически не подтверждена. Кроме того, выявлено, что численность *G. fasciatus* на заиленном песке достоверно выше, чем на каменисто-галечном грунте, который, напротив, оказался более предпочтителен для *Ph. viridis*. Однако законы распределения выборок для *Ph. viridis* тождественны.

Скорость течения является одним из существенных факторов, определяющих состав и распределение водных организмов в реке. Влияние его на гидробионтов выражается либо непосредственно воздействием водной струи, либо косвенно (распределение грунтов, количество взвешенных наносов, изменения в гидрхимии и термике и т.п.).

Объем собранного нами материала на нижнем плесе Верхнего Енисея (от плотины КрасГЭС до устья Ангары) позволяет оценить влияние скорости течения на распределение ам-

фипод (табл. 2). На данном участке распространены преимущественно галечные грунты с некоторой степенью заиливания в зависимости от скорости течения, которая по различным источникам колеблется от 0.5 до 2.0 м/с. Скорость течения свыше 1 м/с можно принять как «большую». Выявлено, что *G. fasciatus* предпочитает биотопы в условиях пониженного скоростного режима, тогда как *Ph. viridis*, напротив, концентрируется на высокоскоростных участках (табл. 2). Однако нулевая гипотеза о тождественности распределения выборок отвергнута только для *Ph. viridis*. Дисперсионный анализ показал, что для *Ph. viridis* скоростной режим статистически значимо объяснял 57% вариации данных по численности и 51% – по биомассе ($p < 0.05$).

В Среднем Енисее (ниже устья Ангары), по-прежнему, доминируют галечные грунты, но доля песка и заиливание грунта увеличиваются. Однородные песчаные грунты характеризовались наименьшей плотностью *G. fasciatus* (распределения выборок статистически различались), а *Ph. viridis* встречался лишь единично (табл. 3). Для обоих видов отмечено увели-

Таблица 3. Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) доминирующих видов амфипод на разных типах грунта в Среднем Енисее (устье р. Ангара – пос. Сургутиха)

Виды амфипод	Галька с песком (n=34)	Заиленная галька с песком (n=18)	Песок (n=18)	Среди макрофитов (n=22)	Без макрофитов (n=48)
<i>G. fasciatus</i>	$\frac{534 \pm 128}{1.81 \pm 0.43}$ ^{1 6}	$\frac{1105 \pm 505}{4.25 \pm 2.05}$ ^{2 7}	$\frac{94 \pm 58}{0.38 \pm 0.23}$ ^{3 8}	$\frac{1023 \pm 393}{3.48 \pm 1.36}$	$\frac{375 \pm 92}{1.35 \pm 0.35}$
<i>Ph. viridis</i>	$\frac{66 \pm 18}{0.94 \pm 0.30}$ ^{4 9}	$\frac{151 \pm 39}{2.29 \pm 0.75}$ ^{5 10}	Единично	$\frac{108 \pm 51}{1.58 \pm 0.98}$	$\frac{50 \pm 11}{0.71 \pm 0.17}$

Примечание: ¹⁻⁵ – различия статистически значимы между выборками по численности: 1–3, 2–3, 4–5; по биомассе: 6–8, 7–8, 9–10.

Таблица 4. Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) доминирующих видов амфипод на разных типах грунта в Нижнем Енисее (г. Дудинка – Бреховские о-ва)

Виды амфипод	Заиленный песок (n=35)	Ил (n=16)	Песок (n=8)	Среди макрофитов (n=11)	Без макрофитов (n=48)
<i>G. fasciatus</i>	$\frac{76 \pm 39}{0.26 \pm 0.14}$	Нет	Единично	$\frac{170 \pm 92}{0.52 \pm 0.34}$	$\frac{60 \pm 27}{0.22 \pm 0.1}$
<i>P. affinis</i>	$\frac{139 \pm 31}{0.30 \pm 0.08}$	$\frac{608 \pm 492}{0.70 \pm 0.55}$	Единично	$\frac{520 \pm 364}{0.68 \pm 0.33}$	$\frac{147 \pm 56}{0.26 \pm 0.07}$

чение численности и биомассы при смене типов грунта «песок – галька с песком – заиленная галька с песком». Как и в Верхнем Енисее, амфиподы предпочитали биотопы с высшей водной растительностью, однако достоверных различий между выборками «среди макрофитов» и «без макрофитов» не выявлено.

В низовье и дельте Енисея выделялись песчаные, илистые и песчано-илистые биотопы. Малопродуктивные однородные пески, как и на предыдущем участке реки, являлись не подходящим субстратом для развития амфипод, которые встречались здесь единично (табл. 4). *G. fasciatus* отсутствовал и на илистом грунте, освоив лишь заиленный песок и биотопы с макрофитами. Количество *P. affinis* на илистом

грунте, напротив, увеличивалось. Различия между выборками при сравнении численности и биомассы амфипод на различных типах грунта в низовье Енисея статистически не подтвердились.

Таким образом, для всех трёх исследованных видов амфипод отмечена тенденция к увеличению плотности в присутствии высшей водной растительности. Среди выделенных типов грунта *G. fasciatus* в большей степени предпочитает заиленные биотопы; *Ph. viridis*, напротив, склонен к обитанию на каменисто-галечных грунтах, омываемых быстрым течением. Дивергенция экологических ниш у *G. fasciatus* и *Ph. viridis* более явно прослеживается в Верхнем Енисее. *P. affinis* в низовье Енисея освоил илистые и песчано-илистые

Таблица 5. Коэффициенты детерминации (R^2) численности (N), биомассы (B) амфипод и факторов среды обитания на различных участках Енисея

Показатели	Тип грунта		Наличие макрофитов	
	R^2	p	R^2	p
Верхний Енисей (участок г. Саяногорск – г. Минусинск)				
<i>G. fasciatus</i> (N)	0.88	<0.001	0.82	<0.001
<i>Ph. viridis</i> (N)	0.46	0.033	0.41	0.014
<i>G. fasciatus</i> (B)	0.84	<0.001	0.83	<0.001
<i>Ph. viridis</i> (B)	0.22	0.263	0.14	0.185
Средний Енисей (устье р. Ангара – пос. Сургутиха)				
<i>G. fasciatus</i> (N)	0.27	<0.001	0.02	0.207
<i>Ph. viridis</i> (N)	0.33	<0.001	0.01	0.345
<i>G. fasciatus</i> (B)	0.26	<0.001	0.02	0.281
<i>Ph. viridis</i> (B)	0.34	<0.001	0.01	0.425
Нижний Енисей (г. Дудинка – Бреховские о-ва)				
<i>G. fasciatus</i> (N)	0.13	0.057	0.07	0.052
<i>P. affinis</i> (N)	0.22	0.004	0.001	0.863
<i>G. fasciatus</i> (B)	0.13	0.056	0.06	0.055
<i>P. affinis</i> (B)	0.22	0.003	0.004	0.648

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты детерминации ($p < 0.05$).

отложения. Достоверных различий в распределении рачков по разным берегам и глубинам не выявлено.

Дисперсионный анализ численности и биомассы *G. fasciatus* и *Ph. viridis* (табл. 5) показал, что тип грунта и наличие макрофитов объясняли максимальную долю вариации данных в Верхнем Енисее (участок г. Саяногорск – г. Минусинск) – более 80% численности и биомассы *G. fasciatus*, более 40% численности *Ph. viridis*. Ниже по течению статистически значимого влияния макрофитов на количество амфипод не зафиксировано, а типом грунта объяснялось не более 33% дисперсии.

G. fasciatus является наиболее изученным среди всех байкальских амфипод, поскольку он один из распространённых чужеродных видов в пресноводных экосистемах Евразии. Это эврибионтный вид, устойчивый к различным типам загрязнения. В частности, у енисейского *G. fasciatus*, в отличие от *Ph. viridis*, отмечено снижение объёма генерации свободных радикалов с возрастом, что указывает на более устойчивую антиоксидантную систему, позволяющую ему эффективнее справляться с неблагоприятными условиями среды обитания [Макарская и др., 2016]. Высокие адаптивные свойства *G. fasciatus* способствовали его успешной преднамеренной интродукции в 22 водоёмах в Европейской части России, на Урале, в Сибири и Казахстане с целью обогащения кормовой базы рыб [Yanygina, 2015]. *G. fasciatus* активно распространяется из мест вселения вверх и вниз по течению водотоков. В 1968–1971 гг. он был преднамеренно интродуцирован в Красноярское водохранилище, из которого спустился в Енисей от плотины и ниже, где сосуществует или слился с аборигенной популяцией [Камалтынов, 2009]. Недавно он впервые обнаружен нами в пресном озере Иткуль (Хакасия), где ранее отсутствовал, а в настоящее время сосуществует с *Gammarus lacustris* Sars [Андрианова и др., 2015].

Естественная среда обитания *G. fasciatus* – мелководное побережье оз. Байкал до 5 м, глубже встречается редко, максимума достигает от уреза до глубины 1 м, тяготеет к зарослям водной растительности [Тахтеев и др.,

2009]. В водоёмах-реципиентах смог заселить самые разнообразные биотопы. Например, в оз. Арахлей он характеризуется приуроченностью к песчаным грунтам, при этом успешно освоил и заросли макрофитов [Матафонов и др., 2006]. В Беловском водохранилище (бассейн р. Обь), напротив, обитает преимущественно на твёрдых субстратах (валунах, гальке, щебне в прибрежье); в зарослях макрофитов он встречается редко и не достигает высокой численности [Яныгина и др., 2009].

В Енисее В.Н. Грезе ещё в 1950-х гг. [Грезе, 1957] выявил приуроченность *G. fasciatus* к заиленной гальке в среднем и нижнем течении; но особенно высокую численность этот вид демонстрировал в дельте на илисто-песчаном грунте и на песке, часто среди растущих там рдестов. Однако в наших сборах чистые песчаные грунты в дельте оказались не заселены амфиподами (табл. 4). Для *Ph. viridis*, по-прежнему, сохраняется предпочтение галечно-каменистых грунтов, как это свойственно ему и в Байкале. У *P. affinis* В.Н. Грезе [1957] отмечал явную склонность к обитанию на илистых и илисто-песчаных грунтах, особенно в протоках дельты, что подтверждается и современными данными.

Дивергенция экологических ниш у *G. fasciatus* и *Ph. viridis* в Енисее ранее уже отмечалась другими авторами: *Ph. viridis* преимущественно распространён на грунте и более толерантен к низким температурам, *G. fasciatus* чаще встречается среди макрофитов и предпочитает хорошо прогреваемые участки реки [Пережилин, 2013]. При этом отмечено, что в макрофитах преобладают младшие возрастные группы амфипод. Согласно исследованиям А.И. Пережилина [2013], *Ph. viridis* является доминантом в гаммароценозе Енисея; однако работы велись лишь по одному створу в г. Красноярске, где *Ph. viridis* имел стойкое количественное преимущество перед гмелиноидесом. В наших сборах на плёсе от плотины КрасГЭС до устья Ангары *Ph. viridis* лишь в нескольких пробах численно превосходил *G. fasciatus* (рис. 1), на каменисто-галечном грунте при высокой скорости течения: ниже плотины КрасГЭС (2500 км от устья) и ниже г. Красноярска (д.

Российка, 2288 км). Доминирующее положение *G. fasciatus* подтверждается и многолетними регулярными исследованиями, которые проводятся в рамках мониторинга в сети Росгидромета на 4 станциях в районе г. Красноярска [Андрианова и др., 2014].

Плотность амфипод в различные периоды исследования. О распространении амфипод байкальского комплекса по всему течению Ангары и Енисея известно уже давно. Первый вид амфипод в р. Ангаре описал Pallas более 240 лет назад [Камалтынов, 2009]. Затем в 1874 г. Дыбовский Б. впервые зафиксировал присутствие байкальских амфипод в среднем течении Ангары [Камалтынов, 2009]. В 1929 г. Гурьянова Е.Ф. отмечала сильное влияние байкальской фауны уже на Енисей: «Ряд типичных байкальских форм, в том числе *G. fasciatus* и *Ph. viridis* проникает через Ангару в Енисей и расселяется по нему как вверх (до Красноярска по крайней мере), так и вниз по течению вплоть до дельты, заходя и в его притоки» [цит. по: Гурьянова, 1929]. Грезе В.Н. отмечал, что *G. fasciatus* и *Ph. viridis* – одни из наиболее распространённых в Енисее представителей байкальских амфипод, населяющих реку от Красноярска до губы включительно; однако на плёсе Красноярск – Ангара встречаемость этих рачков, видимо, была очень мала [Грезе, 1957]. Таким образом, основным вектором инвазии байкальских амфипод представляется саморасселение. Однако достоверно установить – когда и за какой срок произошло расширение границ их ареала в р. Енисей, не представляется возможным.

После зарегулирования р. Енисей плотной КрасГЭС установлен факт многократного увеличения плотности амфипод выше устья р. Ангары [Комлев, 1981; Гладышев, Москвичёва (Андрианова), 2002; Андрианова, 2013]. Так, до ввода в эксплуатацию КрасГЭС в 1950-х гг. *G. fasciatus* и *Ph. viridis* максимальной численности достигали в дельте Енисея: 304 и 6 экз./м², соответственно (табл. 6). В настоящее время численность байкальских амфипод в Енисее исчисляется сотнями и даже тысячами экземпляров на 1 м², причём они успешно освоили и Верхнее течение вплоть до Саяно-Шушенского водохранилища, где массово заселяют фитофильные биоценозы (табл. 1). Доля амфипод в зообентосе Енисея так же увеличилась. Если до зарегулирования биомасса рачков в Верхнем и Среднем Енисее в среднем не превышала 10.5%, то в настоящее время составляет 50%.

Однако в низовье Енисея количественные характеристики амфипод, по нашим данным, напротив, несколько ниже, чем в 1950-е годы [Грезе, 1957]. Ранее в дельте Енисея биомасса гаммарусов доходила до 6.2 г/м² в пелофильном биоценозе, составляя 60% биомассы всего бентоса. Согласно современным сведениям, амфиподы привносят всего 10% биомассы бентоса (менее 1 г/м²). Снизилась численность *P. affinis*, максимум развития которой раньше приходился на пелофильный биоценоз – 1.6 тыс. экз./м², тогда как в нашем исследовании – 0.8 тыс. экз./м² (табл. 4).

Предыдущие масштабные исследования зообентоса Енисея и, в частности, сообществ

Таблица 6. Численность (экз./м²) амфипод на разных грунтах в р. Енисей до ввода в эксплуатацию Красноярской ГЭС [Грезе, 1957]

Тип грунта	р. Ангара – р. Нижняя Тунгуска	р. Нижняя Тунгуска – г. Игарка	Дельта
<i>Gmelinoides fasciatus</i>			
Галька с наилком	1.4	1.2	Около 12
Песок	0.4	0.7	88
Илистый песок	–	–	304
Ил	–	–	26
<i>Philolimnogammarus viridis</i>			
Галька	2.4	0.6	6.0
Песок, илистый песок	0.05	0.5	1.0

Таблица 7. Численность (в числителе, экз./м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) амфипод в р. Енисей на участке от плотины КрасГЭС до устья р. Подкаменная Тунгуска в разные годы исследования

Годы исследований	Амфиподы	<i>G. fasciatus</i>	<i>Ph. viridis</i>
Плотина КрасГЭС – устье р. Ангара			
2001	$\frac{830 \pm 102}{5.81 \pm 0.85}$ (25)	$\frac{568 \pm 96}{1.66 \pm 0.28}$	$\frac{245 \pm 40}{3.90 \pm 0.81}$
	$\frac{962 \pm 311}{4.97 \pm 1.72}$ (35)	$\frac{705 \pm 311}{1.29 \pm 0.45}$	$\frac{177 \pm 76}{1.90 \pm 0.95}$
2016	$\frac{193 \pm 36}{0.76 \pm 0.17}$ (16)	$\frac{155 \pm 34}{0.31 \pm 0.10}$	$\frac{27 \pm 5}{0.33 \pm 0.10}$
	$\frac{791 \pm 154}{3.81 \pm 0.67}$ (41)	$\frac{615 \pm 134}{2.18 \pm 0.49}$	$\frac{59 \pm 15}{0.86 \pm 0.28}$
Устье р. Ангара – устье р. Подкаменная Тунгуска			
2001	$\frac{193 \pm 36}{0.76 \pm 0.17}$ (16)	$\frac{155 \pm 34}{0.31 \pm 0.10}$	$\frac{27 \pm 5}{0.33 \pm 0.10}$
	$\frac{791 \pm 154}{3.81 \pm 0.67}$ (41)	$\frac{615 \pm 134}{2.18 \pm 0.49}$	$\frac{59 \pm 15}{0.86 \pm 0.28}$
2016	$\frac{193 \pm 36}{0.76 \pm 0.17}$ (16)	$\frac{155 \pm 34}{0.31 \pm 0.10}$	$\frac{27 \pm 5}{0.33 \pm 0.10}$
	$\frac{791 \pm 154}{3.81 \pm 0.67}$ (41)	$\frac{615 \pm 134}{2.18 \pm 0.49}$	$\frac{59 \pm 15}{0.86 \pm 0.28}$

Примечание: в скобках – доля амфипод (%) в зообентосе.

амфипод, проводились нами в начале 2000-х гг. на участке от плотины КрасГЭС до устья р. Подкаменной Тунгуски [Гладышев, Москвичёва (Андрианова), 2002; Андрианова, 2013]. По прошествии 15 лет на плёсе КрасГЭС – Ангара количественные характеристики *G. fasciatus* и *Ph. viridis* существенно не изменились (табл. 7). Однако ниже устья Ангары плотность обоих видов статистически достоверно возросла, особенно *G. fasciatus* – в 4 раза численность и в 7 раз биомасса. Доля рачков в зообентосе так же увеличилась.

Геоинформационная веб-система. В настоящее время проблема инвазий чужеродных видов относится к одному из важных направлений фундаментальных и прикладных работ. Однако, информационная составляющая подобного рода исследований в нашей стране до сих пор остаётся недостаточно развитой. В России наблюдается явный недостаток в Интернет-ресурсах, посвящённых видам-вселенцам [Дгебуадзе и др., 2008].

На основе собственных данных экспедиционных исследований нами была сформирована геопространственная база данных с результатами наблюдений (рис. 3), которая размещена на геопортале ИВМ СО РАН в отдельном тематическом разделе [Геопортал ИВМ..., 2018a]. Геопортал предоставляет средства для визуализации и обработки геоданных, доступа к ним из сторонних прикладных программ на основе картографических веб-сервисов [Yakubailik et al, 2015]. Первоначальное наполнение геоинформационной системы составле-

но по материалам экспедиционных исследований, проведённых в начале 2000-х гг. на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Подкаменной Тунгуски [Андрианова, Якубайлик, 2016; Andrianova et al., 2016]. В настоящее время информационный ресурс пополнен современными сведениями о количественном распределении зообентоса, в том числе амфипод, на всём протяжении Енисея.

Разработанная геоинформационная база данных с результатами гидробиологического мониторинга доступна через стандартные программные веб-сервисы геопортала. Благодаря этим интерфейсам пользователям предоставляется возможность аналитической обработки и презентации данных гидробиологического мониторинга, экспорта в программы типа Microsoft Excel для дальнейшего анализа.

На основе подготовленных геопространственных данных по исходным географическим координатам была выполнена геопривязка точек наблюдений гидробиологического мониторинга к километровым отметкам вдоль фарватера р. Енисей, то есть сформирована «система координат реки». Использование такой системы координат выгодно отличается от исходной информации (координаты в градусах широты/долготы), так как даёт возможность оценки различных параметров вдоль течения реки, оставляя при этом возможность работы с исходными данными. Также был предложен и реализован новый механизм для отображения контекстной информации о выбранных объектах на карте – на основе шаблонов. Шаб-

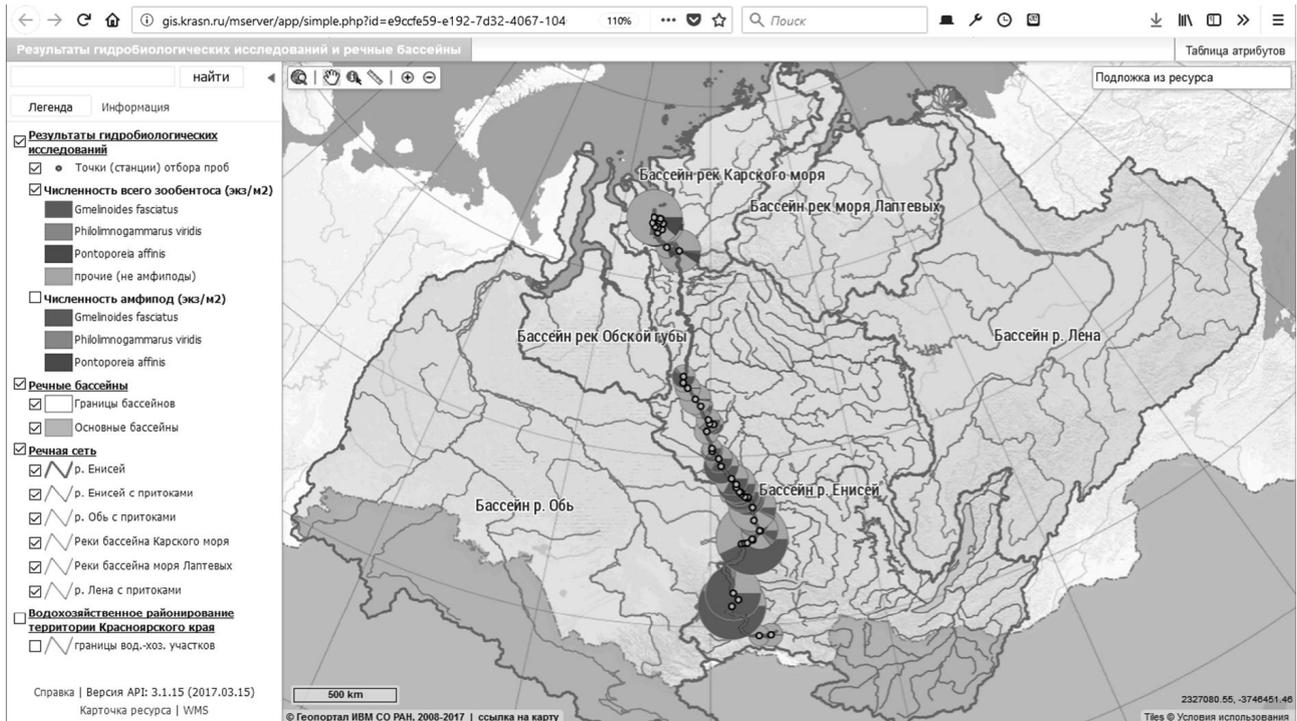


Рис. 3. Веб-интерфейс геопортала ИВМ СО РАН: речная сеть бассейна р. Енисей, точки отбора гидробиологических проб, результаты исследований [Геопортал ИВМ..., 2018а].

лоны позволяют гибко настраивать дизайн и содержание информационного всплывающего окна с данными о выбранном объекте карты: менять стилевое оформление – цвет, параметры шрифтов, и т.д., размещать фотографии, размещать на форме интерактивные элементы – меню, селекторы, и проч., запускать внешние скрипты для запросов к сторонним данным [Кадочников, Якубайлик, 2015].

В рамках рассматриваемого этапа исследований значительное внимание было уделено актуализации, систематизации и структуризации информации по гидрографии бассейна р. Енисей. Целесообразность и значимость этой работы обусловлена перспективами комплексного гидробиологического и гидрографического моделирования, использования методов пространственного анализа в геоинформационных системах.

С помощью программных средств ГИС был подготовлен набор мультимасштабных цифровых картографических данных по речной сети в ГИС-формате. Разработанные гидрографические данные – это не только слои с водными объектами (реки, озёра, и т.д.), но и гео-

пространственная информация специального типа – базы данных и слои ГИС, которые позволяют проводить разнообразный анализ и моделирование, визуализацию информации. Исходными данными стали сведения Государственного водного кадастра (водного реестра), разнообразные таблицы и справочники по характеристикам водных объектов из публично доступных открытых ресурсов, российские и зарубежные разномасштабные цифровые картографические данные по речной сети и водосборным территориям из различных источников. Список исходных геопространственных данных (растровые, векторные, цифровые модели рельефа), которые использовались при создании подложек для геоинформационной системы, расположен на странице лицензионного соглашения геопортала ИВМ СО РАН [Геопортал ИВМ..., 2018б].

На дальнейших этапах работ планируется привлечение методов геоинформационного моделирования. Геопозиционированная гидробиологическая информация может быть сопоставлена с другими элементами природной среды – растительным покровом, типами почв,

данными государственного экологического мониторинга по загрязнению территории, и проч. Речной бассейн в этом контексте становится системообразующим фактором. Изучение различных характеристик экосистемы на основе бассейнового принципа увязывает в одно целое разнообразные проявления биологической жизни на территории.

Заключение

В ходе проведённых экспедиционных исследований в р. Енисей выявлено 8 видов амфипод, из них два представителя нативной фауны (*P. affinis* и *Gammarus sp.*) и 6 эндемиков из оз. Байкал. На всём протяжении реки среди гаммарид количественно доминировал *G. fasciatus*, второе место занял *Ph. viridis*. Лишь в низовье и дельте Енисея лидирующие позиции перешли к *P. affinis* – представителю эстуарно-реликтового комплекса организмов. Байкальские эндемики наиболее активно заселили участок Верхнего Енисея ниже Саяно-Шушенского водохранилища в местах массового произрастания макрофитов.

Основным вектором распространения байкальских эндемиков в Енисее является саморасселение через р. Ангара, отмеченное исследователями ещё в XIX в. Для *G. fasciatus* дополнительным стимулом роста численности ниже и выше Красноярской ГЭС стала его преднамеренная интродукция в Красноярское водохранилище в конце 1960-х гг. с целью обогащения кормовой базы. Натурализации *Ph. viridis* на участке Верхнего Енисея способствовала, вероятно, случайная интродукция.

Особенности пространственного распределения амфипод связаны в том числе и с типом субстрата. Доминант *G. fasciatus* в большей степени предпочитает заиленные биотопы; субдоминант *Ph. viridis*, напротив, склонен к каменисто-галечным грунтам, омываемым быстрым течением. Дивергенция экологических ниш у *G. fasciatus* и *Ph. viridis* более очевидно прослеживается в Верхнем Енисее. В низовье Енисея *P. affinis* освоил илистые и песчано-илистые отложения. Для всех трёх исследованных видов амфипод отмечена тенденция к увеличению плотности в присут-

ствии высшей водной растительности. За последние 15 лет возросла плотность и доля рачков в зообентосе на участке Ангара – Подкаменная Тунгуска, особенно *G. fasciatus* – в 4 раза численность и в 7 раз биомасса.

Полученные результаты оформлены в виде геопространственной базы данных на геопортале, который предоставляет возможности визуализации гидробиологической информации в виде интерактивных тематических карт и имеет прямой доступ к данным через картографические веб-сервисы из современных ГИС. Создание геопространственной базы данных с результатами многолетних экспедиционных наблюдений, формирование связанного с ней специального программно-технологического обеспечения геоинформационной веб-системы для информационно-аналитического обеспечения гидробиологического мониторинга значительно расширяет возможности в анализе и представлении геоданных, формирует основу междисциплинарных исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований СО РАН «Междисциплинарные интеграционные исследования» на 2018–2020 гг., тема «Разработка методов и веб-ориентированных технологий тематической обработки мульти- и гиперспектральных данных дистанционного зондирования Земли в задачах экологического мониторинга и рационального природопользования» (гос. задание № 0356-2018-0055).

Литература

- Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник ТГУ. Биология. 2013. № 1(21). С. 74–88.
- Андрианова А.В., Апонасенко А.Д., Макарская Г.В., Постникова П.В., Пономарёва Ю.А., Тарских С.В. Структурные характеристики биологических сообществ экосистем озёр с различной степенью минерализации (Республика Хакасия) // Вода: химия и экология. 2015. № 12. С. 41–47.
- Андрианова А.В., Якубайлик О.Э. Геоинформационная веб-система для обеспечения гидробиологического мониторинга на примере зообентоса р. Енисей // Вычислительные технологии. 2016. Т. 21. № 1. С. 5–14.

- Андрианова А.В., Якубайлик О.Э., Шулепина С.П. Использование ГИС-технологий в анализе пространственно-временной динамики байкальских амфипод в р. Енисей // XI съезд гидробиологического общества при РАН. Красноярск, СФУ, 22–26 сентября 2014. Красноярск, 2014. С. 17–18.
- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала // Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1945. Т. 11. 440 с.
- Барбашова М.А., Малявин С.А., Курашов Е.А. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 16–23.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского Федерального университета. Биология. 2016. 4 (9). С. 409–426.
- Гадинов А.Н. Структура зообентоса нижнего бьефа р. Енисей до и после строительства плотины Красноярской ГЭС // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск: КНИИГиМС, 2007. Вып. 9. С. 106–108.
- Геопортал ИВМ СО РАН / Институт вычислительного моделирования СО РАН. Красноярск, 2018а // (<http://gis.krasn.ru/go/n5p8>). Проверено 15.08.2018.
- Геопортал ИВМ СО РАН / Институт вычислительного моделирования СО РАН. Красноярск, 2018б // (<http://gis.krasn.ru/blog/termsofuse>). Проверено 15.08.2018.
- Гладышев М.И., Москвичёва (Андрианова) А.В. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // ДАН. 2002. Т. 383. № 4. С. 568–570.
- Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М.: Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
- Гурьянова Е.Ф. К фауне Crustacea – Malacostraca устьев р. Енисей // Российский гидробиологический журнал. 1929. Т. 8. № 10–12. С. 285–298.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Ижевский С.С., Масляков В.Ю., Морозова О.В., Царевская Н.Г. Общая концепция создания проблемно-ориентированного интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 9–21.
- Задельнов В. А. Современное состояние популяций осетровых рыб (Acipenseridae) и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7, вып. 3. С. 287–291.
- Зуев И.В., Вышегородцев А.А., Чупров С.М., Злотник Д.В. Современный состав и распространение чужеродных видов рыб в водных объектах Красноярского края // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 28–38.
- Кадочников А.А., Якубайлик О.Э. Сервис-ориентированные веб-системы для обработки геопространственных данных // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Информационные технологии. 2015. Т. 13. № 1. С. 37–45.
- Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaridea) Ангары и Енисея // В кн.: Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2: Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. Новосибирск: Наука, 2009. С. 293–325.
- Комлев В.Г. Количественные изменения зообентоса р. Енисей на участке г. Красноярск – устье р. Ангары // В сб.: Круговорот вещества и энергии в водоёмах. Вып. 2: Элементы биотического круговорота. Тез. докл. к V Всесоюзному лимнологическому совещанию (2–4 сентября 1981 г., Лиственничное на Байкале). Иркутск, 1981. С. 138–139.
- Космаков, И.В., Петров В.М., Задельнов В.А. Воздействие изменения ледового режима Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки // Геориск. 2011. № 1. С. 32–36.
- Левадная Г.Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 286 с.
- Макарская Г.В., Андрианова А.В., Тарских С.В. Особенности антиоксидантной активности тканей у представителей реофильного зообентоса по результатам хемилюминесцентного анализа // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 23. № 5. С. 697–707.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М. Особенности экспансии *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) водоёмов Восточного Забайкалья (на примере озера Арахлей) // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13. № 5. С. 595–601.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб., 1995. Т. 2. 629 с.
- Пережилин А.И. Продукционная характеристика доминантов бентоценоза верхнего течения реки Енисей на участке «Дивногорск – Ангара»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2013. 18 с.
- Пономарёва Ю.А., Иванова Е.А. Соотношение живых и мёртвых клеток и размерная структура фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Сибирский экологический журнал. 2016. № 5. С. 706–717.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.
- Сороковикова Л.М., Башенхаева Н.В. Евтрофирование и качество воды Енисея // Водные ресурсы. 2000. Т. 27. № 4. С. 498–503.
- Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Матвеев А.Н. и др. Биота водоёмов Байкальской рифтовой зоны. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. 231 с.
- Филиппов А.А. Адаптивные способности бокоплова *Pontoporeia affinis* (Crustacea: Amphipoda) к изменению солёности среды // Биология моря. 2006. Т. 32. № 3. С. 229–231.
- Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю. Видывселенцы в биоценозе водоёма-охладителя Беловской

- ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 60–68.
- Andrianova A., Shaparev N., Yakubailik O. Geoinformation support and web technologies for problems of hydrobiological monitoring of Yenisei river // MATEC Web of Conferences 79, 01056 (2016). DOI: 10.1051/mateconf/20167901056.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 15–29.
- Gladyshev, Sushchik N.N., Shulepina S.P., Ageev A.V., Dubovskaya O.P., Kolmakova A.A., Kalachova G.S. Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature // River Res. Applic. 2016. 32. P. 1252–1263.
- Malmqvist B. Aquatic invertebrates in riverine landscape // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 679–694.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2014 // URL: <http://www.r-project.org>. Проверено 15.08.2018.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. 2015. Vol. 24. № 3. P. 335–370.
- Yakubailik O., Kadochnikov A., Tokarev A. Applied software tools and services for rapid Web GIS development // Informatics, Geoinformatics and Remote Sensing, Vol. I (SGEM 2015). 2015. Vol. 1. Is. 2. P. 487–496. DOI: 10.5593/SGEM2015/B21/S8.060.
- Yanygina L.V. Spatial distribution of *Gmelinoides fasciatus* Steb. in Thermally Polluted Water (Belovo Reservoir, Southwest Siberia) // Int. J. Environ. Res. 2015. Vol. 9(3). P. 877–884.

MODERN DATA ON THE SPACIOUS DISTRIBUTION OF THE BAIKAL AMPHIPODS IN THE ENISEY RIVER AND THEIR VISUALIZATION IN THE GEOINFORMATIONAL WEB-SYSTEM

© 2018 Andrianova A.V.^{a, b}, Yakubaylik O.E.^{a, c}, Shan'ko Y.V.^a

^a Institute of Computational Modeling of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036

^b Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, 660097

^c Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041

e-mail: andrav@icm.krasn.ru

The results of hydrobiological studies of expeditions, conducted in 2015–2016 in several zones of the Yenisei River from its head to the mouth, are presented. This work deals with the spatial dynamics of the amphipod community, in which the leading positions are occupied by invaders from Baikal. The invaders spread through the river Angara not only downstream, but also upstream the Yenisei. Eight species of amphipods were identified, and there were two representatives of native fauna (*Pontoporeia affinis* and *Gammarus sp.*) and six Baikal endemics among them. Throughout the river, *Gmelinoides fasciatus* dominated quantitatively among the gammarids, *Philolimnogammarus viridis* took the second place. Only in the lower reaches and in the delta of the Yenisei the leading positions were surrendered to *Pontoporeia affinis* – a representative of the estuary-relic complex of organisms. Baikal endemics populated actively the Upper Yenisei section below the Sayano-Shushensky hydroelectric power station (HPS), especially in the areas of massive macrophyte distribution. The main vector of Baikal endemics spreading in the Yenisei is self-colonization through the river Angara, noticed by researchers in the 19th century. For *G. fasciatus*, its intentional introduction into the Krasnoyarsk Reservoir in the late 1960s with the aim of increasing the food supply was an additional stimulus for the growth of the population below and above the Krasnoyarsk HPS. Naturalization of *Ph. viridis* in the Upper Yenisei section was probably contributed by an accidental introduction. There is a divergence of ecological niches in *G. fasciatus* and *Ph. viridis* in the Yenisei: the dominant prefers silty sand-and-shingle biotopes with a calm speed rate; the subdominant tends to prefer stony-pebble bottom washed by a rapid current. Over the last 15 years, the density and proportion of crustaceans in the zoobenthos have increased in the Angara – Podkamennaya Tunguska section. The results of hydrobiological studies have been designed in the form of geospatial database in the geoportal, which gives the possibility to visualize information as interactive thematic maps and which provides the direct access to data via web mapping services from the modern GIS software.

Key words: Yenisei River, invaders, Baikal endemics, amphipods, *Gmelinoides fasciatus*, *Philolimnogammarus viridis*, biotopes, spatial distribution, geographic informational system, geoportal.