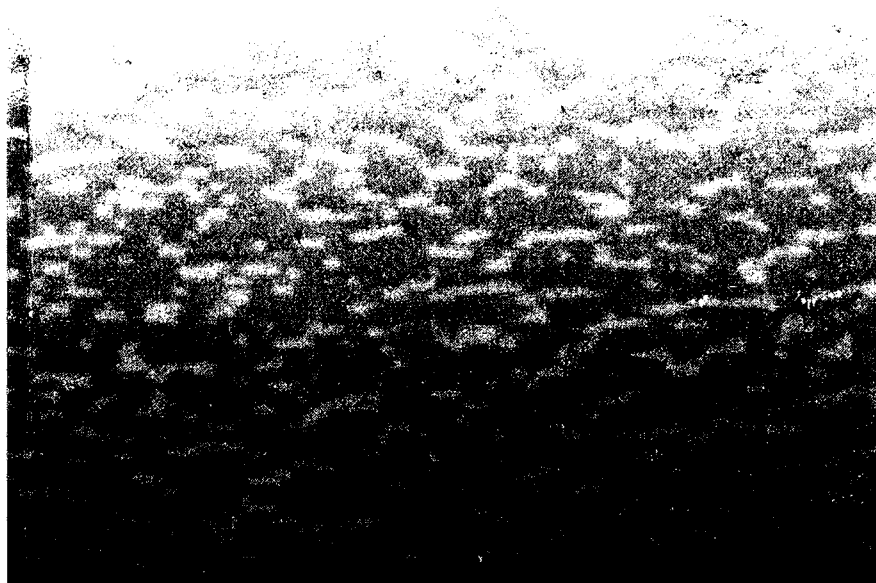


Ю.В. Герасимов, С.А. Поддубный

**РОЛЬ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО
РЕЖИМА В ФОРМИРОВАНИИ
СКОПЛЕНИЙ РЫБ
НА МЕЛКОВОДЬЯХ
РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ**



**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА**

Ю.В. Герасимов, С.А. Поддубный

**РОЛЬ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА
В ФОРМИРОВАНИИ СКОПЛЕНИЙ РЫБ
НА МЕЛКОВОДЬЯХ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ**

Ярославль 1999

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES I.D.PAPANIN INSTITUTE
OF BIOLOGY OF INLAND WATERS

Y.V.Gerasimov, S.A.Podlubny

The role of hydrological regime in formation of fish community
on the shallows of plainland reservoirs.

The Upper Volga reservoirs are taken in the book as an example of the influence of the hydrological regime on the distribution of the fish in the shallow zone. The main attention is paid to characteristic of hydrodynamic processes and their effects of the living conditions for fish. Reaction of fish to the level changes, wind agitation and currents is shown. The main trends are determined of the negative changes in the fish habitats as a result of the influence of the hydrological regime. A possible reconstruction of the perspective habitats with a purpose of preservation and increase of fish productivity in reservoirs is discussed. The response of hydrobionts to reconstruction of their habitats is also described

УДК 556.555+597-19(285.2)

ББК 47.2

Г 37

Герасимов Ю.В., Поддубный С.А..

Г37 Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ: Монография – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1999. – 172 с. - ISBN 5-230-18405-1

В книге на примере верхневолжских водохранилищ рассматривается гидрологический режим мелководной зоны и оценивается его роль в формировании мелководных скоплений рыб. Главное внимание уделяется характеристике гидродинамических процессов и их воздействию на условия жизнедеятельности рыб. Показана реакция рыб на колебания уровня, интенсивность ветрового волнения и течений. Определены основные тенденции негативных изменений местообитаний рыб в результате воздействия элементов гидрологического режима. Обсуждены возможные направления реконструкции перспективных местообитаний рыб в целях сохранения и повышения рыбопродуктивности водоемов. Охарактеризована реакция гидробионтов на реконструкцию их местообитаний.

Книга рассчитана на экологов, географов, гидробиологов, ихтиологов, специалистов рыбного хозяйства.

Табл. 59. Ил. 25. Библиогр. 150.

УДК 556.555+597-19(285.2)

ББК 47.2

Рецензенты: д-р. геогр. наук А.Б. Авакян, д-р. биол. наук Ю.С. Решетников

Книга подготовлена и издана при финансовой поддержке United States Agency for International Development/ International Research & Exchanges Board (USAID/IREX) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант 98-05-64740)
ISBN 5-230-18405-1

© Ярославский государственный технический университет, 1999

ВВЕДЕНИЕ

Мелководья водохранилищ - одно из основных звеньев водной экосистемы, вносящих существенный вклад в формирование ее продуктивности. Специфика положения мелководий в водоеме обуславливает и особенности протекания в их пределах гидрологических и гидробиологических процессов. Кроме того, мелководья являются своеобразной переходной зоной между наземной прибрежной и глубоководной частями водоема. Они первыми испытывают негативное воздействие как при нарушении хозяйственной деятельности человека на водосборе, так и при различных режимах эксплуатации водохранилищ.

Другим важным фактором, определяющим роль мелководий в функционировании экосистемы водоема является разнообразие типов мелководий и фактическое соотношение мелководной и глубоководной зон. В первом случае при наличии защищенных от гидродинамического воздействия водных пространств достигаются необходимые условия для формирования прибрежных продуктивных местообитаний гидробионтов, прежде всего рыб, а во втором - необходимые оптимальные условия для их нагула и зимовки.

В существующих водохранилищах мелководья, как правило, занимают крайне малую долю из-за проявления таких лимитирующих факторов, как прибрежные гидродинамические процессы, заболачивание и режим уровня, приводящего при его сработке к обсыханию больших площадей мелководий. Кроме того, соотношения площадей мелководной и глубоководной зоны также зачастую далеки от необходимых для полноценного функционирования рыбного сообщества водоема. Устранение же имеющих место отклонений в оптимальном функционировании сообщества возможно при разработке и осуществлении мероприятий экологического обустройства на различных уровнях: для всего водоема и прилегающей береговой территории, отдельных частей акватории водоема, отдельных перспективных местообитаний гидробионтов.

В настоящей монографии впервые дается попытка обобщения и анализа информации об основных элементах гидрологического режима (уровне и гидродинамике), а также о гидробиологическом режиме различных типов мелководий, позитивном и негативном влиянии этих элементов гидрологического режима на формирование и распределение мелководных скоплений рыб и

возможностях реконструкции мелководий в целях сохранения и повышения продуктивности равнинных водохранилищ. Вместе с тем, из-за объективной трудности, а зачастую, и невозможности методически отследить особенности распределения гидробионтов в зависимости от характера гидродинамических процессов, мы ограничились только анализом зависимостей между уловами рыб и параметрами уловного режима, а также интенсивностью ветрового волнения и скоростью ветровых течений.

Недостаток комплексной информации по большинству водохранилищ позволил авторам сконцентрировать внимание только на водохранилищах Верхней Волги (Иваньковском, Угличском и Рыбинском). Вместе с тем, даже среди этих водоемов, минимум гидрологической и гидробиологической информации приходится на Угличское водохранилище. Поэтому в рамках верхневолжских водохранилищ основное внимание будет уделено Рыбинскому водохранилищу. Рассмотрению подлежит только период открытой воды, отличающийся наибольшим разнообразием и активностью гидрологических и гидробиологических процессов.

В работе впервые даны практические рекомендации по реконструкции мелководных местообитаний водохранилищ и оценены его положительные последствия для функционирования экосистемы на примере Рыбинского водохранилища. Все предлагаемые конкретные мероприятия экологической реконструкции отдельных частей водоема основаны на разработанной А.Б. Авакяном (1994) концепции использования водных объектов, важнейшими составляющими которой являются теоретические положения акваториального районирования, планировки и обустройства водохранилищ, обуславливающие необходимость организации целенаправленного интенсивного использования отдельных участков акваторий и береговых зон водоемов в соответствии с их природными особенностями, характером и перспективами хозяйственного освоения, интенсивностью антропогенных воздействий.

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность А.Б. Авакяну, Ю.С. Решетникову и Ю.Г. Изюмову за ценные замечания в процессе подготовки рукописи, сотрудникам лаборатории экологии рыб и гидрологии С.Н. Надинову, Д.А. Новикову, Э.В. Суховой и М.А. Беляковой за помощь в обработке и техническом оформлении информации.

Глава 1. Гидрологический режим мелководной зоны водохранилищ

1.1. Определение понятия мелководной зоны

В настоящее время нет достаточно четкого определения понятия мелководной зоны водохранилищ. В гидрологии традиционно принято считать мелководьем ту часть акватории водоема, где начинается взаимодействие волн с дном – $H \leq 0.5\lambda$ (H – глубина, λ – длина волны) (Судольский, 1991; Распопов и др., 1990). Причем, ряд авторов допускают соотношения $H \leq 0.6\lambda$, $H \leq 0.65\lambda$ (Матарзин, Новосельский, 1983; Тимченко, 1990). В.Г. Виноградов (1978) считает, что граница мелководий может быть проведена по глубине в 1.5–2 раза превышающей высоту волны, т.е. глубине, где отмечается воздействие волн на дно. Другой подход основан на определении глубины на внешней границе прибрежной зоны по границе движения донных наносов (песка) под воздействием волнения (Фиалков, 1983). Применительно к Рыбинскому водохранилищу существуют несколько критериев выделения границы мелководной зоны: по границе захождения высшей водной растительности – 2.5–3 м от НПУ (Мордухай-Болтловской, 1976); глубине обычного годового понижения уровня – до 4 м (Бакастов, 1976); началу трансформации волн: в Главном плесе – 3 м, в речных плесах – 2 м (Курдин, 1976), с учетом средней многолетней обеспеченности уровня в 80 % – соответствие глубинам 1–3 м (Бакулин, 1968). Наконец, согласно Н.В. Буторину и С.М. Успенскому (1984), нижнюю границу мелководий для всех водохранилищ следует проводить по изобате 2 м без каких-либо четких обоснований.

Вместе с тем очевидно, что для изучения особенностей распределения и интенсивности воздействия гидродинамических факторов как на биотопы, так и заселяющих их гидробионтов на отдельных участках мелководья необходимо наметить его границу относительно НПУ и считать квазипостоянной в безледный период. Проведение же этой границы мелководий необходимо основывать на комплексном подходе с учетом ряда гидрологических и

гидробиологических показателей. К таким показателям можно отнести: глубину начала эрозии донных наносов волновыми потоками H_z , глубину распространения песков H_n , глубину распространения нижней границы высшей водной растительности H_p , глубину начала влияния максимальных орбитальных скоростей у дна в волновом потоке на биомассу бентоса H_b .

Для определения H_z нами рассчитывались параметры ветровых волн 1 %-й обеспеченности по 8 румбам ветра при скоростях 1 %- и 50 %-й обеспеченностей. Критерием начала эрозии дна служило отношение максимального удельного тангенциального напряжения на дне волнового потока к критическому тангенциальному напряжению при конкретном типе донных отложений, равное единице (методы расчета ветрового волнения тангенциальных напряжений будут приведены ниже). Значения H_n и H_p были заимствованы из опубликованных работ (Буторин и др., 1975, Законнов, 1995, Мордухай-Болтовской, 1976, Экзерцев и др., 1990). Для оценки значения H_b использовались данные распределения биомасс бентоса на глубинах 0,5–5 м на поперечном разрезе Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Щербина, 1993), которые сравнивались с рассчитанными максимальными донными орбитальными скоростями в волновых потоках. Границей начала влияния максимальных донных скоростей на бентос считалась глубина заметного уменьшения его биомассы. Проведенные расчеты показали, что для Рыбинского водохранилища значения H_n , H_p , H_b и H_z при скорости ветра 50 %-й обеспеченности близки между собой. При штормовых ветрах H_z увеличивается в 2 раза. Применительно к Ивановскому и Угличскому водохранилищам H_n и H_p изменяются от 2 до 3 м. Глубина начала эрозии дна при скорости ветра 50 %-й обеспеченности частично прослеживается на отметке 2, а в случае штормовых ветров – на 3–4 м (табл. 1.1). Следовательно, целесообразно принимать значение H_z , соответствующее в Рыбинском водохранилище скорости ветра 50 %-й обеспеченности, а в Ивановском и Угличском водохранилищах – 1 %-й.

При наблюдении этих условий глубина на границе мелководной зоны относительно НПУ на данном этапе исследований

может быть определена как среднее значение H_z , H_n , H_p и H_6 и для Рыбинского водохранилища составит 4, а для Иваньковского и Угличского водохранилищ – 3 м. Соответственно ширина мелководной зоны в Волжском плесе Рыбинского водохранилища будет изменяться от 0.3 до 2.8, в Моложском плесе – от 0.2 до 3.2, в Шекснинском плесе – от 0.2 до 5, в приплотинном участке – от 0.5 до 1.7, а в Главном плесе – от 0.6 до 5.7, а в Иваньковском и Угличском водохранилищах – от 0.3 до 0.8 км.

Таким образом, под мелководной зоной верхневолжских водохранилищ мы будем понимать полностью или частично осушаемую прибрежную зону, нижняя граница которой проходит по фиксированной относительно НПУ изобате, соответствующей для Рыбинского водохранилища 4 м, для Угличского и Иваньковского водохранилищ – 3 м.

Таблица 1.1. Параметры для определения границы мелководий в верхневолжских водохранилищах (прочерк – отсутствие данных)

H_i , м	Рыбинское	Иваньковское	Угличское
H_z	10/5*	3*/2	4*/2
H_n	4*	3*	3*
H_p	3*	2*	2*
H_6	3.5*	—	—
Среднее	4.1	2.7	3.0

* Данные, используемые при осреднении.

1.2. Элементы гидрологического режима мелководий

Гидрологический режим мелководной зоны водохранилищ проявляется в многолетних, сезонных и суточных изменениях: уровня, гидродинамики, ледовых явлений, температуры воды, количества и состава взвешенных веществ, состава и концентрации растворенных веществ. Среди перечисленных явлений и процессов, оказывающих существенное влияние на гидробионтов населяющих мелководья, можно выделить первые пять. Изменения гидрохимического режима и его воздействие на гидробионтов ве-

роятно целесообразно рассматривать только с позиций сбросов на мелководье загрязнителей бытового и промышленного происхождения.

Основное влияние на жизнедеятельность водных организмов мелководий в вегетационный период оказывают гидродинамические факторы, регулируемые гидрометеорологическим режимом и геоморфологическими особенностями водоема. В свою очередь, существенное воздействие на гидродинамику оказывает уровенный режим, зависящий также от гидрометеорологических факторов. Динамика вод является ключевым фактором в формировании режима взвесей, термического и гидрохимического режимов мелководной зоны (рис. 1.1).

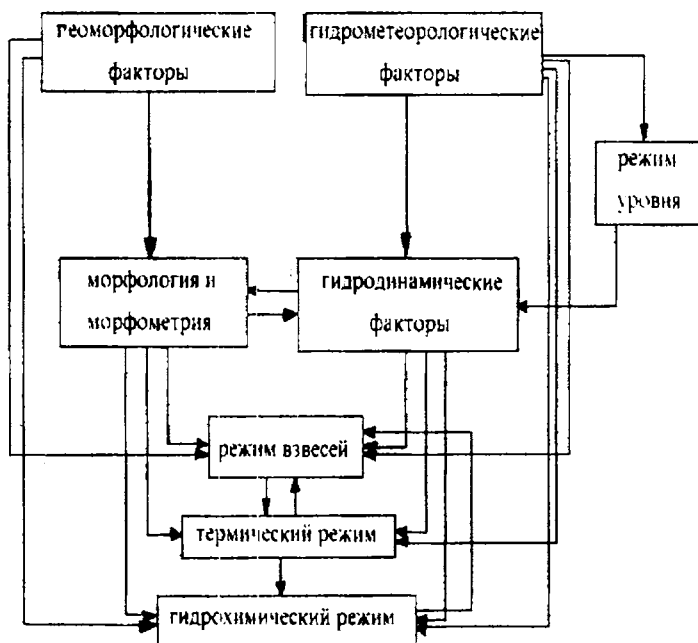


Рис. 1.1. Элементы гидрологического режима мелководий

В зоне прибрежного мелководья могут действовать ветровые волны, длинные волны (попусков, сгонно-нагонные, сейшевые), а также любые из формирующихся в водоемах видов течений: ветровые, стоковые, волновые, сейшевые, плотностные (Алексеевский, Михинов, 1991; Судольский, 1991). Типичные пространственно-временные характеристики основных динамических процессов на мелководье приведены в табл. 1.2.

Следует отметить, что степень влияния каждого из указанных гидродинамических факторов на гидробионтов, населяющих мелководья, существенным образом зависит от типа водоема, типа участка мелководий и степени проявления гидрометеорологического воздействия. На наш взгляд, наибольшее влияние на литораль водохранилищ в безледный период будут оказывать ветровое волнение, квазипостоянные ветровые и стоковые течения, вдольбереговые течения. Интенсивность воздействия этих типов движений, в свою очередь, будет тесным образом связана с колебаниями уровня водоемов. Указанные движения воды будут постоянно воздействовать на биоценозы мелководий, во многом определяя условия жизнедеятельности гидробионтов. Поэтому дальнейшее внимание сконцентрируется на характеристике типов мелководий, уровня и гидродинамического режимов, распределения в пределах мелководья зон преобладающего влияния гидродинамических факторов.

1.3. Типы мелководий водохранилищ

В настоящее время существует достаточно много классификационных схем мелководий водохранилищ. Вместе с тем, все имеющиеся схемы объединяет отсутствие комплекса классификационных признаков и выделение типов мелководий по одному или нескольким показателям, имеющим, по мнению того или иного автора, первостепенное значение. Наиболее полной, на наш взгляд, является классификация, предложенная С.М. Успенским (Буторин, Успенский, 1984), в основу которой положены ведущие процессы образования мелководий. В целом, согласно современным представлениям мелководья классифицируются:

Таблица 1.2. Типичные характеристики динамических процессов в прибрежной зоне водохранилищ

Процесс, явление	Горизонтальный размер, м	Вертикальный размер, м	Временной масштаб	Характерная скорость, м/с	Источник
Ветровые течения	10^3-10^4	до границы литорали	10 час – 5 сут.	0.1–0.2	Литвинов, 1977; Поддубный и др., 1996
Стоковые течения	10^3-10^4	до границы литорали	10 – 20 час	0.04–0.2	Гидрометеорологический режим., 1975; Поддубный и др., 1996
Вдольбереговые течения	10^2-10^4	до границы литорали	3 сут.	0.2–1	Филатова, 1972
Ветровые гравитационные волны	10–30	1–2	2 с	0.1	Гущин, 1968
Поверхностные стоячие волны-сейши	10^3-10^5	0.02–0.3	минуты – 5 час	0. ⁰³ –0.4	Гидрометеорологический режим .., 1975; Литвинов, 1977; Поддубный, 1991; Филатова, 1972
Слоно-нагонные колебания	10^5	1	1 час – 6 сут.	0.1–0.5	Гидрометеорологический режим .., 1975; Караушев, 1960
Волны попусков	10^5	1	11–20 час	10	Литвинов, 1968; Поддубный и др., 1996

– по процессам образования (абразионные, аккумулятивные, абразионно-аккумулятивные) (Буторин, Успенский, 1982; Виноградов, 1978);

– по положению в водоеме (прибрежные, открытых водных пространств) (Буторин, Успенский, 1982);

– по степени защищенности (защищенные, полузащищенные, открытые) (Буторин, Успенский, 1982; Мордухай-Болтовской, 1976);

– по уклону дна и поперечному профилю дна (приглубые, отмели: равномерные, вогнутые, выпуклые) (Буторин, Успенский, 1982; Виноградов, 1978, Фиалков, 1983);

– по морфометрии (вогнутые или выпуклые в плане) (Судольский, 1991);

– по характеру грунта (рыхлые несвязанные, мягкие связанные) (Буторин, Успенский, 1982; Виноградов, 1978).

В водохранилищах Верхней Волги встречаются все из перечисленных типов мелководий. Наиболее характерные участки открытой и защищенной литорали приведены на рис. 1.2.

Анализ показывает, что во всех предложенных схемах отсутствуют показатели, характеризующие гидродинамический режим участков мелководий, т.е. не учитывается один из важнейших факторов, обуславливающих функционирование экосистем литорали. Отсутствие в классификационных схемах гидродинамического элемента гидрологического режима связан с объективными трудностями получения детальной информации о динамике вод на конкретных участках литорали. Такой недостаток информации отмечен как для водохранилищ Верхней Волги, так и для большинства существующих водохранилищ.

В связи с этим, для дальнейшего описания особенностей изменения элементов гидрологического режима мелководной зоны на первом этапе мы ограничимся рассмотрением простой схемы типизаций мелководий, заключающейся в их разделении на защищенные и открытые мелководья.

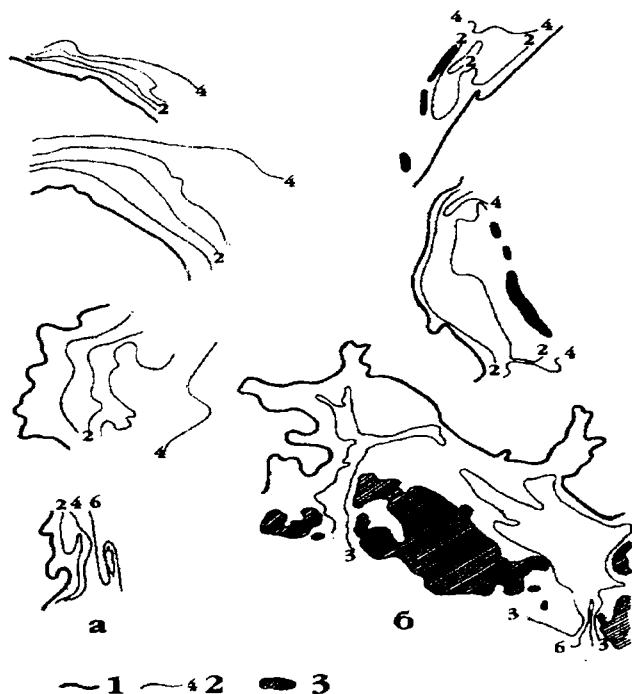


Рис. 1.2. Типовые мелководья водохранилищ Верхней Волги:
а – открытые, *б* – защищенные; 1 – береговая черта,
 2 – изобаты, 3 – острова

1.4. Колебания уровня

Изменение уровня верхневолжских водохранилищ в течение года зависит как от естественного поступления и расходования воды, так и от искусственного воздействия, оказываемого гидротехническими сооружениями. Водохранилища, заполняемые в период весеннего половодья, характеризуются отчетливо выраженным максимумом уровня весной и минимумом в период пред-

половодной сработки (Гидрометеорологический режим ..., 1975). Согласно Н.В. Буторину и С.М. Успенскому (1982), максимальная навигационная сработка для Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ может составлять 2.3, 2.3 и 2.5 м, а до горизонта мертвого объема – 4.5, 5.5 и 4.9 м соответственно (табл. 1.3).

В среднем многолетнем плане колебания средневзвешенного по акватории водохранилищ уровня более сглажены и предполоводная сработка уровня от максимального уровня наполнения для всех водоемов составляет ~ 3 – 3.3 м. Причем, к концу навигационного периода понижение уровня достигает на Иваньковском – 0.4, на Угличском – 0.27 и на Рыбинском водохранилищах – 1.5 м (рис. 1.3).

На фоне сезонных изменений уровня водохранилищ происходят его колебания, вызванные сгонно-нагонными явлениями ветрового происхождения, волнами попуска в результате неравномерной работы гидроузлов, сейшми. В первом случае общие перекосы уровня могут достигать на Иваньковском – 15–20, Угличском – 60–70 и Рыбинском водохранилище при сильных продолжительных ветрах одного направления – до 104 см. Во втором случае при прохождении волн попуска размах суточных колебаний в верхней мелководной части Угличского водохранилища достигает 25–30 см, а в нижней – 7–10 см. В Рыбинском водохранилище такие колебания, обусловленные сбросами воды через Угличский гидроузел, характерны в Волжском плесе водоема и могут изменяться в нижней его части от 7 до 30 см. В приплотинном участке водохранилища в момент резкого уменьшения расхода через Рыбинскую ГЭС происходит почти мгновенное повышение уровня, сопровождаемое отраженной волной, направленной в сторону открытого водоема. Размах колебаний уровня по мере удаления от гидроузла постепенно затухает и на посту Большая Луха составляет 2–7 см (Гидрометеорологический режим ..., 1975). Изменение уровня, обусловленное сейшми, достигает 3–4 см с периодом от нескольких минут до 3–4 часов.

**Таблица 1.3. Площади и объемы мелководий верхневолжских
водохранилищ при различных уровнях воды**

Параметры	Водохранилище		
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское
<u>НПУ, м БС</u>	124	113	101.81
Площадь, км ²	342	259	4550
Объем, км ³	1.159	1.295	25.42
Площадь мелководий, км ²	210	124	1847
Объем мелководий, км ³	0.678	0.574	14.42
<u>Максимальное понижение уровня при навигацион- ной сработке, м</u>	2.3	2.3	2.5
Площадь мелководий, км ²	32	22	672
Объем мелководий, км ³	0.113	0.106	4.65
<u>Понижение уровня зимней сработки до мертвого объема, м</u>	4.5	5.5	4.9
Площадь мелководий, км ²	—	—	—
Объем мелководий, км ³	—	—	—
<u>Понижение среднего многолетнего уровня при навигационной сработке, м</u>	0.4	0.27	1.50
Площадь мелководий, км ²	170	111	1122
Объем мелководий, км ³	0.558	0.511	8.25
<u>Понижение среднего многолетнего уровня при зимней сработке, м</u>	3.32	2.98	3.30
Площадь мелководий, км ²	—	0.6	313
Объем мелководий, км ³	—	0.003	1.38

Примечание. Кривые площадей и объемов в зависимости от уровня воды заимствованы для Иваньковского и Угличского водохранилищ и (Гидрометеорологический режим ..., 1975) для Рыбинского водохранилища – из (Бакулин, 1968).

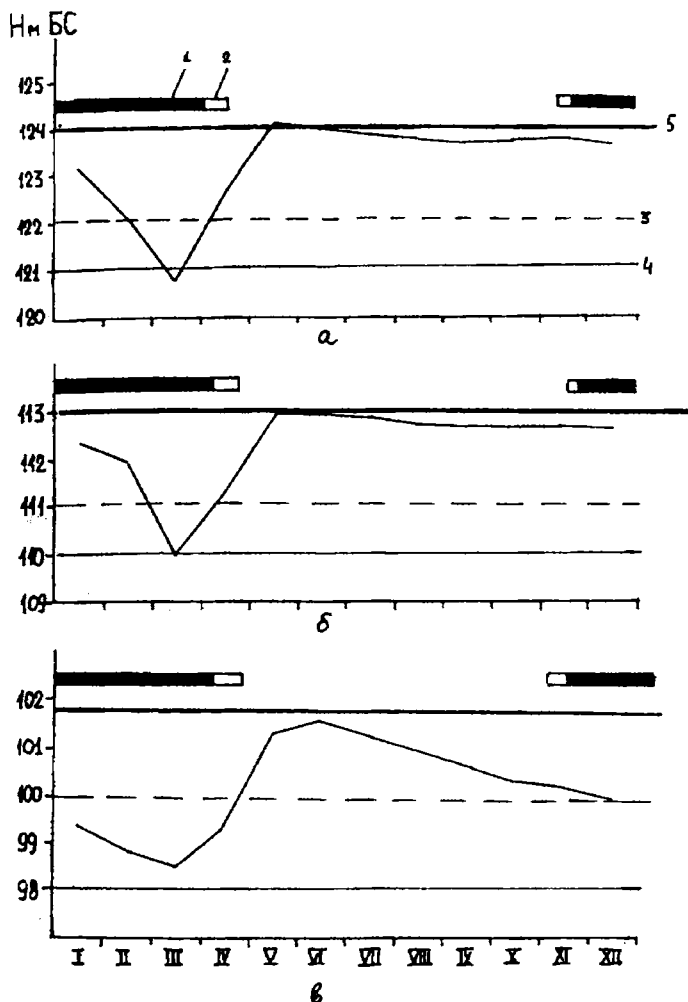


Рис. 1.3. Типовые графики средних многолетних колебаний уровня верхневолжских водохранилищ:
 а – Иваньковское, б – Угличское, в – Рыбинское;
 1 – постоянный ледостав, 2 – фаза образования (разрушения) льда, 3 – средняя глубина защищенных мелководий, 4 – нижняя граница мелководий, 5 – НПУ

1.5. Ветровое волнение

Наиболее существенное воздействие на дно мелководий в водохранилищах оказывают 2 вида волнения – ветровые и судовые волны. Влияние ветрового волнения в наибольшей степени проявляется на открытых участках мелководий озеровидных частей водохранилищ, а судовых волн – на суженных участках при прохождении судового хода вблизи берегов (Буторин и др., 1975).

При расчетах волновых характеристик в пределах мелководной зоны выделяют следующие подзоны: прибойную – с $H_{кр} > H$ (H – глубина; $H_{кр}$ – критическая глубина начала разрушения волн); приурезовую, где разрушающиеся волны переходят в поток наката, периодически набегающий на пляж (Распопов и др., 1990; Судольский, 1991).

К основным динамическим параметрам, характеризующим степень воздействия волнения на мелководье, относятся максимальные донные скорости в волновом потоке, глубины начала размыва донных отложений определенной крупности и режимные энергетические показатели (суммарная энергия и ее равнодействующая).

Изучение распределения параметров ветровых волн (высоты, длины, периода) проводилось с использованием расчетных методов А.П. Браславского (1961), Н.А. Лабзовского (1976) и СНиП (1983), каждый из которых верифицировался по данным измерения высот волн 1 % обеспеченности волномерными вехами и волномерами при установившемся волнении за период с 1955 по 1967 гг. в южной части Рыбинского водохранилища и приплотинном участке Иваньковского водохранилища (рис. 1.4). В результате было выявлено, что высоты волн, вычисленные по указанным выше методам близки к измеренным при расхождении их средних значений, не превышающих погрешность приборов (табл. 1.4). В связи с этим при дальнейших расчетах был выбран метод Н.А. Лабзовского как наиболее удобный для программирования.

Максимальные орбитальные скорости у дна в соответствии с линейной теорией Стокса вычислялись по формуле (Алексеевский, Михинов, 1991):

$$U_m = \pi h_b / Tshkh, \quad (1)$$

где $k = 2\pi/\lambda$; h_b , T – соответственно высота и период поверхностных волн.



Рис. 1.4. Положение станций гидрологических наблюдений:
а – на Рыбинском, *б* – на Иваньковском водохранилищах;
 1 – волномерные посты, 2 – станции измерения параметров течений,
 3 – острова

Согласно литературным данным (Зиминова, Курдин, 1968), а также в результате проведенных расчетов выявлено, что в Главном плесе Рыбинского водохранилища при разгоне до 60 км высота волн 1 % обеспеченности на подходе к мелководью (глубины ~ 4 м) составляет 1.5–1.7 м при скорости ветра 15 м/с и до 2–2.5 м – при скорости ветра 20 м/с. Глубина начала разрушения волн (граница прибойной зоны), определяемая по критерию $H_{кр} \approx 1.3 h_b$ (Караушев, Шварцман, 1989), лежит в диапазоне 1.5–3 м. На участках литорали шириной 2–5 км со средними глубинами ~ 2 м и

уклонами дна ~ 0.001 максимальные донные скорости при штормах составляют 30–40, а в отдельных случаях могут увеличиваться до 60–80 см/с.

Таблица 1.4. Фактические и рассчитанные высоты ветровых волн в Рыбинском и Ивановском водохранилищах

Характеристика	Водохранилище	
	Рыбинское	Иваньковское
Глубина в пункте измерений, м	3–6	5–9
Число членов ряда	174	21
Пределы измерения высоты волн, м:		
фактических	0.5–1.7	0.2–0.8
рассчитанных по методам:		
А.П. Браславского	0.55–1.7	0.2–1.0
Н.А. Лабзовского	0.45–1.6	0.2–0.95
СниП	0.55–1.55	0.25–1.1
Средняя высота волн, м		
фактическая	0.9	0.35
рассчитанная по методам:		
А.П. Браславского	0.9	0.4
Н.А. Лабзовского	0.9	0.3
СниП	0.9	0.35
Абсолютная погрешность приборов, м	0.05	0.05

В речных плесах водохранилища высота волн 1 % обеспеченности на границе мелководья достигает 0.8–1 м и соответственно $H_{кр}$ – 1–1.3 м. Максимальные донные скорости не превышают 20 см/с. В приплотинных участках Углицкого и Ивановского водохранилищ параметры и динамические характеристики ветрового волнения аналогичны наблюдаемым в речных плесах Рыбинского водохранилища.

При превышении максимальной донной скорости в волновом потоке критической скорости увлечения наносов (как правило ≥ 20 см/с) происходит перемещение и перераспределение последних в пределах мелководной зоны и вынос их в глубоководную зону. В результате постоянно действующего в безледный период процесса эрозии дна ветровым волнением за период с 1955 по 1992 гг. в верхневолжских водохранилищах произошло увеличение на 35–39 % площади, занятой песками с продвижением нижней границы их распространения на более глубокие участки (Законнов, 1995).

Необходимо отметить, что важным фактором, определяющим характер волн в литоральной зоне, является рефракция волн, перераспределяющая волновую энергию и вызывающая изменение высот волн и волновых скоростей. Следствием рефракции может выступать горизонтальное перемещение воды в виде циркуляционных ячеек или вихрей, размеры которых обычно ограничиваются пределами прибойной зоны (Леонтьев, 1987)

Проведенное сравнение расчетов высоты штормовых волн с учетом рефракции и без учета таковой на полигоне в Волжском плесе Рыбинского водохранилища показало, что в первом случае высота волн может быть больше в 1.2–1.6 раза, чем во втором. Вместе с тем, поскольку основные исследования параметров волнового режима проводятся для скоростей ветра 50 % обеспеченности, фактор рефракции, играющий незначительную роль при таких скоростях ветра, в дальнейшем учитываться не будет.

Рассмотренные выше параметры характеризуют динамические процессы без учета времени их действия. Для описания волнения нужен показатель, учитывающий как мощность, так и частоту явления, т.к. из-за непостоянства ветрового воздействия оно имеет высокий уровень изменчивости. Такими свойствами обладают энергетические методы определения волнового режима. Энергетический метод позволяет оценить общую энергию волновых движений в каком-либо районе водоема независимо от их направления. Расчет энергетических характеристик производится по формуле (Распопов и др., 1990);

$$E = \sum_{i=1}^m e_i, \quad \text{где } e_i = \int gh^2 \lambda b n / 8 T dt, \quad i = 1, \dots, m, \quad (2)$$

где ρ – плотность воды; g – ускорение силы тяжести; b – ширина фронта волны; n , сут. – продолжительность волнения; m – число румбов ветра.

Вычисленная по этому методу суммарная энергия волн за изучаемый период времени в точке на границе глубоководной и мелководной зон диссипирует при их дальнейшем распространении в мелководной и прибойной зонах.

Наибольшей неоднородностью волновой энергии отличается Рыбинское водохранилище. В его Главном плесе в зависимости от величин разгонов волн их суммарная энергия на глубинах ~ 4 м изменяется от 6 до 20 МДж/м. В речных плесах вследствие уменьшения разгонов энергия волн не превышает 8 МДж/м, а минимальные ее значения составляют 2 МДж/м. В Угличском и Ивановском водохранилищах, во многом схожих по морфологическим и морфометрическим показателям с речными плесами Рыбинского водохранилища, суммарная энергия волн невелика и изменяется на глубинах ~ 3 м от 0,2, в узких речных участках, до 1,5 МДж/м - в более широких озеровидных частях водоемов.

Защищенность грядами естественных островов участков литорали водохранилищ способствует существенному ограничению проявления волновых динамических процессов или полному их подавлению. В пределах защищенных мелководий верхневолжских водохранилищ со средними глубинами 1,5–2 м расчетная высота волны при штормовых ветрах не превышает 0,5 м, а на входе в мелководье 0,8–1 м. Максимальные донные скорости в среднем составляют 12–16 см/с. Суммарная волновая энергия достигает 0,2–0,5 МДж/м. На акватории защищенных мелководий с глубинами ~ 1 м и менее формирование волнения может быть полностью подавлено из-за зарастаемости участков высшей водной растительностью и, следовательно, малого количества или полного отсутствия открытых водных пространств.

1.6. Течения

В настоящее время исследования гидродинамического режима местообитаний гидробионтов в мелководной зоне водохранилищ приобретают крайне важное значение. Интенсивное воздействие таких динамических процессов, как ветровых волн и течений, заболачивание, сезонная сработка уровня, загрязнение, приводят к существенному дефициту продуктивных биотопов мелководий. Поэтому разработка мероприятий по улучшению биопродукционного потенциала мелководий посредством реконструкции, а также оценка роли мелководий в формировании общей продуктивности экосистемы невозможны без знания особенностей их гидродинамического режима и, прежде всего, структуры течений.

Изучение пространственно–временной изменчивости течений на разнотипных участках мелководной зоны проводилось на примере Волжского плеса Рыбинского водохранилища, Угличского и Ивановского водохранилищ в 1988–1998 гг. с использованием методов натурных наблюдений и математического моделирования. Основное внимание уделялось ветровым и стоковым течениям, особенностям их взаимодействия в пределах мелководной зоны при различных гидрометеорологических условиях (табл.1.5.). Рассматривались два типа местообитаний гидробионтов: открытые и защищенные мелководья.

Течения открытых мелководий

Согласно современным представлениям в прибрежной зоне внутренних водоемов выделяются следующие основные типы течений: от внешней границы до линии начала разрушения волн преобладают ветровые или дрейфовые, ближе к берегу – волновые, образующиеся в результате трансформации энергии волн, в местах впадения в водоем различных притоков – стоковые, распространение которых связано с интенсивностью проявления волновых и ветровых течений (Фиалков, 1983).

В речных плесах верхневолжских водохранилищ структура течений мелководий обуславливается взаимодействием волновых,

Таблица 1.5. Гидрометеорологические ситуации при проведении исследований течений в мелководной зоне верхневолжских водохранилищ

Водохранилище	Ситуации		
	Направление ветра, град.	Скорость ветра, м/с	Расход по р. Волге, м ³ /с
Открытые мелководья Рыбинское	360, 90, 135, 270	2–5, 8–10	200–1000
Угличское	360	5	~850
Иваньковское	337	5	~900
Защищенные мелководья Рыбинское	330–360, 225, 250–270	1–5	600–900
Угличское	360	5	~850
Иваньковское	300, 30	5	~900

ветровых и стоковых течений. Причем, первые из указанных в наибольшей степени проявляются только в прибойной зоне при штормовых ветрах. На основе обобщения данных съемок течений при различных ситуациях выявлены следующие особенности структуры течений мелководной зоны.

При ветрах, действующих в направлении противоположном направлению стокового переноса воды со скоростью 2–3 м/с и расходах по затопленному руслу р. Волги ≥ 400 м³/с над право- и левобережным отмелым мелководьем с равномерным уклоном дна формируется *ветровое течение*, распространяющееся до глубины ~ 1 м. В поверхностном слое влияние ветра прослеживается до русловой зоны и проявляется в отклонении вектора скорости в сторону берега (рис. 1.5, а). С увеличением скорости ветра до 5–6 м/с в прибрежье ветровое течение проникает до глубины 2–4 м (рис. 1.5, б–г), а при штормовом ветре (> 8 м/с) – занимает всю толщу воды до глубины 4 м. В летне-осеннюю межень с расходами по р. Волге ~200 м³/с ветровое течение занимает все мелководье уже при ветре 5 м/с.

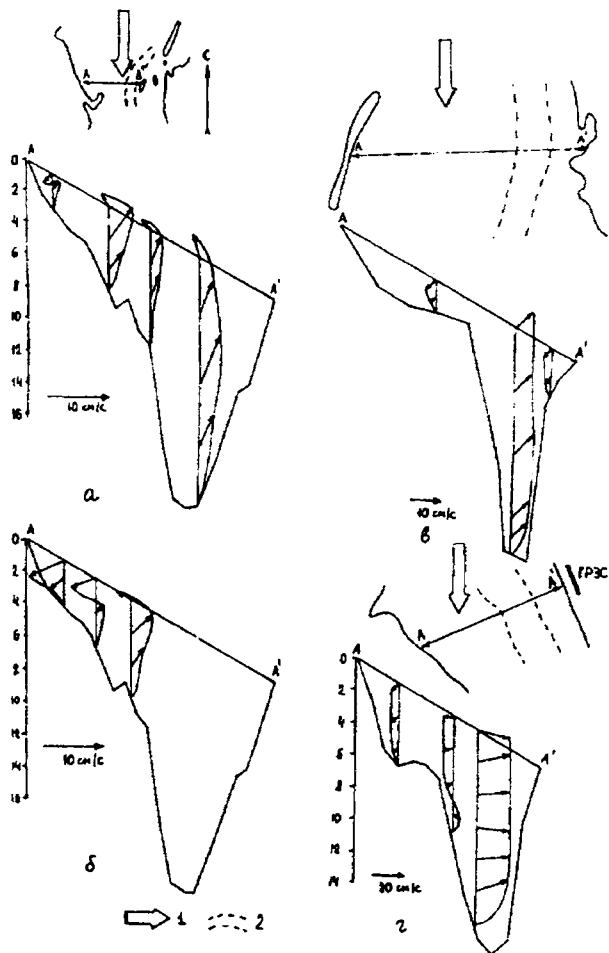


Рис.1.5. Направление течения на вертикалях в пределах открытых мелководий верхневолжских водохранилищ:
а – в Волжском плесе Рыбинского водохранилища при ветре 360° 2 м/с,
б – там же при ветре 360° 5 м/с, **в** – в Угличском водохранилище (район впадения реки Нерль) при ветре 360° 5 м/с, **г** – в Ивановском водохранилище (район Канаковской ГРЭС) при ветре 360° 5 м/с;
 1 – направление ветра, 2 – русло р. Волги

Скорости течений в зависимости от гидрометеорологических условий изменяются в поверхностном слое от 4 до 30, на горизонтах 1 м – от 1 до 20, 2 м – от 1 до 20, 4 м – от 3 до 15 см/с соответственно. Вместе с тем очевидно, что детально охарактеризовать формируемый ветром и волнами скоростной режим мелководной зоны посредством натурных измерений, задача трудновыполнимая, а зачастую и нереальная. В связи с этим, для оперативного и надежного получения данных о скорости течения на мелководье необходимы соответствующие расчетные зависимости. Достаточно полную характеристику скоростного режима, на наш взгляд, может дать средняя на вертикали скорость течения, расчетные формулы которой, заимствованные из работы А.С. Судольского (1991), имеют вид:

$$V=2.5 \cdot 10^{-2}(W\lambda/H)^{1/2}, \quad (3)$$

$$V=2.5 \cdot 10^{-2}(W\lambda/H)^{1/2} \sin \alpha_w, \quad (4)$$

где W – скорость ветра на высоте 10 м, α_w – угол между направлением ветра и нормалью к линии берега.

Проверка формул (3, 4) осуществлялась по данным многосточных регистраций скорости и направления течения на автономных буйковых станциях (АБС) в весенне–летний период 1975–1992 гг. в Волжском плесе и южной части Главного плеса Рыбинского водохранилища (см. рис. 1.4). При этом выбирались АБС с глубиной установки приборов (БПВ–2р, АЦИТ) $Z = 0.58H$, на которой согласно А.С. Судольскому (1991) измеренная скорость течения должна была отражать ее среднюю на вертикали величину. Кроме того, из исходных рядов выбирались значения скорости течения, соответствующие условиям установившегося ветрового воздействия.

Критерием сходства измеренных и рассчитанных средних на вертикали скоростей ветровых течений служили абсолютные погрешности измерительных приборов (Остроухов, Шамраев, 1981). В результате верификации формул (3) и (4) было выявлено, что зависимость (3) в лучшей степени описывает среднюю на вертикали скорость течения с ошибкой, не превышающей погрешность приборов (табл. 1.6).

Расчеты по формуле (3) позволяют получить скоростные характеристики течений в любой точке мелководной зоны без привлечения труднодоступной информации. Проведенные вычисления для верхневолжских водохранилищ показывают, что при средних по силе ветрах средние на вертикали скорости ветрового течения в пределах мелководья до глубин 3–4 м изменяются от 6 до 8 см/с, а в случае штормовых ветров увеличиваются до 16–18 см/с.

При ветрах, действующих в направлении стокового переноса воды, скоростью 1–2 м/с, или в штилевых условиях в пределах мелководья преобладает *стоковое течение*. С усилением ветрового воздействия на мелководье формируются одноподправленные по глубине *суммарные стоковые и ветровые течения*.

Поскольку повторяемость штилей за безледный период невелика (5–6 % для Рыбинского и 7–8 % – для Угличского и Ивановского водохранилищ), зафиксировать в чистом виде стоковые течения достаточно трудно. Вместе с тем, использование методов математического моделирования и, в частности, стационарной гидродинамической модели однородного водоема, учитывающей поле ветра, приток в водоем и сток из него, рельеф дна, позволяет с достаточной степенью точности восполнить этот пробел. Подробное описание исходных уравнений модели приведено в работе А.И. Фельзенбаума (1960), а метод численной реализации – в «Рекомендациях по расчету течений в шельфовой зоне морей» (1979). Проведенные верификационные расчеты по данной модели для Волжского плеса Рыбинского водохранилища при фактических расходах воды и близких к штилевым ветровым условиям показали, что на глубинах 2–4 м среднее расхождение между фактическими и модельными скоростями течения составляет 2 см/с и не превышает точности измерения скорости приборами БПВ–2р и АЦИТ. Среднее расхождение по направлению достигает 5 град. Таким образом, модель может вполне удовлетворительно описывать характер стоковых течений в мелководной зоне водохранилищ (табл. 1.6).

**Таблица 1.6. Фактические и рассчитанные скорости течений
на участках открытых мелководий Рыбинского водохранилища**

Характеристика	Ветровое течение	Стоковое течение	
	ст.1	ст.4	ст. 1-3
Глубина станции, м	3	6	3-6
Относительная глубина положения прибора	0.54	0.6	—
Число членов ряда	342	34	34
Пределы изменений скорости, см/с:			
фактической	4-14	4-11	2-15
рассчитанной по формулам:			
(3)	5-13	3-14	—
(4)	5-13	0-9	—
гидродинамической модели	—	—	1-11
Средняя скорость, см/с:			
фактическая	7	5	7
рассчитанная по формулам:			
(3)	9	5	—
(4)	9	3	—
гидродинамической модели	—	—	5
Абсолютная погрешность приборов, см/с	3	3	3

В результате модельных расчетов на примере выбранного участка Волжского плеса Рыбинского водохранилища при поступающих в его створ расходах воды 50, 10 и 1 % обеспеченности (400, 1000 и 2000 м³/с соответственно) выявлены следующие закономерности пространственной изменчивости стоковых течений. От кромки русла к берегу скорость течения постепенно убывает. При расходах 50 % обеспеченности средняя от поверхности до дна и по ширине мелководной зоны до глубин 3-4 м скорость течения составляет 2 см/с, при расходах 10 % обеспеченности — увеличи-

вается вдвое, а при расходах 1 % обеспеченности возрастает в 3.5–4 раза (рис. 1.6, а).

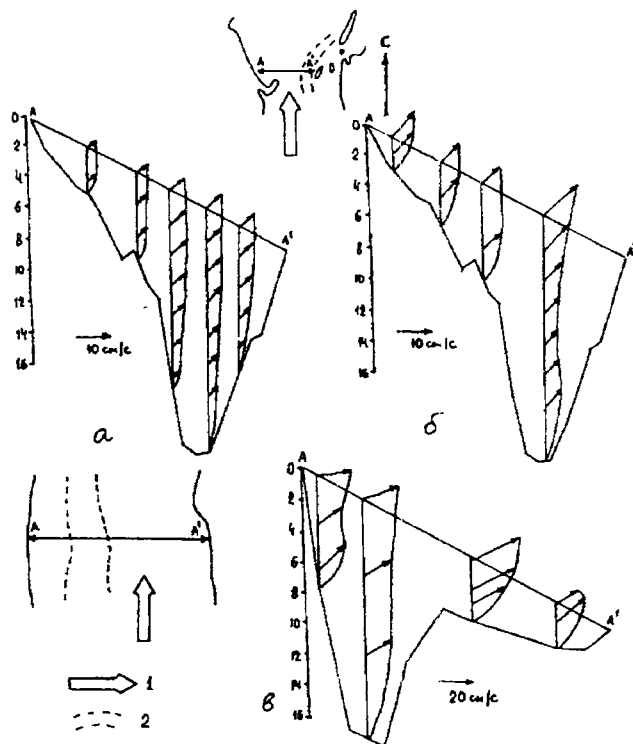


Рис. 1.6. Направление течения на вертикалях в пределах открытого мелководья в Волжском плесе Рыбинского водохранилища:

а – в штилевых условиях, б – при ветре 180° 2 м/с, в – при ветре 180° 5 м/с; 1 – направление ветра, 2 – русло р. Волги

В случае дополнительного ветрового воздействия средние скорости суммарных течений достигают ~ 15 см/с, т.е. в зависимо-

сти от величины расхода воды вклад ветрового течения в суммарное может изменяться от 55 до 75 % (рис. 1.6, б, в).

Менее изученной остается структура течений открытых мелководий озеровидных плесов водохранилищ и, в частности, Главного плеса Рыбинского водохранилища. Вместе с тем, согласно А.С. Судольскому (1991) на участках мелководий в зависимости от ветровой ситуации и волнения могут быть выделены следующие обобщенные типичные схемы *ветровой циркуляции воды*.

1. Ветер действует по нормали к берегу: а) при слабых ветрах формируется двухслойная по вертикали структура – в верхних слоях перенос воды осуществляется к берегу, в нижних – компенсационный перенос от берега; б) при слабых продолжительных ветрах – однослойное по вертикали течение по ветру с постепенным отклонением придонного течения вправо или влево по мере приближения к берегу; в) при штормовых ветрах – однослойный по вертикали и циркуляционный в плане перенос воды.

2. Ветер действует в диапазоне 5–90 (270–355 град.) к нормали, восстановленной к генеральному направлению линии берега. Поверхностный перенос воды происходит по ветру или вдоль берега, а придонный отклоняется в сторону открытой части водоема.

3. Ветер действует со стороны суши по нормали к берегу. Поверхностное течение направлено по ветру, а придонное имеет противоположное направление или действует примерно вдоль берега.

Ограниченный ряд наблюдений за течениями на мелководьях водохранилищ не позволяет с достаточной степенью надежности выявить ту или иную описанную выше схему циркуляции воды. Тем не менее с использованием стационарной модели ветровых течений (однородного водоема), показавшей хорошие результаты верификации (Поддубный, 1993), на первом этапе исследований появляется возможность расчета плановых характеристик течений в прибрежье и их сравнения со схемами течений А.С. Судольского (1991). Результаты выполненных сравнений показывают, что модель адекватно характеризует только три из пяти схем прибрежной циркуляции воды: 1а, 2 и 3 (рис. 1.7). Остальные схе-

мы нуждаются в дополнительной проверке с привлечением натуральных материалов или расчетов на основе специальных гидродинамических моделей прибрежной зоны.

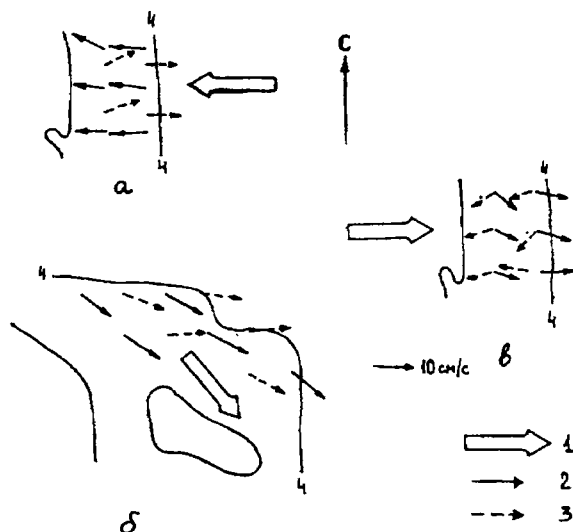


Рис. 1.7. Схемы пространственной циркуляции вод в мелководной зоне (на примере Главного плеса Рыбинского водохранилища) при различных направлениях ветра:
а – восточном, **б** – северо-западном, **в** – западном, при скорости 6 м/с; 1 – направление ветра, 2 – поверхностное течение, 3 – придонное течение

Следует отметить, что средняя на вертикали скорость течения в прибрежной зоне описывается моделью ветровых течений с завышением значений при скоростях > 10 см/с и с занижением значений при скоростях < 5 см/с. Такая же тенденция установлена и при сравнении модельных скоростей с рассчитанными по формуле (3). Вместе с тем, удовлетворительное соответствие измеренных и рассчитанных по формуле (3) скоростей осредненного по глубине течения позволяет с достаточной степенью обоснованно-

сти построить зависимость между плановыми модельными скоростями течения (V_m) и вычисленными по указанной формуле (V_ϕ):

$$V_m = 5.6 + 0.35 V_\phi \quad \text{при } r = 0.81. \quad (5)$$

Полученная зависимость (рис. 1.8) может быть использована в дальнейшем для корректировки средних на вертикали скоростей в мелководной зоне, рассчитанных по стационарной модели ветровых течений.

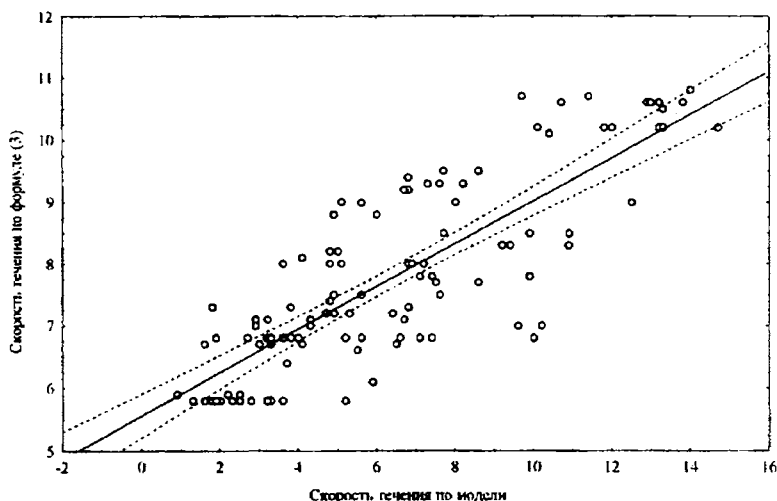


Рис. 1.8. График связи средней на вертикали скорости ветрового течения, рассчитанной по модели однородного водоема и формуле (3)

Волновые течения. Волновые течения как в озеровидных плесах, так и в расширениях речных плесов водохранилищ в наибольшей степени проявляются в прибойной зоне, где формируют достаточно сложную систему прибрежных циркуляций, описывающих движения в вертикальной плоскости (нагонные, волновые и компенсационные течения) и в горизонтальном плане (вдольбереговые энергетические, разрывные и градиентные вдольбереговые течения) (Алексеевский, Михинов, 1991).

В силу нереальности описания пространственной структуры волновых течений в пределах прибойной зоны методами натурных наблюдений, получение такой информации возможно на основе применения различных расчетных методов. К наиболее сложным из них относятся методы численного моделирования гидродинамических процессов с деформируемыми границами в условиях одновременного присутствия течений и ветрового волнения (Баклановская и др., 1989; Михинов, 1995). К более простым методам можно отнести расчет параметров прибрежной циркуляции с использованием ряда аналитических зависимостей. В частности, при изучении особенностей циркуляции воды в прибойной зоне мелководий верхневолжских водохранилищ проводились оценочные расчеты параметров вдольбереговых течений по методике Х.А. Велиева и И.О. Леонтьева (1983), суть которой заключается в следующем. На первом этапе выполняется расчет высот волн вдоль каждого волнового луча с учетом коэффициентов рефракции и трансформации. Скорость и направление вдольберегового течения (V_{Σ}) в данном створе является результатом алгебраического сложения двух составляющих – энергетического (V_3) и градиентного ($V_{гп}$) течений. Первое рассчитывается по линейной модели Лонге–Хиггинса, а последнее моделируется русловым потоком (на основе уравнения Бернули) с поперечным сечением, соответствующем поперечному сечению прибойной зоны. В случае образования разрывных течений при столкновении двух разнонаправленных вдольбереговых потоков скорость и направление течения в горле разрыва (V_p , α_p) может быть определена по уравнениям, полученным И.Ф. Шадринным (1972). В окончательном виде расчетные формулы имеют вид:

$$V_{гп2} = \{ [2g(\bar{\xi}_1 - \bar{\xi}_2) - (V_{гп1})^2(f0.51 \bar{H} - 1)] / f0.51 \bar{H} + 1 \}^{1/2}, \quad (6)$$

$$V_3 \approx 0.4i/f(gH_{гп})^{1/2} \sin 2\Theta_s, \quad (7)$$

$$V_{\Sigma} = V_{гп} + V_3, \quad (8)$$

$$V_p = [V_{\Sigma 1}^2 l_1 + V_{\Sigma 2}^2 l_2] / l_1^{1/2}, \quad (9)$$

$$\alpha_p = [V_{\Sigma 2}(l_1 + l_2) \bar{H}_2 l_2] \cdot 90^\circ / V_{\Sigma 1} (l_1 + l_2) \bar{H}_1 l_1, \quad (10)$$

где индекс 1 характеризует сечение с локальным максимумом нагона, индекс 2 – последующее сечение в сторону уменьшения уровня; $\bar{\xi}_1$ – осредненная по ширине прибойной зоны отметка уровня свободной поверхности; f – коэффициент трения; l – расстояние вдоль берега между сечениями потока 1 и 2; \bar{H} – глубина, осредненная по ширине прибойной зоны; i – уклон дна; Θ_s – угол между волновым вектором и нормалью к берегу в пределах прибойной зоны; $l = l_1 + l_2$ – длина ветви вдольберегового течения.

Проведенные оценочные расчеты составляющих вдольбереговых течений на примере локального участка открытого мелководья в Волжском плесе Рыбинского водохранилища при северо-восточном и юго-восточном ветре скоростью 15 м/с позволили выявить наличие в прибойной зоне разрывных течений со скоростями в питающих ветвях от 20 до 100 см/с и в горле разрыва – от 45 до 95 см/с. Циркуляционные ячейки течений имеют эллиптическую форму с протяженностью вдоль большой оси 350–400 м (рис. 1.9). Наиболее вероятное формирование разрывных течений следует ожидать на участках открытой литорали в Главном плесе Рыбинского водохранилища, расширениях его речных плесов и в приплотинном участке Иваньковского водохранилища, где могут создаваться благоприятные условия для образования волновых подъемов уровня.

Течения защищенных мелководий

Пространственная структура течений в пределах защищенных мелководий водохранилищ определяется величиной расхода по затопленному руслу основных притоков и ветрового воздействия на водную поверхность. В зависимости от объема воды, поступающего на мелководье через межостровные проливы или в отсутствии такового, циркуляция может характеризоваться стоковым или ветровым течением, а также вихревыми образованиями, формируемыми взаимодействием стоковых и ветровых течений. В результате обобщения натурной информации о структуре течений составлено 4 схемы циркуляции воды защищенных мелководий.

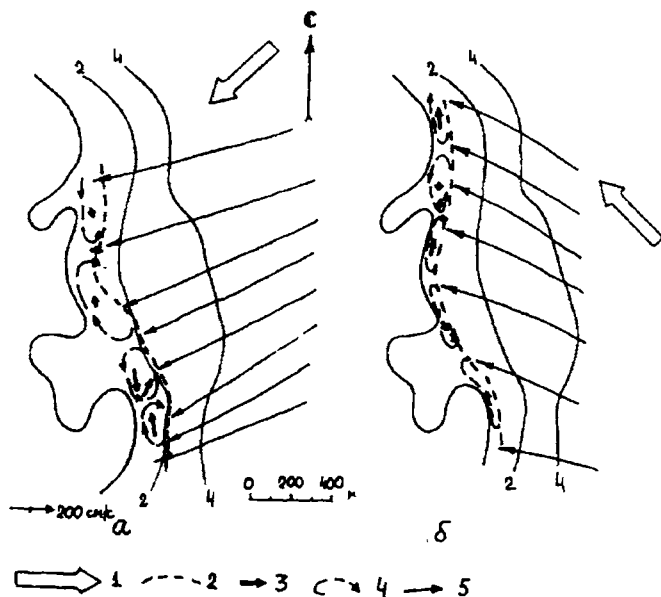


Рис. 1.9. Схема течений в прибойной зоне открытого мелководья на примере Волжского плеса Рыбинского водохранилища при штормовых ветрах:

- а* – северо-восточного и *б* – юго-восточного направлений;
 1 – направление ветра; 2 – граница прибойной зоны; 3 – вектор скорости течения; 4 – направление переноса воды;
 5 – волновые лучи

1. Циркуляция, вызванная стоковым течением. Перенос воды однонаправлен по глубине и в плане (рис. 1.10, *а*).

2. Циркуляция, вызванная ветровым течением: *а*) при плоском рельефе дна мелководий формируется однонаправленный по глубине и в плане перенос воды по ветру, *б*) при неоднородном рельефе дна с углублением в центральной части мелководья течения однонаправлены по глубине и разнонаправлены в плане. На более мелководных участках происходит перенос воды по ветру, в

пределах углубления дна осуществляется компенсационный перенос против ветра (рис. 1.10, б, в)

3. Циркуляция, вызванная взаимодействием ветрового и стокового течения. Перенос воды однонаправлен по глубине и разнонаправлен в плане. Циркуляция может охватывать всю акваторию мелководья (рис. 1.10, г).

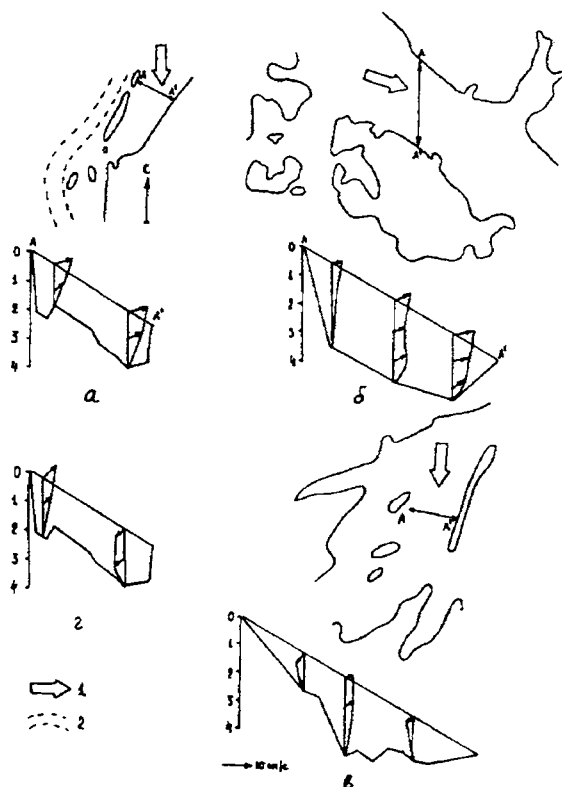


Рис. 1.10. Типы переноса воды в пределах защищенных мелководий:
 а – первый тип (Волжский плес Рыбинского водохранилища);
 б – второй тип (Иваньковский плес Иваньковского водохранилища);
 в – третий тип (район впадения р. Нерль на Угличском водохранилище);
 г – четвертый тип (Волжский плес Рыбинского водохранилища);
 1 – направление ветра, 2 – русло р. Волги

Скорости течения при скоростях ветра 4–6 м/с не превышают 15 см/с и в среднем составляют 4–5 см/с. В межостровных проливах средние скорости течения в 1.5–2 раза выше, чем в пределах мелководья.

Так же как и на открытых мелководьях, одной из важных характеристик ветровых течений защищенного мелководья может служить средняя на вертикали скорость течения. Проверка формул (3) и (4) для условий защищенного мелководья в Волжском плесе Рыбинского водохранилища показала, что наилучшее соответствие между рассчитанными и измеренными скоростями достигается при использовании формулы (3) со средней ошибкой, не превышающей погрешность измерительных приборов. Следовательно, появляется возможность адекватной оценки скоростного режима ветровых течений защищенных мелководий водохранилищ без проведения трудоемких натурных наблюдений.

Временная изменчивость течений

Достаточно важной характеристикой гидродинамического режима мелководий является временная изменчивость течений. Наиболее полные сведения об изменчивости течений открытых и защищенных мелководий собраны в Волжском плесе Рыбинского водохранилища с использованием автономных измерителей течений БПВ–2р и АЦИТ на протяжении навигационного периода (май–сентябрь).

На основе спектрального анализа временных рядов скорости течения, скорости ветра и расходов воды через Угличскую ГЭС было выявлено, что в спектрах скорости ветра отчетливо выделяются колебания с периодами 5–6 суток, 1–3 суток, 3–12 часов, обусловленные соответственно синоптической, суточной и внутрисуточной изменчивостью ветра. В спектрах сбросов воды через ГЭС очевидны колебания с периодами 20–26 часов, 11–17 часов, 4–6 часов, связанные с неравномерностью работы гидросооружения. Спектры флюктуаций течений имеют полициклический характер. Основными элементами структуры здесь являются синоптические недельные колебания (5–6 суток), суточные (24 часа),

полусуточные (11–13 часов) и высокочастотные флюктуации. В сезонном масштабе основной вклад в энергию спектра течений вносят синоптические изменения атмосферных процессов. В более мелком масштабе существенное влияние на изменчивость течений наряду с суточными и внутрисуточными колебаниями скорости ветра оказывают суточные и полусуточные неравномерности в работе Угличской ГЭС.

В высокочастотной области спектра течений колебания с периодами ~ 5 часов обусловлены, вероятно, свободными колебаниями водной массы типа сейшевых (Литвинов, 1977), а колебания с периодом ~ 3 –4 часов – внутрисуточной изменчивостью скорости ветра. В целом, энергия колебаний в пределах защищенного мелководья по сравнению с открытым в 2–3 раза выше.

В озеровидных плесах водоемов, где стоковые течения не существенны, изменчивость течений мелководий будет носить те же черты за исключением вклада колебаний стока зарегулированных притоков.

1.7. Классификация участков открытых мелководий по морфолого–морфометрическим и гидродинамическим признакам

Выделение областей ветрового волнения и течений в пределах мелководной зоны

Выделение областей ветрового волнения, ветровых и стоковых течений в пределах мелководной зоны проводилось по степени их воздействия на дно различных участков водоема. Используемый метод основан на рассмотрении критических тангенциальных донных напряжений с использованием понятия критической динамической скорости, соответствующей началу движения донных наносов (Алексеевский, Михинов, 1991). Отношения фактических тангенциальных напряжений на дне волновых потоков, ветровых и стоковых течений к критическому тангенциальному напряжению служат критерием преобладающего прояв-

ления указанных видов движения воды в пределах мелководья, ограниченного глубиной $H < 0.5$ л и урезом воды (прибойная и приурезовая зоны, где происходит разрушение волн и их взаимодействие с берегом не выделяются).

Вычислительная процедура включает следующие этапы.

1. Расчет критических тангенциальных напряжений при конкретном типе донных отложений:

$$\Theta_{кр} = U_{*кр}^2 / g d (S - 1), \quad (11)$$

$$\Theta_{кр} = fct D_* \quad (\text{кривая Шильдса}), \quad (12)$$

$$D_* = d [g(S - 1) / v^2]^{1/3}, \quad (13)$$

где g – ускорение свободного падения; d – средний диаметр частиц донного грунта; $S = \rho_s / \rho$ – относительная плотность донного грунта; ρ_s и ρ – соответственно плотность грунта и воды; v – коэффициент молекулярной кинематической вязкости.

2. Вычисление максимальных значений удельных тангенциальных напряжений на дне волнового потока:

$$U_{*m}^2 = f U_m^2 / 2, \quad (14)$$

$$f = \exp [5.213 (K_s / a_s)^{0.194} - 5.977] \quad \text{при } K_s / a_s < 0.63,$$

$$f = 0.3 \quad \text{при } K_s / a_s \geq 0.63,$$

$$a_s = U_m / \omega, \quad \omega = 2\pi / T, \quad K_s = 2.5 d,$$

где f – зависимость Нильсена; ω – угловая частота поверхностных волн; K_s – параметр шероховатости.

3. Вычисление максимальных тангенциальных напряжений на дне ветрового или стокового течения:

$$U_{*в(с)}^2 = V^2 в(с) / [2.5 \ln (4H / d + 1)]^2, \quad (15)$$

где $Vв (Vс)$ – осредненная по глубине скорость ветрового или стокового течения.

4. Вычисление отношений максимальных тангенциальных донных напряжений в волновом потоке, ветровых и стоковых течениях к критическому тангенциальному напряжению:

$$N_1 = U^2 \cdot \sigma_m / U^2 \cdot \sigma_{кр}; \quad N_2 = U^2 \cdot \sigma_B / U^2 \cdot \sigma_{кр}; \quad N_3 = U^2 \cdot \sigma_C / U^2 \cdot \sigma_{кр}. \quad (16)$$

При величине отношений больше 1 происходит увлечение донных наносов тем или иным видом движения воды.

5. Вычисление отношений максимальных тангенциальных донных напряжений в волновом потоке, ветровых и стоковых течениях к суммарному напряжению по всем видам движения:

$$M_1 = U^2 \cdot \sigma_m / \Sigma, \quad M_2 = U^2 \cdot \sigma_B / \Sigma, \quad M_3 = U^2 \cdot \sigma_C / \Sigma, \quad (17)$$

$$\Sigma = U^2 \cdot \sigma_m + U^2 \cdot \sigma_B + U^2 \cdot \sigma_C$$

Из-за отсутствия натурной и модельной информации о степени воздействия ветрового волнения, ветровых и стоковых течений на дно мелководной зоны, преобладающее влияние этих гидродинамических факторов условно определяется по их относительному вкладу, превышающему 50 % (значения отношений более 0.5).

6. Построение изолиний значений отношений M_1 , M_2 , M_3 , сопоставление полученных схем распределения значений отношений и выделение областей преобладающего влияния ветрового волнения, ветровых и стоковых течений по критерию $M_1 > 0.5$, $M_2 > 0.5$, $M_3 > 0.5$.

Апробация метода проводилась применительно к открытым мелководьям Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища и приплотинного участка Иваньковского водохранилища. Расчет параметров ветровых волн проводился по методу Н.А. Лабзовского (1976). Средняя по вертикали скорость ветрового течения в пределах открытых мелководий рассчитывалась по формуле (3). Расчет средней по вертикали скорости стокового течения осуществлялся по стационарной модели однородного водоема (Фельзенбаум, 1960).

Метод верифицировался на примере Волжского плеса Рыбинского водохранилища при различных гидрометеорологических условиях с учетом типа донных отложений, их механического состава и плотности (Буторин и др., 1975; Законнов, 1995). Сопоставление теоретически выделенных зон влияния ветрового

волнения, ветровых и стоковых течений с фактически наблюдавшимися по данным измерения скоростей и направлений течений поплавками и на АВС выявили их удовлетворительную сходимость (рис. 1.11).

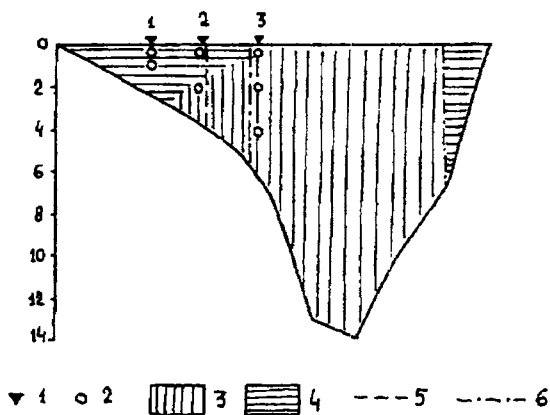


Рис. 1.11. Распределение зон влияния ветрового волнения, ветрового и стокового течений на разрезе Волжского плеса Рыбинского водохранилища при северном ветре скоростью 5 м/с:

1 – гидрологические станции; 2 – положение приборов; 3 – фактическая зона влияния волнового и ветрового течений; 4 – фактическая зона влияния стокового течения; 5 – рассчитанная граница влияния ветрового волнения; 6 – рассчитанная граница влияния ветрового (стокового) течения

В целом, положительные результаты верификации предложенного метода позволили достаточно эффективно его применить для оценки распределения зон преобладающего влияния ветрового волнения и квазистационарных течений в пределах прибрежного мелководья отдельных плесов Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ при различных гидрометеорологических условиях (табл. 1.7.) и дальнейшей классификации и характеристике участков их мелководий по комплексу признаков.

Классификация участков мелководий по морфолого-морфометрическим и гидродинамическим признакам

Закономерности распределения в мелководной зоне исследуемых участков водохранилищ областей ветрового волнения и течений обуславливаются взаимодействием основных, формирующих гидродинамические процессы факторов: ветра, притока, морфометрии и рельефа дна, типа донных отложений. Рассчитанные с учетом суммарного за навигационный период ветрового воздействия: при скорости ветра 1 и 50 % обеспеченности и его повторяемости по 8 румбам ($\sum W_{1\%}$ и $\sum W_{50\%}$), а также принимая во внимание расходы по основным рекам 1 и 50 % обеспеченности ($Q_{1\%}$ и $Q_{50\%}$), в Рыбинском водохранилище при НПУ в случае штормовых ветров области влияния волнения, ветровых течений и зоны эрозии дна занимают соответственно 88–100, 0–12 и 44–99 % площади открытых мелководий и 13–97, 3–87 и 2–23 % при ветрах средней силы. Снижение уровня водохранилища на 2.5 м (уровень 90 % обеспеченности) приводит к подавляющему преобладанию зон влияния ветрового волнения и существенному увеличению площадей эрозии дна волнами в речных плесах. В Главном плесе вся мелководная зона подвержена воздействию волн и эрозионных процессов. Площадь мелководий, занимаемая стоковыми течениями крайне мала (см. табл. 1.8).

В Ивановском водохранилище области течений и волн при штормовых ветрах в зависимости от расхода по р. Волге занимают от 1 до 67 % площади литорали, а при ветрах средней силы отмечаются только ветровые и стоковые течения. Сходная ситуация наблюдается и в Угличском водохранилище. Эрозия дна открытых мелководий происходит только при штормовых ветрах и отмечается на 24 и 35 % площади мелководий соответственно (табл.1.8).

Особенности распределения областей влияния волн и течений позволили выявить, что отдельные участки мелководий отличаются спецификой гидродинамического режима и могут быть типизированы по набору морфоло-морфометрических и гидродинамических признаков: средней ширине, средней глубине,

уклону дна, типу донных отложений, суммарной волновой энергии, процентному соотношению площадей, подверженных воздействию волн, ветровых и стоковых течений, эрозии дна.

Согласно предварительному анализу перечисленных признаков, средняя глубина от уреза до границы мелководной зоны изменяется в узком диапазоне и может быть принята постоянной и равной 2.5 м для Рыбинского и 1.5 м для Иваньковского и Угличского водохранилищ. Уклон дна мелководий не превышает 3 град., и по классификации С.М. Успенского (Буторин, Успенский, 1984) все они относятся к отмелям. Наибольшей неоднородностью отличается распределение на границе мелководий суммарной волновой энергии E (п. 2.4). В связи с этим величина энергии была принята в качестве основного критерия для разделения мелководной зоны на отдельные участки, которые в дальнейшем классифицировались по набору указанных выше признаков методом неиерархического кластерного анализа (табл. 1.9):

I – мелководья, сложенные песчаными донными отложениями, средней шириной 1 км, с волновой энергией 6 МДж/м, с преобладанием областей ветровых волн над ветровыми течениями и малой площадью эрозии дна;

II – мелководья, сложенные песками и илистыми песками, средней шириной 1 км, с волновой энергией 6 МДж/м, с преобладающим влиянием ветровых течений над волнением, малой площадью эрозии дна;

III – мелководья с преобладанием песчаных донных отложений, средней шириной 3 км, с волновой энергией 13 МДж/м, с преобладающим влиянием ветровых волн и большой площадью эрозии дна;

IV – мелководья, сложенные песчаными донными отложениями, средней шириной 2 км, с волновой энергией 12 МДж/м, с преобладающим влиянием ветровых волн и незначительной площадью эрозии дна;

V – узкие мелководья (~ 0.5 км), сложенные в основном песками, с преобладающим влиянием стоковых течений, второстепенным влиянием ветровых течений и явным отсутствием заметного воздействия на дно ветрового волнения, т. е. – эрозии дна.

Таблица 1.7. Значения водных параметров при гидродинамическом районировании открытых мелководных верховолжских водохранилищ (I – горизонтальный шаг расчетной сетки; числитель и знаменатель – 1 % и 50 %-я обеспеченность соответственно; П – песок, ИП – песчаный ил, ТИ – торфянистый ил, СИ – серый ил, Н – глина)

Параметр	Водохранилище, плес, участок									
	Рыбинское			Иваньковское			Угличское			
	Главный	Волжский	Моложский	Шекснинский	Прилотинный	I	II	I	II	II
l , м	1000	250	500	500	250	250	250	250	250	250
W , м/с	15/6	15/6	15.6	15/6	15/6	13/4	13/4	13/4	13/4	13/4
$Q_{\text{вн}}$, м ³ /с	2025/400	2025/400	–	–	–	1590/390	190/390	1900/400	1900/400	1900/400
$Q_{\text{мн}}$, м ³ /с	1400/170	–	1400/170	–	–	–	–	–	–	–
$Q_{\text{сн}}$, м ³ /с	1420/210	–	–	1420/210	–	–	–	–	–	–
$Q_{\text{р}}$, м ³ /с	–	–	–	–	2300/1100	–	–	–	–	–
$Z_{\text{гнч}}$, м	102/99.5	102/99.5	102/99.5	102/99.5	102/99.5	124	124	113	113	113
Тип грунта при Н, м										
0–4 (0–3)*	П	П, ИП	П	П, ТИ	П	П, ПИ	П	П	П	П
4–8 (3–6)	ИП	ИП, ПИ, ТИ	П, ИП, ТИ	П, ИП, СИ	ИП	ИП, ПИ	ИП	П, ИП, ПИ	П, ПИ	П, ПИ
8–10 (6–9)	ИП, ПИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ	ИП, СИ	ИП, ПИ	ПИ, СИ	ИП, СИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ
10–14 (>9)	ПИ, СИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ	ПИ, СИ	СИ	СИ	СИ	СИ	ПИ, СИ

* В скобках указан диапазон глубин для Иваньковского и Угличского водохранилищ.

Таблица 1.8. Площади открытых мелководий, занимаемые ветровым волнением, ветровыми и стоковыми течениями, эрозией дна в верхневолжских водохранилищах, %

Водохранилище, Плес, участок	$\Sigma W_{1\%}, Q_{1\%}$				$\Sigma W_{1\%}, Q_{50\%}$				$\Sigma W_{50\%}, Q_{1\%}$				$\Sigma W_{50\%}, Q_{50\%}$			
	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄
ННПУ																
Рыбинское	99	1	-	99	99	1	-	99	97	3	-	23	97	3	-	23
Главный	97	2	1	93	97	3	-	93	88	8	4	6	88	11	1	10
Волжский	88	6	6	41	88	12	-	41	13	52	35	-	13	87	-	2
Моложский	98	2	-	94	97	3	-	94	57	36	7	4	64	36	-	8
Шекснинский	100	-	-	85	100	-	-	85	58	40	2	4	48	52	-	6
Приплотинный	67	19	14	24	60	39	1	24	-	14	86	-	-	76	24	-
Иваньковское	28	55	17	35	53	47	-	35	-	18	82	-	-	84	16	-
Угличское																
Н_{50%}																
Рыбинское	100	-	-	100	100	-	-	100	100	-	-	100	100	-	-	100
Главный	98	-	2	94	100	-	-	96	91	-	9	80	88	11	1	73
Волжский	94	-	6	94	100	-	-	100	54	-	46	52	98	-	2	94
Моложский	99	1	-	99	99	1	-	99	99	1	-	97	98	2	-	94
Шекснинский	100	-	-	100	100	-	-	100	98	2	-	65	98	2	-	65
Приплотинный																

Примечание. S₁ -S₄ - площади зон ветрового волнения, ветрового течения, стокового течения и эрозии дна соответственно. Основные обозначения приведены в тексте.

В Ивановском и Угличском водохранилищах выделены два типа мелководий: I – мелководья, сложенные песками, средней ширины 0.5 км, с волновой энергией 0.5 МДж/м, проявлением заметного воздействия на дно ветровых волн только в штормовых условиях, а в остальных случаях – преобладающим влиянием ветровых течений над стоковыми;

II – мелководья, сложенные песками, средней шириной 0.3 км, с волновой энергией 0.3 МДж/м, проявлением заметного воздействия на дно ветровых волн только в штормовых условиях, а в остальных случаях – с преобладающим влиянием стоковых течений над ветровыми.

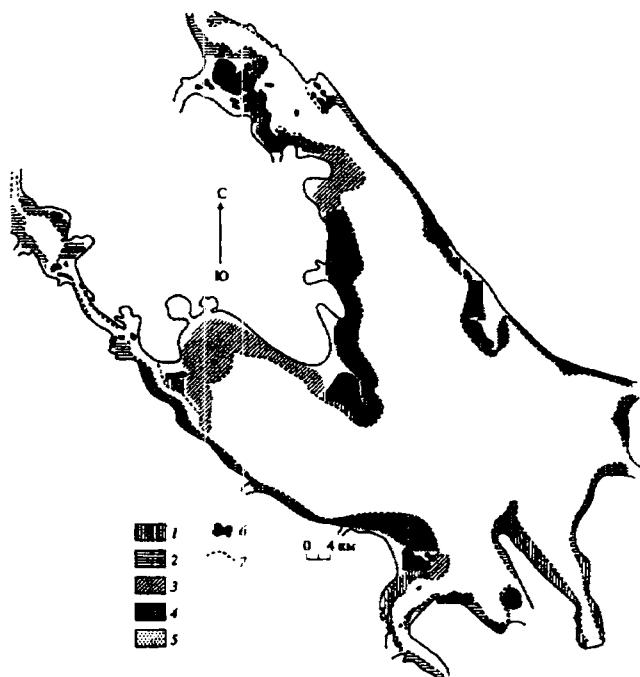


Рис. 1.12. Схема распределения гидродинамических типов мелководий в Рыбинском водохранилище:

1-5 – типы I-V соответственно, 6 – острова, 7 – граница мелководий при НПУ

Наибольшим разнообразием типов мелководий характеризуются Волжский (I – IV), Шекснинский (II, III, IV) плесы и приплотинный участок (I, II, IV) Рыбинского водохранилища, объединяющие речные и озеровидные участки, а также Главный плес (I, II, IV) водоема. В Моложском плесе наблюдаются I и II типы мелководий (рис.1.12). В простых по морфометрии Ивановском и Угличском водохранилищах I тип мелководий занимает > 70 % их площади. Второй тип мелководий с преобладающим влиянием стоковых течений приурочен, как правило, к сужениям водоемов (рис.1.13).

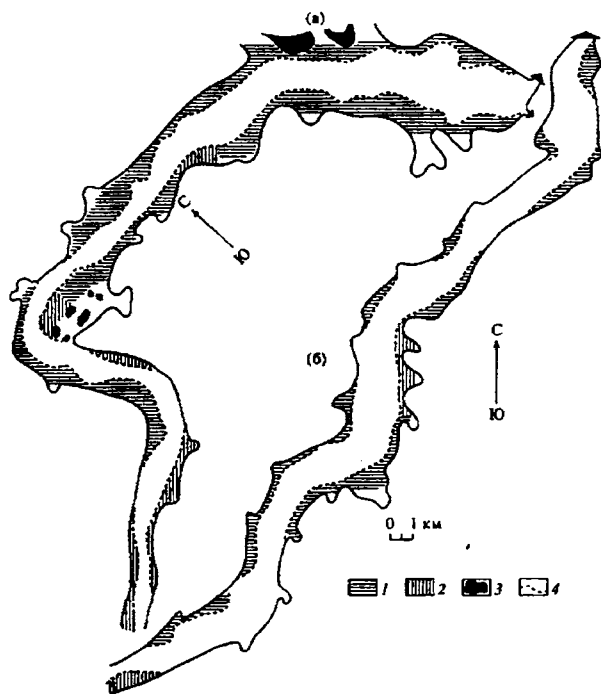


Рис. 1.13. Схема распределения гидродинамических типов мелководий:

а - в Ивановском, *б* - в Угличском водохранилищах; 1 и 2 – типы I и II соответственно, 3 – острова, 4 – граница мелководий при НПУ

Таким образом, гидродинамический режим рассмотренных участков мелководной зоны водохранилищ в безледный период при средних гидрометеорологических условиях формируется в результате воздействия ветрового волнения и взаимодействия ветровых и стоковых течений. Основной вклад в формирование циркуляции вод открытых мелководий речных плесов Рыбинского водохранилища вносят ветровые течения. В Главном плесе водоема преобладающее воздействие на мелководья оказывает ветровое волнение. Вклад стоковых течений крайне мал. В Ивановском водохранилище основной вклад в формирование циркуляции воды в пределах мелководной зоны вносят ветровые течения, а в Угличском водохранилище – стоковые (табл. 1.9).

В последующих главах основное внимание будет сконцентрировано на обсуждении особенностей воздействия гидрологических факторов на условия жизнедеятельности гидробионтов и путей преодоления отрицательных последствий этих воздействий посредством реконструкции местообитаний живых организмов.

Среди главных гидрологических факторов, нарушающих естественное функционирование местообитаний мы рассмотрим воздействия колебаний уровня, изменяющих гидродинамическую активность на мелководье и собственно доминирующих гидродинамических процессов: волн и ветровых течений. Из-за крайнего недостатка детальной синхронной гидрологической и гидробиологической информации по типовым местообитаниям в верхневолжских водохранилищах, предполагается сконцентрировать внимание в основном на Рыбинском водохранилище и охарактеризовать особенности распределения гидробионтов в зависимости от изменения параметров уровня и гидродинамического воздействия – интенсивности волнового перемешивания (опосредованно через скорость ветра) и скорости ветрового течения.

В последней главе рассмотрение гидродинамических особенностей выделенных типов мелководий водохранилищ составит основу разработки направлений реконструкции перспективных местообитаний гидробионтов. Другим важным вопросом будет выступать характеристика реакции гидробионтов на реконструкцию их местообитаний.

Таблица 1.9. Основные гидродинамические характеристики типов открытых мелководий в верхневольжских водохранилищах

Тип литорали	$\Sigma W_{1\%} Q_{1\%}$				$\Sigma W_{1\%} Q_{50\%}$				$\Sigma W_{50\%} Q_{1\%}$				$\Sigma W_{50\%} Q_{50\%}$				S_5 , %
	S_1	S_2	S_3	S_4	S_1	S_2	S_3	S_4	S_1	S_2	S_3	S_4	S_1	S_2	S_3	S_4	
Рыбинское, Н _{НПУ}																	
I	96	4	-	77	94	6	-	86	65	25	10	7	60	40	-	20	15
II	73	17	10	46	69	31	-	46	10	58	32	-	10	90	-	-	15
III	100	-	-	100	100	-	-	100	98	2	-	43	97	3	-	60	3
IV	99	1	-	99	99	1	-	99	89	11	-	6	88	12	-	7	7
V	-	-	100	-	100	-	-	-	-	-	100	-	-	20	80	-	30
Рыбинское, Н _{100%}																	
I	100	-	-	100	100	-	-	100	93	1	6	78	94	6	-	77	15
II	85	2	13	70	98	2	-	83	64	3	33	40	57	28	15	46	15
III	100	-	-	100	100	-	-	100	100	-	-	100	100	-	-	100	3
IV	100	-	-	100	100	-	-	100	100	-	-	98	100	-	-	98	7
V	-	-	100	-	100	-	-	-	-	-	100	-	-	-	100	-	30
Иваньковское, Угличское, Н _{НПУ}																	
I	45	45	10	17	45	53	2	16	-	17	83	-	-	84	16	-	15*
II	-	5	95	-	12	82	6	-	-	-	100	-	-	14	86	-	30

Примечание.* Только для Иваньковского водохранилища, S_5 — площадь зоны, занимаемой высшей водной растительностью.

Глава 2. Воздействия гидрологических факторов на условия жизнедеятельности гидробионтов

2.1. Влияние гидрологических факторов на функционирование мелководных сообществ гидробионтов

Недоучет описанных выше гидродинамических условий на мелководьях водохранилищ стал одной из причин того, что в настоящее время наблюдается значительное несоответствие проектной и фактической рыбопродуктивности практически для всех равнинных водохранилищ (табл.2.1).

Таблица 2.1. Проектная и фактическая рыбопродуктивность некоторых водохранилищ (Поддубный и др., 1984)

Водохранилище	Рыбопродуктивность, кг/га		Водохранилище	Рыбопродуктивность, кг/га	
	проектная	фактическая		проектная	фактическая
Иваньковское	45,9	15—20	Киевское	40,2	9—23
Рыбинское	22,0	6—7	Бухтарминское	50,0	28
Горьковское	35,0	8	Цимлянское	40,7	30
Куйбышевское	40,7	7—9	Волгоградское	49,0	12

Процессы, проходящие на мелководных местообитаниях водохранилищ, в наибольшей мере зависят от таких неперiodических и критических процессов, как перестройка грунтового комплекса под воздействием волн и течений на фоне значительных колебаний уровня. Поскольку прогнозирование ответов биоты на разного рода воздействия разработано в основном с использованием данных по естественным озерам, прошедшим этап активных геоморфологических перестроек дна в далекие геологические эпохи, трудно предполагать высокую степень предсказуемости биотических процессов в мелководных сообществах водохранилищ.

Роль мелководий в процессе формирования рыбопродуктивности водохранилища зависит от его типа и времени, которое прошло со времени заполнения. Временной аспект роли мелковод

дий в формировании рыбопродуктивности водохранилищ заключается в том, что условия развития биоты в значительной степени зависят от процессов переформирования грунтового комплекса, начинающихся сразу после заполнения водохранилища и продолжающихся до момента образования динамически устойчивой формы берегового склона. Прослеживается тесная связь уровня трофии мелководий с этими процессами. И.В. Баранов (1961) выделил три стадии становления биотического режима водохранилищ: 1 - фаза вспышки трофии, 2 - фаза трофической депрессии, 3 - фаза постепенного повышения трофии.

Существует и несколько иная схема формирования экосистемы водохранилища (Balon, 1974 - цит. по Решетников и др., 1982), которая отличается тем, что периоду постепенного повышения трофии предшествует период стабилизации: "В первые годы после залития прибрежной растительности создаются благоприятные условия для размножения фитофильных и откорма многих видов рыб, что ведет к резкой вспышке их численности за счет нескольких урожайных поколений. Однако уже на следующем этапе при стабилизации гидрологического режима водохранилища и отмирании затопленной растительности резко ухудшаются условия размножения рыб, численность отдельных видов снижается, ухудшаются и условия откорма рыб. Численность рыб устанавливается на новом уровне, который несколько выше, чем было в речных условиях. Однако, как правило, полной стабилизации экосистемы не наступает. Постоянный размыв берегов, заселение берегов и увеличение сельскохозяйственных угодий приводит к новому увеличению поступления биогенов в водоем, что, в свою очередь, приводит к новому циклу изменений в структуре сообщества и его продукции" (Решетников, Шатуновский, 1997).

Основа, заложенная в данные схемы и заключающаяся в резком повышении трофии в первые годы залития водохранилища с последующим спадом и стабилизацией на новом уровне, характерна для многих крупных равнинных водохранилищ, и главную роль здесь играют мелководья, поскольку основную часть затопляемых при сооружении нового водохранилища земель в дальнейшем представляют мелководные участки. Разложение наземной растительности и поступление органических веществ из залитых почв вызывает интенсивное образование органического дет-

рита, развитие бактериопланктона и высокие биомассы практически всех видов гидробионтов, адаптировавшихся к условиям обитания в новом водоеме, включая рыб. В этот период роль мелководий в формировании рыбопродуктивности водохранилищ имеет максимальное выражение.

Роль заливаемых почв в указанном процессе подтверждается тем, что при заполнении горных и предгорных водоемов (например, Каркидонское водохранилище), где ложе представлено каменистыми грунтами, вспышки продуцирования в первые годы не наблюдается, а процесс формирования биоты происходит медленно (Ривьер, Баканов, 1984).

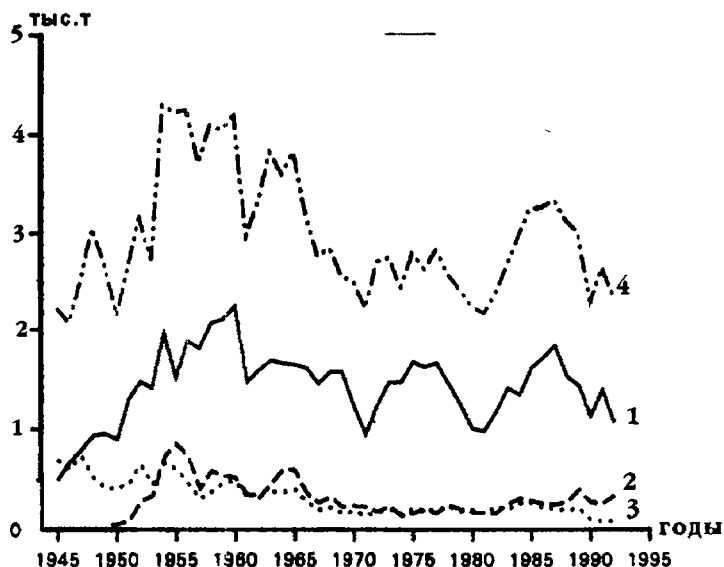


Рис. 2.1. Динамика промысловых уловов основных видов рыб в Рыбинском водохранилище (Поддубный, Галат, 1998):

1 - лещ и плотва, 2 - судак, 3 - щука, 4 - общий улов

В большинстве водохранилищ фаза вспышки трофии длится 5-20 лет и по мере истощения органического вещества в залитых почвах переходит в фазу трофической депрессии. При этом снижение количественных показателей развития гидробионтов дости-

гало 5–10 раз и наблюдалось во многих водоемах различных географических зон: Цимлянском, Плавинском, Камском и т.д. (Ривьер, Баканов, 1984).

После строительства Рыбинского водохранилища суммарная ихтиомасса увеличилась в 3–4 раза (Поддубный, 1987). Общий зарегистрированный промысловый вылов из Рыбинского водохранилища между 1945 и 1992 гг. был от 2220 до 4304 т/год, максимум наблюдался между 1954 и 1960 гг. (рис.2.1), что было связано с фазой вспышки трофии (Поддубный, Галат, 1998).

Факт наличия фазы вспышки трофии на начальном этапе развития большинства равнинных водохранилищ доказан многочисленными исследованиями (Мордухай-Болтовской, 1958; Поддубный, 1963; Решетников, 1980; Решетников и др., 1982; Решетников, Шатуновский, 1997, Ривьер, Баканов, 1984; Dussart et al., 1972; Keith, 1975; Nelson et al., 1978). Менее известно то, что во многих водохранилищах период депрессии в рыбном сообществе наступает раньше, чем снижается повышенное содержание биогенов в воде (Mc Cammon and von Geldern, 1979). И вновь, главную роль в этом играют процессы, происходящие на мелководьях.

Высокой продукции рыб должна предшествовать высокая продукция макробеспозвоночных, основных объектов питания рыб, в частности, бентосных беспозвоночных. Однако во вновь образованном водохранилище на мелководных участках практически отсутствуют характерные для естественных водоемов и необходимые для развития инфауны субстраты (песок, ил). В этих условиях в первую очередь массового развития достигают организмы эпибентоса и, в частности, обрастатели, чему способствует наличие соответствующих субстратов - размытой дерновины и древесных остатков (корней, кустов, пней и т.д.), на которых и под защитой которых организмы накапливают биомассу для резкого увеличения продукции. Ушедшие под воду деревья и кустарники заселяются дендрофильной фауной. Большую роль дендрофильных беспозвоночных в питании рыб малокормных водохранилищ отмечают многие авторы (Вершинин, 1966; Aggus, 1971; Applegate и Mullan, 1967). В Рыбинском водохранилище эпифауна активно потребляется густерой, плотвой, окунем, ершом (Поддубный, 1963).

Лещ, с меньшей интенсивностью потребляющий дендрофильную фауну, тем не менее в значительных количествах выходил летом на мелководья и образовывал здесь устойчивые скопления в прибрежной полосе (Поддубный, 1971). При этом озерная часть водохранилища лещом практически заселена не была, что объясняется прежде всего исключительной бедностью бентосных сообществ (Овчинников, 1950 цит. по: Поддубный, 1971). Большое значение затопленные остатки наземной растительности играют в воспроизводстве рыб, и, в первую очередь, фитофильных, которые откладывают на них икру. На различных этапах раннего онтогенеза с ними связана молодь практически всех видов рыб.

С самого момента образования водохранилища на мелководных участках начинаются активные геодинамические процессы, возникают принципиальные противоречия между долиной реки, сформированной в процессе ее палеоразвития, и гидрологическим режимом нового водоема (Буторин, Успенский, 1984). Происходит преобразование исходной формы первичного склона, заключающееся в переносе и переотложении продуктов абразии дна и берегов, и поступающих из других источников наносов. В первую очередь этому способствует гидродинамика, когда за счет волнового воздействия субстрат разрушается, а затем переносится ветровыми течениями. Здесь важна и роль ледовых полей, которые, всплывая с подъемом воды, вырывают из грунта древесные остатки, разрушают примерзший верхний слой донного субстрата. В результате первичные продуктивные субстраты (почвы) перекрываются минеральными наносами или размываются. Биоценозы эпибентоса и дендрофильной фауны, развивающиеся под защитой древесных остатков, исчезают после их разрушения. Эти же процессы, за счет высокой подвижности грунтов, лимитируют развитие инфауны и, несмотря на высокое содержание питательных веществ в воде, продукция кормовых организмов снижается при соответствующем снижении рыбопродукции.

Так, в Рыбинском водохранилище процесс формирования рельефа дна мелководий закончился в основном к 1965 г. Большинство мелководий превратились в песчаные пляжи (Курдин, 1976), где заросли составляют всего 1,3 % от площади водохранилища (Экзерцев, Довбня, 1974). Именно с этим периодом связано снижение уловов в Рыбинском водохранилище (рис.2.1).

Таким образом, начальные высокие уровни продукции рыбы в новом водохранилище в значительной мере зависят от количества затопленной наземной растительности, которая обеспечивает: а) местообитание и питание для кормовых макробеспозвоночных и б) нерестовый субстрат и убежища для ранней молоди. При уменьшении площадей с затопленной наземной растительностью происходит снижение биомассы и продукции рыб в водохранилище. Наступает фаза депрессии.

По мере перехода водоема в фазу депрессии роль мелководий в формировании рыбопродуктивности снижается (Мордухай-Болтовской, 1958; Марголина, 1975; Денисова, Нахшина, 1981). Основными факторами, определяющими уровень рыбопродуктивности, становятся биопродукционные процессы, проходящие в водной толще за счет поступления аллохтонного питательного вещества. Автохтонное вещество перестает играть определяющую роль в продукционных процессах водохранилища, т.к. в этот период степень зарастания крайне мала, дейтрит, продуцируемый зоной зарослей, накапливается, в основном, в защищенной литорали. Единственным исключением может служить обильное поступление детрита от распада наземной растительности, когда после осушения больших площадей мелководий в результате длительного периода с низким уровнем (эффект «летования») происходит их обводнение (Мордухай-Болтовской, 1974), приводящее к вспышке трофии на мелководье в конкретный год.

В фазе депрессии роль мелководий в формировании рыбопродуктивности в основном сводится к предоставлению нерестовых субстратов и мест нагула ранней молоди различных видов рыб. Значимость этой роли зависит от степени зарастания мелководий, которая определяется особенностями уровня режима и площадью, занимаемой участками защищенной литорали, где и формируются продуктивные зарослевые биоценозы.

В пределах открытого мелководья в результате эрозии продуктивных биотопов на большинстве участков исчезают устойчивые прибрежные нагульные скопления рыб. Некоторое их количество сохраняется на заросших и защищенных от волнения местообитаниях.

Третья фаза в онтогенезе водохранилищ - фаза постепенного повышения трофии. В Рыбинском водохранилище она началась с

70-х годов (Ривьер, Баканов, 1984). Процесс эрозии первичных продуктивных мелководий приводит к тому, что продукты абразии берегов и поступающие из других источников наносы, транспортируемые вдоль береговыми течениями, образуют аккумулятивные формы, обладающие активными берегозащитными функциями. В результате с течением времени образуется динамически устойчивая к новому гидрологическому режиму форма берегового склона, подводной частью которой является мелководье (Буторин, Успенский, 1984). При этом на участках, где гидродинамические процессы способствуют накоплению органики, образуется достаточно устойчивый для развития биоты донный субстрат. Этот процесс достаточно длителен. Например, в Рыбинском водохранилище перестройка грунтового комплекса продолжается и на современном этапе его развития (Буторин и др., 1975, Законнов, 1995).

В водохранилищах по вкладу в процесс формирования рыбопродуктивности выделяются два типа мелководных участков: защищенные и открытые, которые, в свою очередь, могут подразделяться на осушаемые и неосушаемые, что в значительной мере определяет ход биотических процессов на них. Высокая продуктивность участков защищенного мелководья обусловлена поступлением аллохтонных биогенов и органики с водами половодья, притоков и дождевых паводков и автохтонных в результате отмирания водной и прибрежно-водной растительности, а в случае длительных периодов летования - и наземной. Это приводит к накоплению в верхних горизонтах донных отложений легкоусвояемых форм фосфора, калия, общего азота, органических веществ необходимых для поддержания и увеличения продуктивности.

Обилие кормовых организмов на участках защищенного мелководья способствует формированию в их пределах устойчивых, в течение нагульного периода, скоплений рыб. В основном они состоят из прибрежных внутривидовых форм обитающих в водохранилище рыб (плотва, окунь) (Поддубный, 1971), неполовозрелых особей и ранней молодежи. В вечернее и ночное время в июне - июле эти участки интенсивно посещаются лещем.

Кроме степени защищенности и, следовательно, интенсивности зарастания на роль мелководий в формировании рыбопродуктивности водохранилищ влияет уровенный режим. Важным фактором является не только величина площади затопляемых и

осушаемых ежегодно мелководий, но и время начала и конца осушения или затопления, а также общая продолжительность того или иного периода (Буторин, Успенский, 1984). Например, в Рыбинском водохранилище, имеющем общую площадь 4550 км², в среднем около 40 % или более 1800 км² составляет зона временного затопления. Эта площадь зависит от величины периодической ежегодной летне-осенне-зимней сработки уровня и в отдельные годы достигает 60 % всей акватории водохранилища. Падение уровня создает крайне неблагоприятные условия для жизни гидробионтов на осушаемом участке, но, с другой стороны, в результате эффекта "летования" повышается продуктивность мелководий. Благодаря остаткам прошлогодней растительности, выполняющей функцию нерестового субстрата для фитофильных рыб, создаются прекрасные условия для их нереста в последующий год с высоким уровнем (Мордухай-Болтовской, 1974; Семерной, Митропольский, 1978). Анализ эффективности размножения рыб в Рыбинском водохранилище (Ильина, Поддубный, 1963; Ильина, Гордеев, 1972) показывает, что она во многом зависит не только от высоты его уровня в данном году, но и от типа уровня предшествующего. Наиболее благоприятным оказывается такой ход наполнения водохранилища, когда во время нереста рыб высота уровня намного (1,5—2,5 м) превышает отметку предыдущего года.

Судьба выклюнувшейся молоди, также в значительной степени, зависит от уровня. Л.К. Ильина (1968) пишет об исключительной чувствительности молоди к колебаниям уровня. При этом автор отмечает, что а) молодь держится на местах нереста почти все лето и отходит с мелководий только при наступлении неблагоприятных условий (и в первую очередь - понижение уровня) независимо от этапа развития; и б) выход молоди леща и плотвы из зарослей вызывает их отставание в росте из-за ухудшения условий питания по сравнению с прибрежными биотопами.

С другой стороны, при летней сработке (в июле-августе на 1.5 - 2 м) (Поддубный, 1960; Поддубный и др, 1984) значительно меньшее количество молоди гибнет в остаточных водоемах. Замедленное снижение уровня в августе—октябре приводит к задержке молоди и взрослой рыбы в образующихся на осушаемой зоне отшнурованных пересыхающих водоемах, где она погибает от заморных явлений или обсыхания.

Вышесказанное позволяет сделать вывод о том, что вклад этих участков в формирование рыбопродуктивности водохранилища может изменяться в значительных пределах и зависит в основном от временных параметров обводнения и степени обводнения. При благоприятном сочетании указанных факторов осушаемые участки защищенных мелководий играют главную роль в воспроизводстве большинства видов рыб, предоставляя им субстрат для нереста и места для нагула ранней молодежи.

Осушение открытых мелководий не приводит к таким контрастным последствиям. Кратковременное летование не вызывает повышения их продуктивности, поскольку представленные здесь песчаные почвы слабо зарастают из-за вымывания органики интенсивными придонными потоками воды. В результате сильных гидродинамических воздействий биомасса и видовое разнообразие здесь невелики. Заселяют эти участки виды, устойчивые к волнобою и колебаниям уровня. При обводнении, до уровня предшествующего осушению, они достаточно быстро восстанавливают свою биомассу, из покоящихся стадий и иммиграцией из прилегающих участков. Причем, независимо от указанных воздействий биомасса беспозвоночных здесь стабильно низкая. Все вышесказанное обуславливает крайне незначительную роль этих участков в формировании продуктивности водохранилищ.

Открытые мелководья, лишенные растительности и постоянно затопленные оказываются более бедными по уровню развития биоты, чем зарастаемые. На этих участках нагульные скопления рыб образуются только при пониженной ветровой активности, а с возрастанием ветрового воздействия рыбы покидают эти местообитания. Тем не менее, открытые мелководья играют значительную роль в формировании качества нагульных участков. Составляющие их донные субстраты: илистый песок и серый песчаный ил, имеют достаточно высокую продуктивность и занимают более 40 % от площади водохранилища. Основным фактором, лимитирующим продуктивность этой зоны, является волновое воздействие, которое приводит к эрозии субстрата и частичному выносу органики. Это воздействие усугубляется в маловодные годы и при ранней сработке уровня. Так, если на Рыбинском водохранилище при НПУ начало эрозии дна при скорости ветра

50 %-й обеспеченности частично прослеживается на глубине 5 м, то при ранней летней сработке на 1.5-2 м, волновое воздействие, вызывающее эрозию донных субстратов, в течение 1,5-2 месяцев из 3-4, оставшихся до ледостава, будет ощущаться на площади дна до 6-7-метровой изобаты, что составляет более 50 % от площади водохранилища. Эрозия донного субстрата вызывает увеличение доступности кормовых организмов инфауны и привлекает сюда рыб, образующих при наступлении штиля нагульные скопления со сравнительно высокой численностью.

В заключение следует отметить, что во временном аспекте степень и эффективность использования рыбами мелководных участков в значительной мере зависит от активности и стадии процессов переформирования грунтового комплекса мелководий под воздействием динамики вод. На первом этапе существования водохранилища гидродинамические процессы приводят к снижению этих показателей. В дальнейшем, с образованием динамически устойчивых к гидрологическому режиму водохранилища донных отложений, способствующего перемещению процессов формирования продуктивных биотопов ближе к берегу, интенсивность использования рыбами мелководных участков снова возрастает.

Подобная динамика степени использования рыбами мелководных участков находит отражение в общей картине распределения рыб по акватории водохранилища на разных этапах формирования его экосистемы.

2.2. Распределение рыб и факторы его определяющие

Рыба, обладая значительно более высокой относительно других гидробионтов подвижностью достаточно наглядно отражает экологическую ситуацию в водоеме через динамику распределения, уходя из зоны действия негативных факторов и создавая скопления на участках с благоприятной ситуацией.

В динамичных условиях водохранилищ пространственное распределение рыб может служить одним из общеэкологических показателей состояния рыбной части сообщества.

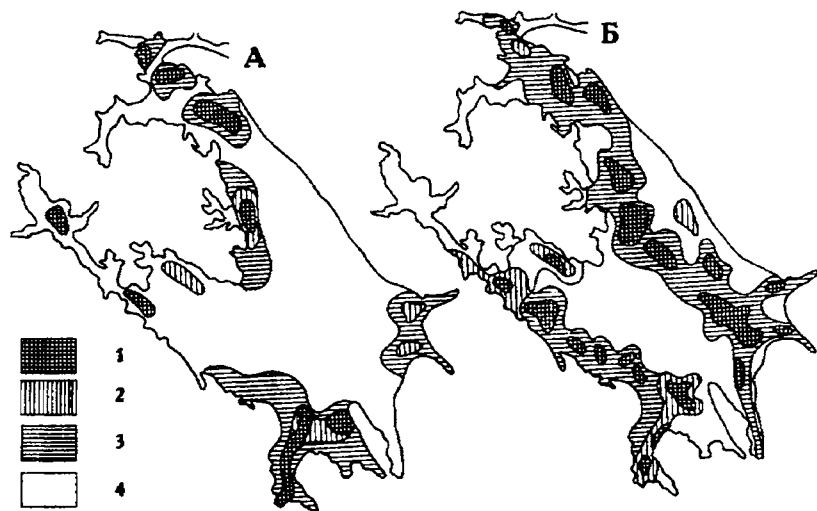


Рис. 2.2. Распределение придонных рыб в Рыбинском водохранилище:
 А - в первые годы после затопления; Б - на этапе резкого увеличения
 численности (Поддубный, 1971): 1 - максимальные уловы,
 2 - средние, 3 - низкие, 4 - случайные уловы

В распределении рыб по акватории Рыбинского водохранилища, как и в динамике численности, выделяются 3 основных этапа (Поддубный, 1971). В 40-е годы после заполнения водохранилища (рис. 2.2, А), когда основные скопления взрослых придонных рыб были приурочены к средним и эстуарным участкам речных плесов, и в 50-е годы в фазе вспышки трофии (рис. 2.2, Б), когда образовались значительные по площади скопления в озерном плесе водохранилища, расположившиеся вдоль старых русел рек в местах с развитой поймой (Поддубный, 1971), наблюдалось интенсивное использование рыбой затопленных пойменных участков как в речных плесах, так и в открытой части водоема. На рис. 2.2 видно, что практически на всем протяжении рыбные скопления примыкают к береговой линии. Поскольку в эти годы на вооружении ихтиологов отсутствовали эхолоты, единственным методом изучения распределения рыб было исследование много-

летней динамики размеров промысловых уловов на различных участках акватории водохранилища. Наибольшие уловы давал сетной лов на прирусловой пойме и русле. Однако значительные скопления образовывались и в прибрежной полосе, где рыбу активно отлавливали неводами. В период с 50 по 60 годы на водохранилище в среднем за месяц промысел использовал до 27 неводов.

Начиная с 60-х годов (фаза трофической депрессии) происходит уменьшение численности рыб за счет разрушения гидродинамическими воздействиями нерестовых и нагульных участков мелководий. Наступает длительный период стабилизации численности, но расширение нагульных ареалов многих видов рыб продолжается за счет освоения ими участков интенсивного илонакопления озерного плеса, в том числе и удаленных от старых русел крупных рек. Одновременно происходит распад крупных скоплений, отличавшихся повышенной плотностью особей и образование в большом количестве мелких. Резкие изменения на мелководных нагульных и нерестовых участках, связанные с гидродинамическим воздействием, приводят к сокращению численности целого ряда локальных прибрежных группировок рыб. Максимальные по плотности скопления отмечаются только на затопленных руслах рек и прилегающих к ним участках затопленной поймы (рис. 2.3). Следует отметить, что с этого периода на водохранилище начинается резкое сокращение прибрежного неводного лова: с 60-х по 70-е гг. промысел использовал в среднем за месяц 17 неводов, в 70-е гг. - 4 и в 80-е гг. - 3 невода. Начиная с 1968 года, рыбодобытчики переходят на использование тралового лова в районах затопленных русел рек.

В 70-е годы начинается период постепенного повышения трофии. По сравнению с 30 - 60-ми годами в водохранилище биомасса бентоса возросла почти в 3 раза (Поддубная, 1988). Это увеличение произошло как за счет увеличения биомассы на русловых биотопах, так и благодаря расширению площадей продуктивных биотопов на затопленной пойме, заменивших биотопы затопленных почв. По сравнению с началом 70-х годов (Семерной, Митропольский, 1978) число видов, обнаруженных в составе макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища, увеличилось в 2,5, а биомасса — в 3 раза (Щербина, 1993).

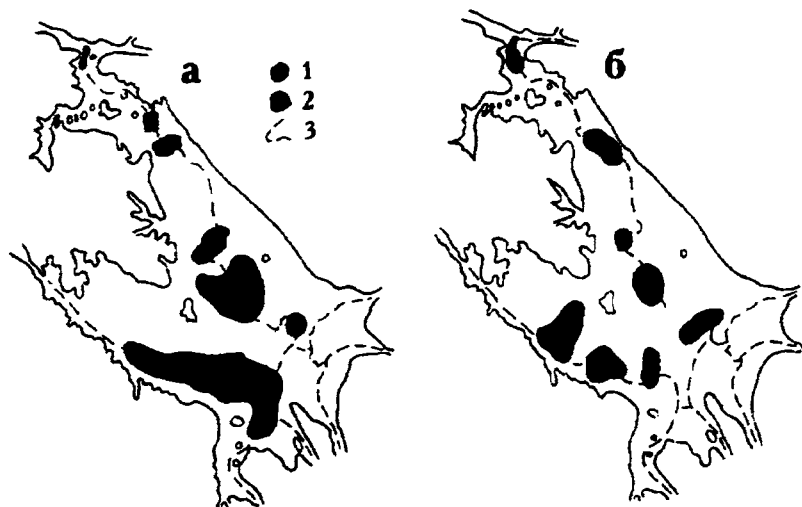


Рис. 2.3. Распределение наиболее плотных скоплений рыб в придонном слое (Экологические факторы..., 1993):
 а - август 1982 г, б - август 1984 г., 1 - плотность более 150 кг/га,
 2 - плотность 100 - 150 кг/га, 3 - русла рек

Отметить наступление данной фазы по уровню ихтиомассы или ихтиопродукции крайне сложно в связи с постоянно возрастающим объемом вылова рыбы, нивелирующим приросты в рыбном сообществе. При этом статистика вылова не дает представления об объеме изъятия, т.к. значительный процент пойманной рыбы не учитывается и приходится на браконьерский вылов.

Единственным регистрируемым ответом рыб на эту фазу развития экосистемы водохранилища является расширение ареала их обитания за счет пойменных участков в сторону уменьшения глубин, чему способствует возрастание устойчивости грунтового комплекса к гидродинамическим воздействиям и распространение процессов формирования продуктивных биотопов на прибрежные участки. Рыболовственные организации также отметили этот факт, и концу 90 годов начал возрождаться прибрежный неводной

дов - количество неводов по водохранилищу возросло до 12 шт.

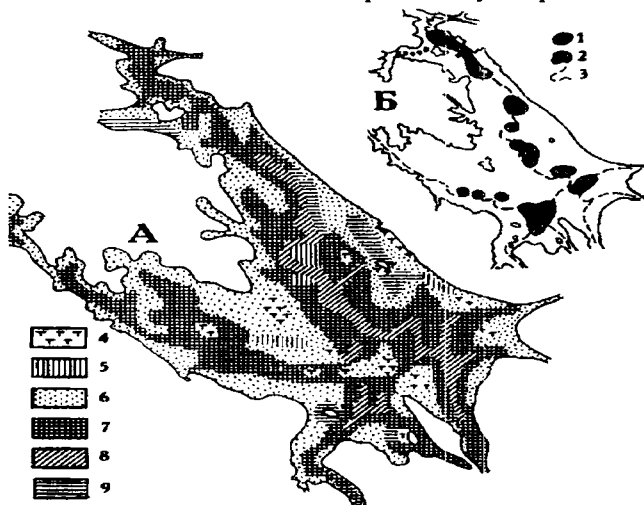


Рис. 2.4. Схема распределения: А - донных отложений по материалам грунтовой съемки 1978 г. (Законнов, 1981), Б - наиболее плотных скоплений рыб в придонном горизонте в июле 1987 г. (Экологические факторы..., 1993) в Рыбинском водохранилище: 1 - плотность рыб более 150 кг/га, 2 - плотность 100 -150 кг/га, 3 - русла рек, 4 - затопленный торф, 5 - почвы, 6 - песок и илистый песок, 7 - песчанистый серый и серый ил, 8 - переходный ил, 9 - торфянистый ил

Следует отметить, что в настоящее время и на глубоководных участках - на затопленном русле и прирусловой пойме, рыбы расширили нагульные участки и распределены более равномерно, чем раньше. Одна из причин этого, возможно, заключается в расширении зон высокой кормности при относительно стабильном уровне численности рыб-бентофагов (Экологические факторы..., 1993). Все приводимые схемы распределения рыб указывают на практически полное их соответствие распределению песчанистого серого и серого ила (рис. 2.4), на котором отмечаются максимальные биомассы бентоса (табл. 2.2)

Улучшение условий нагула на пойменных участках водохранилища вызвало более интенсивное их использование бентофагами в период нагула. Скопления рыб (рис. 2.5, 1), сравнимые по

плотности группировок, то коэффициент корреляции между биомассой бентоса и плотностью бентосоядных рыб, прежде всего леща, оказывается высоким - 0,6. Кроме того, следует учитывать то, что распределение бентоса сильно отличается от распределения рыб по уровню агрегированности.

Качество кормовых участков водохранилища может значительно отличаться по уровню доступности корма при сходной биомассе бентоса. Доступность может определяться наличием целого ряда отпугивающих или лимитирующих распределение рыб факторов антропогенного и естественного происхождения. Особенно это необходимо учитывать при сравнении участков русловых водохранилищ, т.к. в верхних участках или речных плесах условия обитания рыб остаются близкими к исходным (речным) и они сильно отличаются от таковых в нижних участках и озерных плесах. Характеризовать кормовые условия при подобных сравнениях только биомассой не совсем корректно. Например, проникающая способность рыб в донный субстрат при питании инфузой в значительной мере определяется типом и гранулометрическим составом грунта (Суетов, 1939).

Нами, с помощью водолазной техники, были проведены работы по выяснению распределения участков мелководий, используемых для нагула крупным лещем. Крупный лещ (> 900 г) при питании нарушает поверхностный слой серого песчанистого или серого ила, оставляя углубления в форме воронки диаметром 7-6 см и глубиной 4-5 см. Исследования показали, что на мелководных биотопах максимальное количество воронок ($\text{шт}/\text{м}^2$) обнаруживается на пойме глубже 5 м, где слой мягкого субстрата, измерявшийся погружением в грунт мерной линейки, не менее 2-3 см. На участках с глубинами менее 5 м, где субстрат представлен песком с тонким слоем ила встречаемость воронок значительно меньше (рис.2.7). Интересно, что биомасса бентоса на сравниваемых участках практически одинакова: $12,9 \text{ г}/\text{м}^2$ и $13,7 \text{ г}/\text{м}^2$ (Щербина, 1993).

Эти же исследования показали, что лещем избегаются и биотопы с биоценозом дрейссены, который проходит полосой вдоль берега на глубинах от 4 до 5 м, хотя и здесь биомасса бентоса не ниже, чем на избираемых биотопах - $13,5 \text{ г}/\text{м}^2$. По результатам

этой работы видно, что важными лимитирующим фактором, ограничивающим территорию нагула крупного леща, являются степень минерализации донного субстрата, в данном случае, значительная примесь в илу остатков раковин дрейссены.

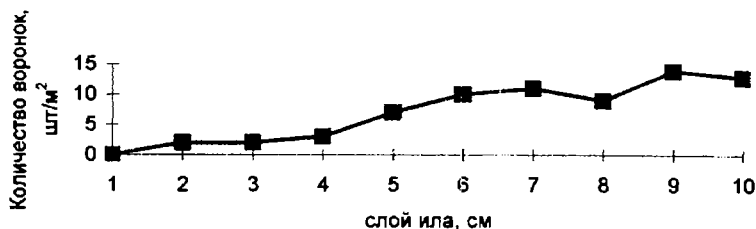


Рис. 2.7. Интенсивность использования нагульных участков лещем в зависимости от слоя ила

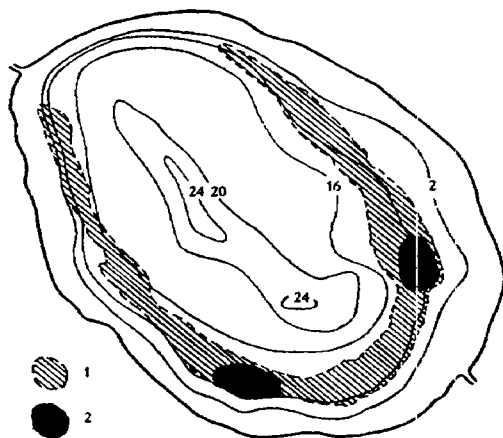


Рис. 2.8. Схема распределения леща в оз. Плещеево (Малинин, Линник, 1983):

1 - улов 1-5 шт./сеть, 2 - улов 10-20 шт./сеть

Сходный результат был получен при изучении распределения леща оз. Плещеево (Малинин, Линник, 1983; Малинин и др., 1983), где все меченые ультразвуковыми метками особи перемещались в сравнительно узкой полосе глубин, где донный субстрат представлен илистыми грунтами, а биомасса бентоса $19,6 \text{ г/м}^2$ (рис. 2.8) (Баканов, 1983).

Отсутствие заходов рыбы на участки озера с меньшими глубинами, которые характеризуются песчаными грунтами, обусловлены, по мнению авторов (Малинин и др., 1983), механическими свойствами песчанного субстрата, снижающего эффективность добывания пищи, хотя биомасса бентоса здесь не опускается ниже 20 г/м^2 (Баканов, 1983).

Не учитывается при указанном анализе и суточная динамика пищевой активности, при которой возможно несоответствие расположения нагульных биотопов и мест "отстоя" рыб в периоды низкой пищевой активности. Например, наши исследования (Экологические факторы..., 1993) в пойменном водоеме площадью 40 га показали, что лещи с ультразвуковыми метками светлое время суток, при минимальной двигательной активности, проводили на участке этого водоема, характеризующемся наибольшими глубинами, слабым развитием мягкой водной растительности, плотным грунтом и небольшими биомассами кормового бентоса. В вечернее время они переходили по узкой протоке на участок с развитой мягкой водной растительностью и высокими биомассами бентосных организмов. В утренние часы происходил обратный переход. Местонахождение лещей в темное время суток совпадало с участками повышенной плотности моллюсков (коэффициент ранговой корреляции по Спирмену $r_s = 0,57$, при $p < 0,05$), которые составляли основу питания леща в этот период.

В Рыбинском водохранилище отмечены факты, когда лещ и крупный половозрелый синец летом образовывали очень плотные скопления (до 500 кг/га), состоящие из стай мигрирующих между русловыми и пойменными участками (Экологические факторы..., 1993).

При анализе связи между состоянием популяции "мирных" рыб и уровнем развития кормовой базы следует учитывать, что в водохранилище, где окружающая среда характеризуется быстрыми, непериодическими колебаниями различных факторов, распределение хищника и жертвы, отличающихся уровнем мобильности, будет совпадать только в течение периода благоприятного для кормодобывания. Влияние какого-либо негативного фактора, может вызвать миграцию рыб и образования их скоплений на участках с худшими кормовыми условиями, но дающих защиту от воздействия данного фактора. Кроме

того, иммигранты, ушедшие от воздействия неблагоприятного фактора на смежные биотопы, сами распределяются вне зависимости от распределения корма и маскируют эту зависимость для туводных рыб. В этом случае наблюдатель может констатировать отсутствие связи распределения скоплений рыб с распределением участков с высоким уровнем развития кормовой базы, но это никоим образом не говорит об отсутствии связи между состоянием популяции рыб и уровнем развития кормовой базы.

Например, распределение хищных (рыбоядных) рыб и их жертв ("мирных" рыб), имеющих сравнимый уровень мобильности и адекватную реакцию на большинство лимитирующих их распределение факторов, во всех исследованных водохранилищах волжского каскада было сходным ($r = 0.57 - 0.94$, при $p < 0.05$) (Кияшко и др., 1985).

Ранее нами (Gerasimov, 1994), в работе, посвященной влиянию на поведение рыб степени временной и пространственной стабильности среды, показано, что среда с высокой степенью изменчивости является сильным стимулирующим фактором, приводящим к оптимизации пищевого поведения рыб, что проявляется в высоком уровне соответствия их распределения нагульным участкам, особенно в благоприятное для кормодобывания время. Это наиболее характерно для водохранилищ, где среда характеризуется крайне высоким уровнем нестабильности.

Следовательно, в нагульный период основным фактором, определяющим избирательность местообитаний рыбами, является обилие и доступность существующих на них популяций кормовых организмов. Остальные, в основном абиотические факторы, определяют временную и пространственную устойчивость скоплений рыб на избираемых ими местообитаниях.

Мелководные местообитания, с одной стороны, имеют достаточный уровень продуктивности для образования на них нагульных скоплений рыб, а с другой - подвержены сильному влиянию колебания уровня и гидродинамических воздействий, которые определяют сложно прогнозируемый механизм взаимодействия рыб и их жертв. Его сложность заключается в том, что процесс активного кормодобывания на этих участках периодически прерывается миграциями, связанными с избеганием рыбами негативных гидродинамических воздействий. Повторяемость подобных воздейст-

вий определяется силой ветра и количеством ветренных дней в течение нагульного периода конкретного года.

2.3. Механизмы нарушающего воздействия гидрологических факторов на местообитания и жизнедеятельность гидробионтов

Для эффективного прохождения большинства биотических процессов (например, накопления органики, прироста численности популяции, конкурентного исключения, и т.д.), которые хорошо изучены для естественных озер, требуется адекватное количество времени при относительно ненарушенных условиях. В окружающей среде мелководных сообществ водохранилищ, имеющей тенденцию к быстрым, непериодическим и с большой амплитудой колебаниям, часто очередное нарушающее воздействие происходит раньше, чем процесс дойдет до стадии, свойственной логике развития популяции естественного водоема, например, достигнет потенциально возможного прироста и начнет расселение, или стабилизируется на определенном уровне обилия, достигнув стадии конкурентного исключения. Обилие гидробионтов в таких условиях часто лимитируется не трофическими условиями местообитания, а уровнем воздействия нарушающего физического фактора и условиями, в которых проходит восстановление биоты в последующий период.

Именно для мелководий водохранилищ наиболее справедливо мнение некоторых авторов о том, что нарушения (disturbance), которые выводят организмы и сообщества из статического состояния равновесия, являются достаточно обычными и часто катастрофическими событиями (Карт и Freemark, 1985). Рыбы и другие организмы постоянно испытывают комплекс больших и малых нарушений, которые изменяют их и их среду, но при этом достаточно трудно или невозможно объективно определить порог, при котором периодические последовательные события станут нарушением. Кроме того, эти пороги могут отличаться для разных организмов в одной и той же среде (Карт, 1994). Чтобы преодолеть подобную неопределенность, Д.Л. Харпер (Harper, 1977) разделил и дал определение понятиям "нарушение" и "катастрофа". Он оп-

ределил "нарушения" как события, которые с определенной вероятностью могут произойти в последовательных поколениях в популяции, и "катастрофы" как редкие события, не определяющие устойчивость сообществ к подобного рода воздействиям, т.е. большое количество адаптированных особей или популяций в сообществе способны пережить нарушения той или иной силы, в то время как катастрофы вызывают смертность независимо от индивидуальной или популяционной приспособленности.

Интенсивность нарушающего воздействия и его периодичность определяет тип регулирования, степень участия и роль отдельных видов организмов в процессе развития сообщества на нарушенном местообитании после окончания нарушающего воздействия. При воздействиях сравнительно низкой интенсивности и достаточно часто повторяющихся животные имеют возможность адаптироваться и минимизировать степень их негативного воздействия, перемещаясь в безопасные районы, слои грунта или отвечая на неблагоприятные воздействия образованием покоящихся стадий. При этом они сохраняют репродукционный потенциал и в последующий период реколонизируют нарушенный биотоп, быстро наращивая биомассу, и значительную роль в становлении популяций играют плотностно зависимые процессы регулирования (Lack, 1954), при которых конкуренция ограничивает и стабилизирует продукцию.

Напротив, при более интенсивных и достаточно редко повторяющихся воздействиях животные из-за неадекватной воздействию оборонительной тактике подвержены частичной или полной элиминации, что приводит к полной или значительной потере репродукционного потенциала. В результате, в этом случае в период восстановления доминирует плотностно-независимое (Andrewartha, Birch, 1948) регулирование структуры популяции, когда успех колонизации нарушенного участка и эффективность продуцирования управляется случайными факторами - вероятностью заселения участка тем или иным организмом, прессом хищников и т.д.

При сходном уровне воздействия значительный выигрыш могут получить более подвижные гидробионты, способные избежать вредного воздействия активным уходом из опасной зоны и быстрым возвращением после окончания воздействия на участки с

отсутствием или пониженным, в результате элиминации, количеством конкурентов и повышенной, в результате разрушения убежищ, доступностью жертв. Исследования показывают, что способность высоко подвижных крупных потребителей к быстрой колонизации нарушенных местообитаний, может привести к тому, что выедание окажет большее влияние на восстановительные процессы, чем конкуренция между производителями (Breitburg, 1992). В пресноводных экосистемах такими подвижными гидробионтами являются рыбы, и они могут выступать в качестве фактора активно управляющего процессом восстановления сообщества. Это подтверждается известными данными об эффективном контролировании ими продуктивности (Nay, 1981; Power, 1981, 1984; Vanni и Findlay, 1990) и тем, что при их удалении из сообщества происходят значительные изменения в трофических пирамидах (Carpenter et al. 1985; Power 1990).

Эффект, производимый нарушающим воздействием на структуру сообществ в разных типах местообитаний, может в значительной степени различаться. Соответственно будет разной и роль рыб в управлении процессом восстановления этих сообществ.

Если нарушающее воздействие оказывает негативное влияние на жертв без нарушения емкости убежищ, привлекательность такого биотопа для рыб на начальном этапе восстановления будет низкой, так как избыточная продукция, доступная для потребления, появится тогда, когда численность популяции превысит емкость убежищ. Примером такого типа воздействия может служить нарушающее воздействие колебания уровня на биоценозы защищенного побережья, которое оказывает очень сильное влияние на биоту, приводя к значительному снижению обилия, за счет миграции и гибели гидробионтов. Совпадение по времени с наступлением начала зимнего периода снижает негативный эффект, приводя к «включению» у гидробионтов естественных механизмов, обеспечивающих зимовку - уход в более глубокие слои грунта, состояние анабиоза, образование покоящихся стадий и т.д., позволяющих одновременно перенести и осушение, и понижение температуры. Весной происходит быстрое восстановление сообщества благодаря необходимой меньшей степени обводнения для выхода беспозвоночных из зимующего состояния, чем рыбам для захода на эти участки. Кроме того, пищевая активность рыб в этот

период лимитируется низкими температурами, преднерестовым и нерестовым состоянием. В дальнейшем остатки прошлогодней и новая водная растительность в значительной степени снижают доступность беспозвоночных рыбам. В этом случае образование нагульных скоплений рыб на обводненных защищенных мелководьях происходит позже, когда сообщество восстановится до исходного уровня и конкуренция станет основным регулирующим фактором.

Сходная ситуация складывается на этих мелководьях и в результате катастрофического воздействия многолетнего осушения, когда наблюдается практически полная элиминация биоты на осушаемых участках. Единственное отличие в том, что в данном случае восстановление сообществ занимает более длительный период, что еще больше снижает роль данного местообитания в качестве нагульного участка для рыб.

В первом случае, при ежегодной периодичности процесса осушения-обводнения защищенных мелководий, их продуктивность восстановится в этот же год и останется стабильной и высокой на протяжении всего периода обводнения, что будет способствовать образованию на них нагульных скоплений рыб, характеризующихся относительно высоким уровнем временной и пространственной стабильности.

Во втором случае, восстановление продуктивности займет более длительный период и на первом этапе восстановления сообщества, когда продукция будет ниже потенциально возможной, нагульные скопления рыб могут характеризоваться меньшей стабильностью. Восстановление роли этих местообитаний как нагульных участков для рыб зависит от того, как быстро беспозвоночные смогут колонизировать нарушенное местообитание. В первую очередь, это будет обусловлено возобновлением ежегодного цикла осушения-обводнения. При благоприятных условиях, учитывая высокий уровень трофии участка (эффект летования) и защитную роль растительного субстрата, количественные характеристики восстановленного сообщества достигнут или превысят показатели исходного (качественно он может значительно отличаться), что скажется на стабильности и плотности скоплений нагуливающих здесь рыб.

На местообитаниях, испытывающих нарушающие воздействия, приводящие к эрозии субстрата и, соответственно, снижению емкости убежищ (участки открытого мелководья), скопления рыб формируются сразу после окончания воздействия.

Открытое мелководье в безледный период испытывает максимальные по интенсивности и повторяемости нарушающие воздействия. Во-первых, ежегодный цикл осушения-обводнения, во-вторых - волновое воздействие и ветровые течения (табл.1.2) разной интенсивности. Особенно это касается части мелководья от уреза воды до зоны начала трансформации волн: в главном плесе до 3 м, в речных плесах до 2 м (Курдин, 1976). Вероятность и продолжительность осушения данного участка открытого мелководья значительно выше, а небольшие глубины обуславливают высокую интенсивность гидродинамического воздействия. Благодаря такому уровню нарушающего воздействия это местообитание малопродуктивно и заселено специфической фауной с низким видовым разнообразием и выраженным доминированием 1-2 видов, имеющих наиболее эффективный защитный механизм против этих воздействий. Часто очередное нарушающее воздействие происходит раньше, чем популяция достигнет потенциально возможного прироста. Поэтому в отличие от других местообитаний, где преобладают популяции с S-образным типом роста (K), здесь более обычен J-образный рост (r). Катастрофическое воздействие на этот биоценоз может оказывать длительное осушение и сильные шторма, приводящие к значительной эрозии донного субстрата. Все остальные воздействия, благодаря высокому уровню адаптации к ним обитающей здесь фауны беспозвоночных, не приводят к сколько-нибудь значительной потере репродукционного потенциала и колебаниям обилия.

Низкая продуктивность и высокая гидродинамическая активность препятствует образованию здесь постоянных нагульных скоплений рыб, но отсутствие рыб не обязательно приводит к быстрому восстановлению популяций кормовых организмов до стадии конкурентных отношений. Высокий уровень повторяемости нарушений, особенно в годы с высокой ветровой активностью, может долгое время лимитировать продуктивность.

Более глубокая часть осушаемого мелководья с низкой периодичностью осушения и постоянно обводненное мелководье в ос-

новном испытывают нарушающее воздействие ветровых волн, приводящее к эрозии донного субстрата, интенсивность которой зависит от параметров волн и глубины места. В водохранилищах, характеризующихся значительным диапазоном колебания уровня в безледный период, один и тот же участок мелководья в течение сезона может иметь различную глубину и, соответственно, различный уровень эрозии при сходной гидродинамической активности.

Волновое воздействие, разрушая верхний слой донного субстрата, приводит к вымыванию из него организмов инфауны и сильному увеличению мутности за счет повышения содержания в воде взвеси из минеральных частиц. Минеральная взвесь негативно (вплоть до летального исхода) воздействует на условия обитания фильтраторов, молоди рыб и рыб, охотящихся с помощью зрения. Рыбы заранее покидают эти участки, уходя на глубины, недоступные для нарушающего воздействия данного фактора и возвращаясь на мелководье сразу после окончания воздействия.

Высокая подвижность рыб и увеличение доступности жертв приводят к тому, что на этих участках после уменьшения негативного воздействия уровень потребления резко возрастает. В результате, здесь образуются скопления рыб с высокой плотностью. Их временная стабильность обусловлена частотой подобных негативных воздействий, что, в свою очередь, обусловлено ветренностью конкретного года.

Сильное ветровое воздействие на обводненные мелководья, вызывающее изменения в трофических отношениях рыб, может опосредованно влиять и на трофическую структуру недоступных для подобного воздействия биотопов. При этом межбиотопные влияния могут, в конечном счете, быть более важными, чем эффекты внутри нарушенного биотопа (Wiens, 1992). Нарушающее воздействие, разрушая структуру донного субстрата, увеличивает доступность добычи, но одновременно приводит и к негативным изменениям условий обитания рыб (гидродинамики, мутности и т.д.), что сопровождается эмиграцией потребителей в смежные ненарушенные биотопы. В результате, в них создается избыточной пресс потребителей и возникают новые трофические отношения. Изменения в уровне потребления происходят и в нарушенной области, и в ближайшей ненарушенной, т.к. благодаря высокой под-

вижности рыб, нарушающее воздействие может расширять область влияния на участки, смежные с нарушенным.

Все указанные выше местообитания, за исключением верхнего горизонта осушаемого открытого мелководья несмотря на крайнюю временную нестабильность рыбных сообществ на них, играют значительную роль в качестве нагульных участков, т.к. составляющие их донные субстраты: илистый песок и серый песчанистый ил, имеют достаточно высокую продуктивность и занимают более 40 % от площади водохранилища.

Абиотические воздействия на мелководные участки водохранилищ затрагивают весь комплекс биотических взаимоотношений и процессов. Они могут определять продуктивность, распределение и межвидовые взаимодействия на прибрежных местообитаниях. Результатом их влияния является образование специфических местообитаний со своеобразной фауной, адаптированной к подобному рода критическим воздействиям.

Основными из этих факторов являются сезонные колебания уровня воды в водохранилище и ветровое воздействие, обуславливающее гидродинамическую активность на мелководьях. Короткопериодные колебания уровня, вызванные сейшами или прохождением волн попусков, вероятно, оказывают на гидробионтов локальное по пространству и кратковременное влияние. Из-за отсутствия информации по наличию такого рода воздействий на живые организмы эти факторы нами рассматриваться не будут.

2.4. Воздействие колебаний уровня на гидробионтов

Как уже отмечалось выше (гл. 1.), максимальная навигационная сработка для Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ может составлять 2.3, 2.3 и 2.5 м, а до горизонта мертвого объема – 4.5, 5.5 и 4.9 м соответственно. В первом случае к концу навигационного периода могут полностью осушаться защищенные мелководья со средней глубиной 2 м, а во втором – к концу марта–началу апреля – вся мелководная зона водохранилищ (табл. 1.3).

В среднем многолетнем плане колебания средневзвешенного по акватории водохранилищ уровня более сглажены и предпо-

водная сработка уровня от НПУ для всех водоемов составляет ~ 3–3.3 м. Причем, к концу навигационного периода понижения уровня достигают на Ивановском – 0.4, на Угличском – 0.27 и на Рыбинском водохранилище – 1.5 м (рис. 1.3). Защищенные и открытые мелководья на Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах полностью не осушаются. К концу навигационного периода их площадь соответственно сокращается на 40, 13 и 725 км² (на 19, 10 и 39 %) при общей площади мелководий 210, 124 и 1847 км². К началу весеннего наполнения водоемов в Ивановском водохранилище мелководья полностью осушаются, в Угличском может оставаться всего 0.6, а в Рыбинском – 313 км² мелководий (табл. 1.3). Необходимо отметить, что на Ивановском и Угличском водохранилищах к концу зимней сработки уровня и осушения мелководий ледяной покров непосредственно ложится на грунт. В Рыбинском водохранилище мелководья до глубины 2 м могут осушаться уже к декабрю при наличии на них ледяного покрова. В целом же к концу марта мелководья до глубины 3.3 м (на площади 1534 км²) находятся в непосредственном контакте со льдом. Охарактеризованное сезонное понижение уровня может приводить помимо обсыхания мелководий к отшнуровке в их пределах бывших озер и стариц и резкому ухудшению условий жизнедеятельности гидробионтов.

Следует отметить, что сроки наполнения и сработки водохранилищ, величина максимальных и минимальных уровней и соответственно площади осушения и обводнения могут варьировать в разные годы. Наиболее отчетливо это наблюдается в Рыбинском водохранилище. Так, по данным С.С. Бакастова (1976) за период с 1947 по 1973 гг. крайними сроками начало его осушения были 14 мая и 21 июня, начало наполнения - 5 марта и 18 апреля. Величина затопляемых площадей в разные годы изменялась от 776 км² (при повышении уровня на 1,72 м от горизонта мертвого объема) до 2377 км² (при повышении уровня на 5,26 м от горизонта мертвого объема), а сроки затопления - от 33 до 86 суток (среднее 59 суток). Естественно, что сходная картина наблюдается и при осушении: минимальное осушение за эти годы 500 км², при понижении уровня на 1,11 м, а максимальное 2469 км², при сниже-

нии уровня на 5,55 м. Продолжительность осушения изменялась от 287 до 338 суток, при средней в 306 суток.

Таким образом, осушаемые мелководья характеризуются своеобразием абиотических условий, в результате которых на них происходит формирование специфической флоры и фауны.

Влияние колебаний уровня на развитие кормовой базы рыб

Поскольку на открытых мелководьях из-за низкой продуктивности и высокой гидродинамической активности нагульные скопления рыб не образуются, ниже мы будем в основном рассматривать защищенные осушаемые и неосушаемые участки мелководий.

Попытка подсчитать коэффициент корреляции между биомассой бентоса крупных водохранилищ и колебаниями уровня в них (Ривьер, Баканов, 1984), показала, что он сравнительно мал: $r = -0,37$. Но корреляционное отношение оказалось гораздо выше $-0,71$, т. е. увеличение колебаний уровня отрицательно сказывается на развитии бентоса, но связь эта не прямолинейная.

Степень воздействия осушения на беспозвоночных в значительной мере зависит от временных параметров этого процесса. Если его начало совпадает с началом естественного "неблагоприятного фактора" - наступлением зимы, животные, адаптированные к подобным воздействиям, успевают подготовиться к неблагоприятным условиям (мигрировать, образовать покоящиеся стадии и т.д.). Весной, если обводнение совпадает с процессом повышения температуры, восстановление ценозов идет достаточно интенсивно и биоценоз качественно и количественно восстанавливается до уровня, предшествовавшего осушению. Этому способствует следующее: а) при осушении и промерзании гидробионты лучше всего выживают в грунтах с высокой влагоемкостью (Овчинников, 1949, цит. по Семерной, Митропольский, 1978), представленных в основном толстым слоем ила с большим содержанием отмершей растительности; б) развитие идет под защитой субстрата - прошлогодней и новой растительности; в) развитие идет при слабой пищевой активности рыб из-за низкой температуры и нереста.

Интенсивность нарушающих воздействий нарастает при временном сдвиге осушения и обводнения в ту или иную сторону, что для отдельных наименее приспособленных видов уже может иметь катастрофические последствия.

Более раннее начало осушения приводит к тому, что многие виды погибают не успевая полностью завершить свое развитие и оставить покоящиеся стадии (Мордухай-Болтовской, 1974). Но более подвижные организмы успевают мигрировать на более глубокие участки, отступая вместе с водой. В результате на обсыхающем побережье часто наблюдается «мнимое» повышение биомассы в результате скопления организмов на участках с остатками воды (Семерной, Митропольский, 1978).

Более позднее осушение способствует выживанию организмов, образующих покоящиеся стадии, но снижение уровня после замерзания водоема приводит к тому, что верхний слой донного субстрата примерзает к нижней поверхности льда. При обводнении лед всплывает, разрушая структуру субстрата.

Даже раннее затопление мелководий может привести к элиминации некоторых видов. Необычно ранний паводок 1970 г. при еще не оттаявших грунтах пагубно сказался на развитии эмбрионов в коконах олигохет (Семерной, Митропольский, 1978).

Многолетнее осушение, которое наступает в маловодные годы (например, трехлетнее осушение мелководий Рыбинского водохранилища в 1971 - 73 гг.), можно рассматривать как катастрофу для осушаемых мелководий, когда биота этих местообитаний практически полностью гибнет. По данным В.И. Митропольского (1978) наибольшей приспособленностью для выживания в осушаемой зоне отличаются моллюски. Такие виды, как *Pisidium casertanum*, *Pisidium obtusale* выживали без воды около 20 месяцев, а *Valvata pulchella*, а *P. casertanum* и *P. obtusale* просуществовали 20 месяцев практически без отхода. Но даже они могут пережить только один летний маловодный сезон. Самой устойчивой к длительному пересыханию оказалась *Valvata piscinalis*, живые особи этого вида были обнаружены на участке мелководья, который не заливался в течение 34 месяцев, т.е. этот вид пережил двухлетнее осушение, но все перечисленные виды устойчивых к осушению моллюсков не относятся к основным кормовым организмам.

Большинство видов гидробионтов, имеющих гораздо большее значение в питании рыб, значительно уступают этим моллюскам по устойчивости к длительному осушению и способны переносить только периодические ежегодные понижения уровня. Так сферииды—*Euglesa hensowana* и *Neopisidium moitessierianum*, а также молодь *Anodonta piscinalis* и *Dreissena polymorpha* быстро погибают сразу после спада воды. Тубифициды способны выжить в таких условиях некоторое время, уходя вглубь на 7—10 см (Семерной, 1974). Хирономиды вида *Lipiniella arenicola*, доминирующие по численности в открытых мелководьях Рыбинского водохранилища, при обсыхании грунта зарывались глубоко в песок, где и переносили безводный период, включая зимнее время (Щербина, 1993).

Личинки ручейников, стрекоз, поденок и жуков, пиявки после обнажения грунтов быстро погибают или выедаются птицами (Семерной, Митропольский, 1978).

Формирование фауны в защищенном побережье после ее гибели в результате 2-3-летнего обнажения грунтов проходит аналогично таковому на впервые заливаемых площадях (Семерной, Митропольский, 1978). В первую очередь залитые участки заселяют хирономиды как путем миграции из ранее обводненных площадей, так и путем «вторжения» с воздуха. Наряду с хирономидами таким же путем вселяются и другие насекомые, имеющие водных личинок, но основным источником фауны для заселения вновь заливаемого верхнего горизонта служил не осушаемый горизонт побережья (Константинов, 1969; Семерной, Митропольский, 1978). В первый год восстановления фауны в бентосе преобладают личинки хирономид. На втором месте - водные личинки других насекомых. Обилие олигохет и моллюсков восстанавливается гораздо медленнее. После почти полной гибели беспозвоночных при осушении мелководий в 1972—1973 гг. для восстановления фауны олигохет понадобилось несколько лет с высоким уровнем, чтобы достичь состояния 1969—1971 гг.

Вероятность катастрофических последствий воздействий данного фактора наиболее велика на участках мелководья между изобатами 3 и 5 м. По данным С.С. Бакастова (1976) снижение уровня ниже 3 м, в среднем, происходит раз в 2 года, а ниже 4 м - раз в 4 года. За это время на данных участках успевает образоваться

ся биоценоз, на котором кроме специфической фауны осушных местообитаний, развивается фауна, не приспособленная к воздействию переодического осушения. Эти гидробионты не выдерживают осушения и практически полностью погибают, приводя к значительным колебаниям обилия беспозвоночных.

Воздействие колебаний уровня на условия нагула рыб

Проведенные нами исследования по зависимости посещаемости рыбами мелководных нагульных местообитаний от колебаний уровня Рыбинского водохранилища, показали, что у них наблюдается четкая реакция на его изменения.

Поскольку негативное воздействие осушения на кормовых беспозвоночных проходит без нарушения емкости убежищ, привлекательность такого биотопа для рыб на начальном этапе восстановления будет низкой, так как доступная для потребления часть продукции появится тогда, когда численность популяций жертв превысит емкость убежищ среды.

Для исследования этого вопроса нами проводились траления и сетные обловы на заостровных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища с глубинами 2-2.5 м. Формирование рыбных скоплений на этих местообитаниях происходит в апреле-мае и связаны они с нерестом (рис. 2.9). Продолжительность существования скоплений определяется сроками наступления благоприятных условий для нереста массовых фитофильных видов рыб. Чаше резкое снижение численности наблюдается к середине мая. После этого на мелководьях остаются малочисленные особи поздно нерестящихся видов и разновозрастные представители прибрежных внутривидовых экологических форм плотвы и окуня. Нагульные скопления начинают формироваться во второй половине июня, достигая максимума численности в июле (рис. 2.10, 2.11). Их основу составляют неполовозрелые особи леща и синца (рис. 2.10).

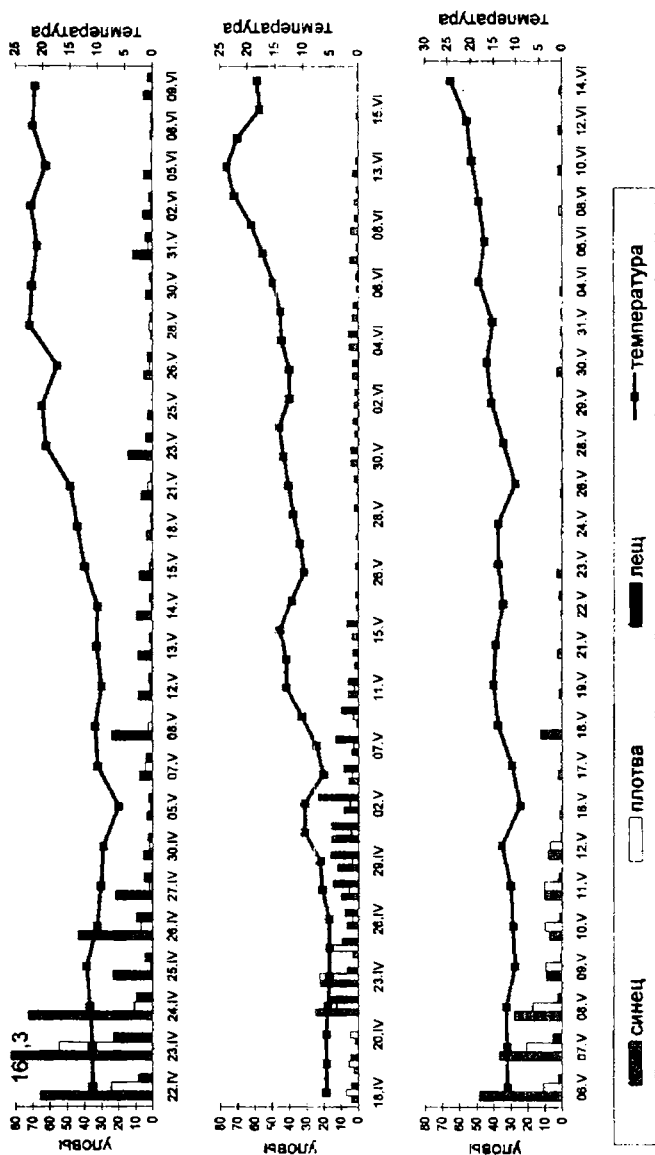


Рис. 2.9. Плотность и видовая структура прибрежных нерестовых скоплений рыб на защищенных мелководьях Волжского плеса Рыбинского водохранилища соответственно в 1995, 1997-1998 гг.

Рис. 2.10. Состав уловов на участке защищенного мелководья в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

На начальном этапе этот процесс в меньшей степени зависит от колебаний уровня - временные параметры формирования скопления примерно сходные. При позднем достижении максимума уровня в 1994 г. (рис. 2.10) нагульные скопления неполовозрелых леща, синца ($L = 15 - 18$ см) и плотвы образовались здесь во второй декаде июня и достигли максимальной численности во второй декаде июля при максимальном уровне.

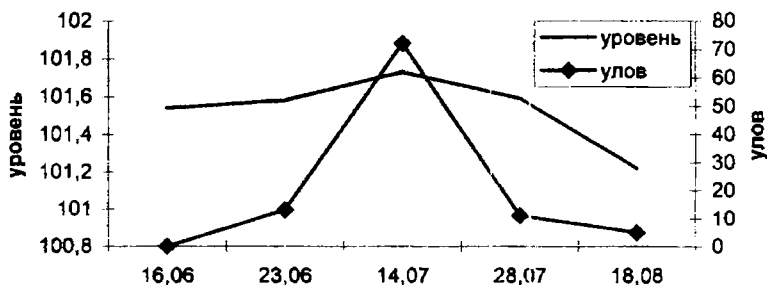


Рис. 2.11. Динамика уловов на мелководном защищенном участке в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в зависимости от изменения уровня в 1994 г.

В 1995 году (рис. 2.12), когда максимум уровня был отмечен уже в конце мая (101.8 м), нагульные скопления, в основном неполовозрелого леща, также образовались во второй декаде июня, но достигли максимальной численности раньше, чем в 1994 г. - в третьей декаде июня, когда началось понижение уровня.

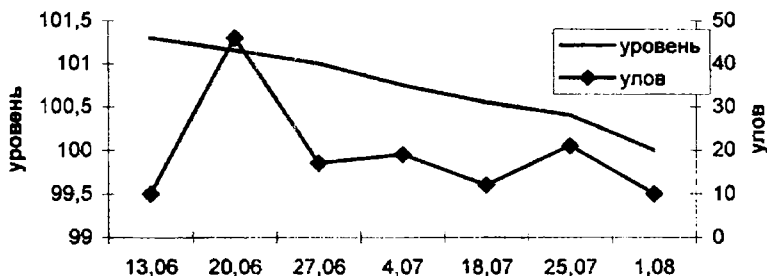


Рис. 2.12. Динамика уловов на мелководном защищенном участке в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в зависимости от изменения уровня в 1995 г.

Наиболее выраженная зависимость состояния рыбных скоплений защищенных участков осушаемых мелководий от уровня наблюдается на этапе после достижения максимальной численности. Процесс снижения численности скопления всегда обусловлен снижением уровня водохранилища. В 1994 году при снижении уровня на 0.6 м к третьей декаде августа, рыбы, составляющие основу скоплений (лещ, синец) с мелководий практически исчезли (рис. 2.11).

Процедура полиномиальной регрессии показала значимую связь численности рыб в скоплении и параметров изменения уровня (коэффициент детерминации 99.6, $p < 0.01$). Сходная картина наблюдалась и в 1995 году. Снижение уровня к концу июня на 25 см привело к снижению уловов в 3 раза, и в дальнейшем последние сильно не изменялись (рис. 2.12). Коэффициент корреляции Пирсона для этого случая равнялся 0.68 ($p < 0.08$).

На осушаемых открытых мелководьях осеннее снижение уровня вызывает "мнимое" повышение биомассы беспозвоночных в результате скопления здесь организмов, мигрирующих с осушаемых участков (Семерной, Митропольский, 1978). Кроме того, снижение уровня способствует увеличению воздействия волн и течений на участки мелководий, над которыми уменьшается высота столба воды. В результате повышается степень эрозии, сопровождаемой интенсивным процессом вымывания бентосных организмов из донного субстрата. Такое повышение доступности кормовых организмов обуславливают образование на этих местообитаниях в штилевую погоду скоплений рыб, в основном состоящих из половозрелых особей леща (рис. 2.13).

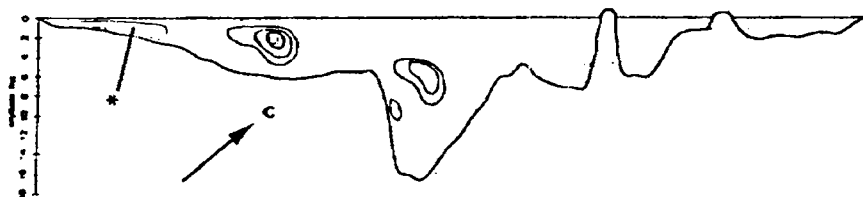


Рис. 2.13. Распределение рыбы в Волжском плесе Рыбинского водохранилища при слабом юго-восточном ветре в октябре 1988 г.
(* - прибрежное скопление рыб на глубине 1-2 м)

Для изучения вопроса влияния уровня на скопления рыб в пределах участков открытого неосушаемого мелководья были проведены исследования с еженедельными тралениями на пойменных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища в местах с глубинами 4-5 м на удалении 900 м от берега и в местах

с глубинами 6-7 м на удалении 1700 м от берега.

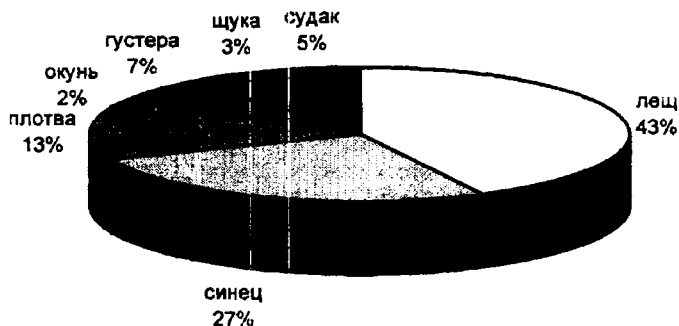


Рис. 2.14. Состав уловов на мелководных неосушаемых участках в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

На обводненных мелководьях, в отличие от участков защищенного осушаемого мелководья, нагульные скопления рыб образуются практически сразу после окончания периода нереста, в них представлены практически все наиболее многочисленные виды, встречающиеся на пойменных местообитаниях (рис. 2.14). В июне численность этих скоплений достигает максимума или близка к нему (рис. 2.15 - 2.17).

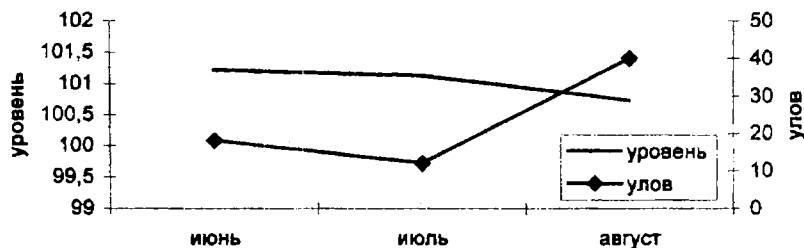


Рис. 2.15. График динамики уловов на мелководных участках в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и изменения уровня в 1991 г.

Дальнейшая направленность динамики численности скоплений зависит от стабильности уровня. Например, в 1991 и 1993 годах уровень достиг максимальной отметки к концу мая и держался практически неизменным до сентября-октября. В этих условиях в течение всего периода наблюдения отмечалось повышение уловов на траление с максимумом в августе-сентябре (рис.2.15, 2.16).

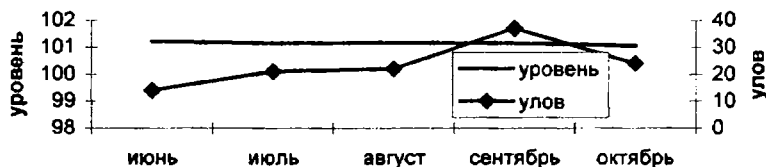


Рис. 2.16. График динамики уловов на мелководных участках в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и изменения уровня в 1993 г.

В 1992 и 1994 гг. уровеньный режим был более динамичным — сразу после достижения максимума наблюдалось его снижение. Сходные изменения наблюдались и в численности скоплений рыб на мелководьях. В 1992 г. в конце мая уровень достиг максимальной отметки, и затем сразу началось его достаточно быстрое снижение. Из-за ранней сработки уровня массового захода нагуливающих рыб на мелководья не наблюдалось (рис. 2.17).

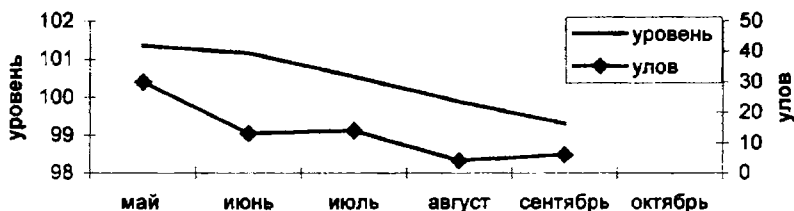


Рис. 2.17. График динамики уловов на открытых мелководных участках в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и изменения уровня в 1992 г.

В этот год были отмечены самые низкие уловы в течение нагульного периода. Одновременно со снижением уровня наблюдалось и снижение уловов. Коэффициент корреляции Пирсона между уровнем и численностью скоплений рыб для этого случая составил 0.79 ($p < 0.01$).

В 1994 г. наибольшие отметки уровня наблюдались с мая до третьей декады июля. В этот период отмечались максимальные уловы на траление (рис. 2.18). В последней декаде июля началось снижение уровня и одновременное с ним снижение уловов (коэффициент корреляции Пирсона - 0.81, при $p < 0.1$).

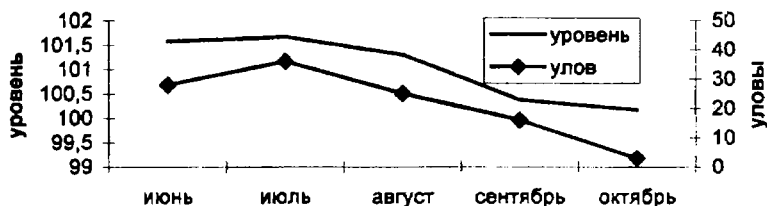


Рис. 2.18. График динамики уловов на мелководных участках в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и изменения уровня в 1994 г.

Регрессионный анализ показал, что линейная модель достаточно хорошо аппроксимирует данные зависимости величины среднемесячных уловов (Y) от уровня (Z) в 1992 и 1994 годах. Уравнение модели для 1992 года имеет следующий вид:

$$Y = -1278 + 12,9 Z.$$

Корреляция модели с наблюдаемыми данными составила 0,88 (при $p < 0.01$), значение R^2 показало, что 77 % вариативности среднемесячного улова связано с изменением уровня. Для 1994 года было получено сходное уравнение:

$$Y = -1711 + 17,2 Z.$$

Корреляция модели с наблюдаемыми была выше, чем в 1992 году - 0,94 (при $p < 0.05$), значение R^2 показало, что 89 % вариативности среднемесячного улова связано с изменением уровня.

Эти же исследования, кроме факта наличия зависимости устойчивости скоплений рыб на мелководьях от уровня, показали, что чувствительность рыб к изменениям уровня обратно пропорциональна глубине, на которой формируется рыбное скопление.

На заостровных участках с максимальными глубинами 2.5 м в 1994 году улов снизился в 7 раз при снижении уровня на 0,5 метра (рис. 2.11), а в 1995 - в 3 раза при снижении уровня на 30 см (рис. 2.12).

Анализ результатов тралений на глубинах 4-5 м и 6-7 м показал, что в 1992 году при снижении уровня на 2 м достоверная связь посещаемости рыб с ним была отмечена на той и другой траловой станции (соответственно $r = 0.79$ при $p < 0.2$, $r = 0.75$ при $p < 0.2$) (рис. 2.19).

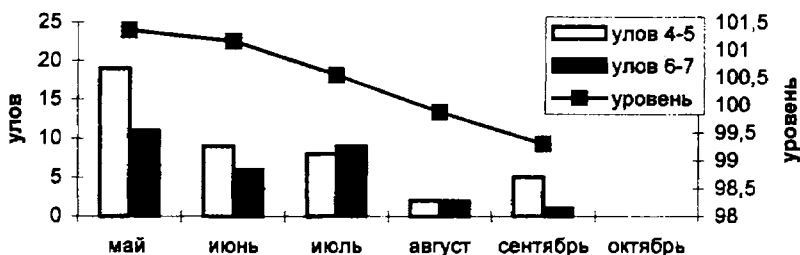


Рис. 2.19. График динамики уловов на двух траловых станциях (глубина 4-5 м и 6-7 м) на участке открытого мелководья и изменение уровня в 1992 г.

В 1994 году на границе открытого мелководья с глубинами ~ 4 м при сработке уровня на 1.4 м произошло снижение уловов в 6 раз. При этом достоверная зависимость отмечена только для станции с глубинами 4-5 м ($r = 0.63$ при $p < 0.3$). Для станции с глубинами 6-7 м $r = 0.41$ (при $p < 0.5$) (рис. 2.20).

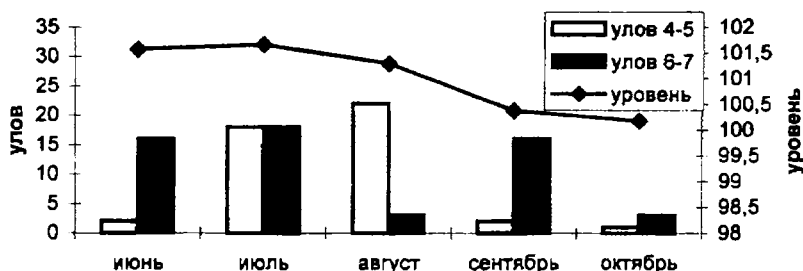


Рис. 2.20. График динамики уловов на двух траловых станциях (глубина 4-5 м и 6-7 м) на участке открытого мелководья и изменение уровня в 1994 г.

При незначительных колебаниях уровня (± 20 см) в 1993 г. на траловых станциях с глубинами 4-5 м и 6-7 м зависимости посещаемости рыб от уровня отмечено не было (рис. 2.21).

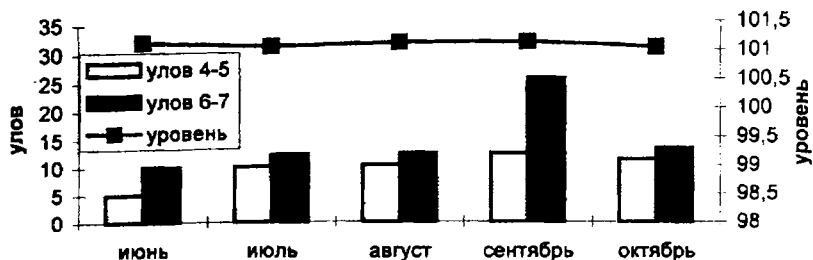


Рис. 2.21. График динамики уловов на двух траловых станциях (глубина 4-5 м и 6-7 м) на участке открытого мелководья и изменение уровня в 1993 г.

В нагульный период уровень водохранилища оказывает опосредованное и прямое воздействие на временные и пространственные характеристики рыбных скоплений. Опосредованное воздействие сказывается, через зависимость от уровня режима процесса развития кормовой базы рыб при обводнении потенциальных нагульных участков на защищенных осушаемых местообитаниях. Прямое воздействие уровня связано с высокой чувствительностью рыб к его колебаниям. Рыбы, обитающие в водохранилищах, вероятно, адаптированы к колебаниям уровня, что позволяет им заблаговременно уйти из осушаемой зоны мелководий. Это проявляется как на осушаемых, так и постоянно обводненных местообитаниях. Чувствительность рыб к изменениям уровня обратно пропорциональна глубине, на которой формируется рыбное скопление.

При достаточной степени обводненности формирование рыбных скоплений идет вне зависимости от колебаний уровня, а наиболее выраженная зависимость наблюдается после достижения их максимальной численности. Направленность процесса изменения численности скоплений зависит от стабильности уровня.

Воздействие колебаний уровня на интенсивность нереста и выживаемость молоди рыб

Интенсивностью воспроизводства, в первую очередь фитофильных рыб, в значительной мере определяются качественные и

количественные характеристики мелководных скоплений рыб. Это относится к видам, нерестящимся, а впоследствии и нагуливающимся на этих участках, а также к хищникам, для которых рождающаяся здесь молодь составляет основу питания. Режим уровня, во многом определяющий успешность прохождения молодь всех наиболее критических стадий онтогенеза на первом году жизни, является наиболее важным абиотическим фактором, влияющим на успешность воспроизводства, а, следовательно, и на процесс формирования указанных скоплений.

В зависимости от колебаний уровня его негативное воздействие на урожайность нового поколения рыб может проявиться практически на любой стадии онтогенеза, т.е. благоприятный уровень для нереста может смениться неблагоприятным уровнем для нагула или зимовки молоди и наоборот. Это является основной причиной, затрудняющей анализ зависимости урожайности поколений рыб от уровня режима водохранилища. В своей работе Л.К. Ильина и Н.А. Гордеев (1980) по этому поводу замечают, что попытка вывести какие-либо зависимости урожайности поколения от уровня наполнения водохранилища не всегда дает ожидаемый результат. Тем не менее, они делают вывод о том, что "тип уровня режима водохранилища определяет процесс формирования растительности на прибрежных мелководьях и, следовательно, нерестилищ фитофильных рыб, а также условия инкубации икры и нагула молоди".

Нами была предпринята попытка оценки влияния уровня режима Рыбинского водохранилища на урожайность поколений наиболее массовых фитофильных видов, молодь которых играет важную роль в продукционных процессах на мелководьях. Поскольку на разных этапах процесса воспроизводства на выживание молоди влияют различные параметры уровня режима, мы поставили задачу определить как степень их совокупного воздействия, так и вклада каждого из факторов в это воздействие.

Рассматривались следующие параметры уровня режима Рыбинского водохранилища: максимальный уровень (X_1), выраженный в абсолютных отметках, м; время достижения максимального уровня (X_2) в днях, отсчитываемых от 1 января; начало летней сработки уровня (X_3), отсчитываемое в днях от 1 мая; скорость летней сработки уровня (X_4) за период с момента начала сработки

до конца июля, см/сут; минимальный уровень сработки (X_5), м; время достижения минимального уровня (X_6) в днях, отсчитываемых от 1 января. Поскольку все предыдущие авторы в своих работах упоминали важность температурного фактора, мы ввели показатель суммарного тепла, накапливаемого водной массой за безледный период (X_7), град/дни.

Для анализа были использованы фактические данные по параметрам уровенного режима Рыбинского водохранилища и урожайности трех нерестящихся на мелководье видов рыб Рыбинского водохранилища: леща по данным Ильиной и Гордеева (1980) (Y_1), плотвы (Y_2), синца (Y_3) по данным А.С. Стрельникова (Современное состояние..., 1997).

Анализ данных показал, что зависимость между значениями рыбопродукции и параметрами уровенного режима нелинейна. Для учета нелинейности связей между урожайностью отдельных видов рыб и показателей уровенного режима использовался метод пошаговой процедуры, с помощью которого были получены наилучшие уравнения множественной регрессии, где последовательность коэффициентов множественной регрессии определялась значимостью входящих в уравнения параметров уровенного режима.

Для оценки урожайности леща была использована формула:

$$Y_1 = -821 - 17X_4 + 0.06X_7 + 7X_1 + 0.3X_3, \quad R^2 = 0.75.$$

Коэффициент детерминации показывает, что около 75 % колебаний урожайности обусловлено влиянием указанных параметров и наиболее значимый из них - скорость летней сработки уровня. Далее, в порядке убывания значимости, идут суммарное тепло и максимальный уровень водохранилища. Начало летней сработки уровня, играет второстепенную роль.

Для оценки урожайности плотвы была получена формула:

$$Y_2 = 814 - 24X_5 + 19X_4 + 14X_1 + 0.5X_7 + 0.3X_2, \quad R^2 = 0.96$$

Изменчивость показателя урожайности плотвы на 96 % обусловлена влиянием параметров уровенного режима и наиболее значимый - минимальный уровень сработки, затем - скорость летней сработки и максимальный уровень. Менее значимы суммарное тепло и время достижения максимального уровня.

Для оценки урожайности синца использовалась формула:

$$Y_3 = -399 + 13X_1 - 0.7X_2 + 15X_4 - 8X_5, \quad R^2 = 0.71.$$

В этом случае около 71 % изменчивости урожайности определяется параметрами уровня режима. Наиболее значимыми являются максимальный уровень и дата его наступления, а затем - скорость летней сработки уровня и минимальный уровень сработки.

Одно из основных воздействий уровня на интенсивность нереста осуществляется через площади залития нерестилищ (Ильина, Гордеев, 1970, Поддубный и др., 1984).

Для выяснения этой роли уровня в наши расчеты были введены следующие параметры уровня режима: максимальный уровень и время достижения максимального уровня. Максимальный уровень - это уровень, который был достигнут в водохранилище в конкретный год. Величина достаточно отвлеченная, т.к. готовность к вымету половых продуктов у разных видов наступает в зависимости от температуры воды на нерестилищах, и в независимости от времени наступления достаточной степени обводненности подходящего для нереста субстрата. В данный год уровень может быть оптимальным для залития максимального количества нерестового субстрата, но к моменту нереста ранненерестующего вида залитие нерестилищ еще будет недостаточным. Для учета этого фактора в расчеты был включен параметр - "время достижения максимального уровня".

Как показал анализ, наибольшее значение в формировании урожайности эти параметры уровня режима играют у синца: "максимальный уровень" - первый параметр уравнения, а "время достижения максимального уровня" - второй. Это вполне логично, т.к. синец приходит на нерест первым из указанных видов рыб, и скорость залития нерестового субстрата для него наиболее актуальна. В меньшей степени от этих параметров зависит плотва, которая нерестится позже синца. Поэтому у нее "максимальный уровень" - третий параметр уравнения, а "время достижения максимального уровня" - последний. Еще позднее нерестится лещ. В это время подъем воды в водохранилище практически заканчивается, и у него значимым является только показатель "максимального уровня".

Следующим воздействием, оказывающим большое влияние на результаты нереста, является снижение уровня, вызывающее перемещение молоди на другие биотопы, условия нагула, на которых не всегда могут быть благоприятными. Например, когда молодь, не достигшая необходимой кондиции для обитания вне зоны водной растительности, уходит из них по мере понижения уровня.

Исследования Л. К. Ильиной (1968) показывают очень высокий уровень зависимости молоди от зарослей водной растительности на протяжении всего нагульного периода. Уход молоди из заросших мелководий происходит только под действием неблагоприятных факторов, например исследования в августе 1962 г. (Ильина, 1968) доказали, что "молодь держалась около растительности и выходила на открытое место только тогда, когда была потревожена. Наибольшая концентрация молоди в многочисленных стаи наблюдалась, как и раньше, у самого берега, по краю густых зарослей. Лишь во второй половине августа при ветреной дождливой погоде и значительном понижении уровня молодь отошла на глубокие участки". Сходные результаты были получены автором и во время исследований в 1964 году: "К 30 июня стал снижаться уровень воды и начало обсыхать мелководье. В связи с этим стала уменьшаться зона растительности и без того незначительная в этом году. Молодь концентрировалась в небольших куртинах рдеста на глубине 70—80 см".

На основании этих исследований автор (Ильина, 1968) делает следующие выводы: а) молодь держится на местах нереста почти все лето и отходит с мелководий только при наступлении неблагоприятных условий независимо от этапа развития; б) выход молоди леща и плотвы из зарослей вызывает их отставание в росте, что указывает на ухудшение условий питания по сравнению с прибрежными биотопами.

Ранний вынос молоди из заросших мелководий способствует повышению ее доступности для хищников, поскольку защитное поведение молоди менее эффективно на новых местообитаниях по сравнению с типично пелагическими мелкими видами рыб. Нетрудно предположить, что хищники переходят на питание этой молодью (табл. 2.3).

**Таблица 2.3. Встречаемость видов-жертв в питании хищных рыб
Рыбинского водохранилища в годы с ранним и поздним
понижением уровня**

Вид жертв	Раннее понижение уровня			Позднее понижение уровня		
	Щука	Судак	Окунь	Щука	Судак	Окунь
Лещ 0+	+	-	+	-	-	-
Плотва 0+	+	+	+	-	-	-
Окунь 0+	-	+	+	+	+	+
Ерш	+	-	-	-	+	+
Судак 0+	-	-	+	-	-	-
Снеток	-	+	-	+	+	+
Ряпушка	-	-	-	-	+	-

Для выяснения роли вышеуказанных факторов в формировании урожайности фитофильных видов в наши расчеты был введен следующий параметр уровня режима - "начало летней сработки уровня".

Как показал анализ, данный параметр играет определенную роль только для леща. Для него более благоприятны годы с поздним началом сработки уровня водохранилища. Синец и плотва, для которых данный параметр оказался незначимым, нерестятся раньше леща и имеют гораздо более высокий темп роста на ранних этапах онтогенеза. В результате, к моменту начала сработки уровня они достаточно обеспечены пищей и имеют размеры и навыки для эффективной обороны от хищников. Молодь нерестящегося позже леща и имеющая более низкий темп роста приобретает эти навыки позднее. Ранняя сработка уровня ухудшает условия нагула молоди леща и увеличивает ее смертность от выедания хищниками.

Проведенный нами эксперимент показал, что искусственная задержка молоди леща на участках литорали, отделенных от остальной акватории водохранилища дамбами, в годы с ранним понижением уровня позволяет получить молодь с гораздо более высокими показателями весового и линейного темпов роста, чем на естественных биотопах (табл. 2.4, Б). Этого эффекта не наблюдалось в годы с высоким и устойчивым уровнем воды (табл. 2.4, А).

**Таблица 2.4. Сравнение веса и длины сеголетков леща
из обвалованного водоема и водохранилища**

Показатели	п	Значения средних		Разница средних	Коэффициент вариации	
		водохранилище	Обвалованный вод-м		водохранилище	обвалованный вод-
А – поздняя сработка уровня						
Вес, г	100	2.01	2.05	0.04	14	6
Длина, мм	100	45	46	1	30	10
Б - ранняя сработка уровня						
Вес, г	60	1.47	1.99	0.52 (p<0.05)	10	5
Длина, мм	60	39	44	5 (p<0.05)	22	11

В водохранилищах большое влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов оказывает режим сработки уровня в летне-осенний период. Позднее и замедленное его снижение в период с августа по октябрь приводит к тому, что на 100000 га мелководий (площадь между отметками уровня 102-100 м) молодь остается в остаточных водоемах и погибает в подледный период. Несмотря на нивелировку дна мелководий под действием волнения и заиления примерно 20-25 % из них представляют собой понижение, не имеющее связи с глубоководной зоной и отшнуровывающиеся при позднем падении уровня (Поддубный, 1960).

Исследования А.Г. Поддубного (1960) показали, что общая гибель молоди и частично взрослой рыбы (плотва, щука, язь) в отшнурованных водоемах на мелководьях Рыбинского водохранилища может достигнуть 6 % от общей численности, при этом в большей степени страдает молодь щуки - 65,3 % от общего числа погибших; молодь окуня - 19 %; молодь плотвы - 9,6 %; молодь налима - 1,4 %; молодь прочих видов - 4,7 %.

Глубокая зимняя сработка уровня (приближающаяся к мертвому объему водохранилища) приводит к серьезным нарушениям режима зимовки рыбы. Увеличение гидродинамической активности водных масс, связанное с зимним понижением уровня, приво-

дит к вынужденным перемещениям рыб с тратой энергии, необходимой для выживания в течение 3-4 месяцев до начала питания, к повышенной доступности хищникам, к гибели от удушья отшнурованных понижениях дна и т.п. Так, в зиму 1957/58 г. в Рыбинском водохранилище полностью погибли популяции линя и карася.

Для выяснения роли вышеуказанных факторов в формировании урожайности фитофильных видов в наши расчеты были введены следующие параметры уровненного режима: "скорость летней сработки уровня", "минимальный уровень сработки" и "время достижения минимального уровня".

Первый параметр оказался значимым для всех исследованных видов, но у леща, в отличие от других рыб, полученная зависимость оказалась отрицательной. Это связано с теми же причинами, что и положительная зависимость урожайности леща от параметра "начало летней сработки уровня". Из-за позднего нереста и низкого темпа роста (по сравнению с остальными указанными видами) молодь леща не успевает набрать необходимых кондиций для обитания на не заросших водной растительностью биотопах. Поэтому ранняя и сравнительно быстрая сработка уровня оказывает негативное влияние на урожайность леща. Молодь плотвы и синца на этот параметр реагируют положительно в связи с морфологической и физиологической готовностью к обитанию на незаросших биотопах.

Вторая возможная причина значимости параметра "скорости летней сработки уровня" для плотвы и синца в том, что при поздней и медленной сработке происходит задержка молоди в остаточных водоемах на литорали с последующей её гибелью. Как это отмечалось выше (Поддубный, 1960), молодь плотвы составляет до 10 % от общего числа погибших рыб. Лещ, в отличие от этих видов, в конце августа - начале сентября активно покидает мелководья, переходя на более глубокие участки прирусловой поймы и больше на мелководья, и не выходит. Плотва и синец отходят вместе с уровнем, продолжая все это время оставаться недалеко от уреза, годовики этих видов на следующий год возвращаются на мелководные биотопы.

Эти же причины объясняют значимость параметра "минимальный уровень сработки" для плотвы и синца и отсутствие его

значимости для леща. Места зимовки леща, очевидно, совпадают с теми биотопами, которые молодь этого вида выбирает в августе-сентябре, и находятся ниже уровня зимней сработки уровня (если она не достигает критических отметок). Плотва и синец, зимующие в непосредственной близости от уреза, вынуждены менять место зимовки с каждой подвижкой уровня, перемещаясь ближе к участкам с максимальными глубинами - затопленным руслам рек. Обратная зависимость урожайности этих видов от параметра "минимальный уровень сработки" скорее всего определяется кислородными и температурными условиями на мелководьях в подледный период. По данным Т.Н. Курдиной и Н.В. Буторина (1968) при сработке уровня в зимний период на мелководные участки поступают обескислороженные грунтовые воды и при очень медленном водообмене содержание кислорода снижается до значений 0,1 - 1,0 мг/л. На участках, расположенных ближе к руслу, гидродинамика более активна за счет стокового течения больших рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, и здесь соответственно более благоприятный кислородный режим.

Таким образом, вышеприведенные расчеты показали, что наиболее значимыми для урожайности являются следующие параметры уровня: максимальный уровень, время достижения максимального уровня, начало летней сработки уровня, скорость летней сработки уровня, минимальный уровень сработки. Уровни значимости каждого из этих параметров для исследованных видов рыб сильно различаются и определяются экологией, присущей конкретному виду. Основные различия в уровне значимости параметров весенне-летнего режима уровня (X_1 - X_3) наблюдаются между ранне- (синец и плотва) и поздненерестящимися (лещ) видами.

Существующий уровеньный режим водохранилища в наибольшей степени соответствует биологии плотвы. Отклонения в весеннем режиме уровня могут лимитировать урожайность синца, а в летнем - леща. Это можно пролонгировать на другие массовые виды нерестящихся на мелководье рыб. Язь и судак реагируют на изменение режима уровня как синец, а густера и уклейка - как лещ. К видам, нерестящимся на мелководьях, урожайность которых практически не лимитируется уровнем режимом, кроме плотвы, следует отнести окуня. Устойчивость последних к воздействию

уровенного режима объясняется меньшей требовательностью к нерестовому субстрату.

Последний параметр, который был рассмотрен нами в данной работе, "суммарное тепло, накапливаемое водной массой за безледный период", не относится к уровенному режиму, но его роль в формировании урожайности отмечалась авторами, ранее исследовавшими данный вопрос (Ильина, Гордеев, 1980; Поддубный и др., 1984). Он оказался значимым только для леща и плотвы. Такое обстоятельство, возможно, объясняется тем, что ежегодно на момент нереста указанных видов в регионе Рыбинского водохранилища отмечается похолодание, параметры которого (момент наступления, продолжительность и степень понижения температуры) могут в значительной степени определять интенсивность нереста и выживание икры и молоди леща и плотвы.

Сходные результаты на основании данных многолетних наблюдений (1973-1980 гг.) получены Б.О. Бергельсоном с соавторами (1984), урожайность рыб Иваньковского водохранилища коррелировала прежде всего с метеоусловиями, уровенным режимом и обусловленного им состояния нерестилищ в водоеме. Нестабильность уровня и неблагоприятные метеоусловия отрицательно сказываются на выживаемости икры ранненерестующих видов: язя, щуки, жерева, голавля. При значительной суточной сработке уровня в отдельные годы на нерестилищах гибнет до 40 % икры щуки. По этой причине наряду с урожайными поколениями, достигающими численности 1.5 - 1.8 млн.шт. сеголетков щуки, отмечались неурожайные - 300-400 тыс. шт. (Бергельсон и др., 1984).

По данным М.П. Бойцова (1984) на Угличском водохранилище, как и на Иваньковском, поколения различных лет у многих видов имеют значительные колебания численности в зависимости от метеорологических условий и уровенного режима в весенний период. Но размах колебаний численности молоди язя, щуки, здесь несколько уже.

Из вышесказанного следует, что переменный уровень в значительной степени определяет эффективность использования рыбами мелководных местообитаний, накладывая множество временных и пространственных ограничений. Опосредованно, через описанные выше воздействия, он определяет скорость и уровень

развития кормовой базы рыб. К прямым воздействиям относятся: во-первых, зависимость от режима уровня степени и времени затопления потенциальных мест нереста, что определяет интенсивность и эффективность нереста, а во-вторых - продолжительность существования и размеры мелководных нагульных скоплений практически всех возрастных групп рыб.

2.5. Гидродинамическое воздействие на гидробионтов

Мелководная зона водохранилищ в безледный период подвергается воздействию гидродинамических, гидрометеорологических и геоморфологических факторов. Причем, интенсивность геоморфологических процессов, зависящая от колебаний уровня и первых двух из указанных факторов, способствует постоянному переформированию рельефа дна мелководий. Активные процессы взмучивания и перераспределения донных осадков приводят к выносу из мелководной зоны биогенов, а механическое воздействие перемещающихся масс песка оказывает негативное воздействие на развитие водной растительности и донной фауны, служащей кормом для рыб.

Наиболее интенсивное влияние гидродинамики испытывают открытые осушаемые и неосушаемые мелководья. В водохранилищах, характеризующихся значительным диапазоном колебаний уровня в безледный период, один и тот же участок мелководья в течение сезона может иметь различную глубину и соответственно различную степень воздействия на дно ветрового волнения и течений при сходных метеорологических условиях.

Наши исследования показали, что волны и течения могут в значительной степени влиять на структуру и динамику осадконакопления практически на всей площади мелководной зоны водохранилища. Это происходит в результате волновой эрозии: взмучивания и последующего перераспределения донного осадка.

Например, в Рыбинском водохранилище при средних скоростях ветра и НПУ интенсивность эрозии дна мелководий минимальна в речных плесах водоема (I и II тип мелководий) и максимальна в его главном плесе (III и IV типы мелководий). Усиление скорости ветра или снижение уровня приводят к резкому возрастанию интенсивности эрозии. При уровне ниже НПУ на 1 метр

даже при средних скоростях ветра от 40 до 60 % площади мелководий подвержено эрозионным процессам (табл. 1.8). Снижение уровня на 2,5 м от НПУ приводит к сокращению площади водной поверхности открытых мелководий на 1175 км² (табл. 1.3) и при этом от 65 до 100 % оставшейся площади подвержено интенсивной эрозии дна. При штормовых ветрах, даже при НПУ, эрозия дна отмечается во всех плесах на площади не менее 40 %.

Следствием ветровой эрозии дна является взмучивание верхнего слоя донного субстрата. В мелководной зоне водохранилища - это песок и илистый песок. При этом песок средних и крупных фракций в основном перемещается, не отрываясь от дна, в то время как мелкий песок с органическими частицами переносится на большие расстояния (Распопов и др., 1990) и аккумулируются на более глубоких участках дна за пределами мелководий. Именно этим объясняется то, что в настоящее время грунты открытых мелководий Рыбинского водохранилища представлены исключительно песчанистыми отложениями, вкрапления которых отмечаются на глубинах 6 м, а на некоторых участках, где волны имеют максимальный разгон - даже на глубине 8 - 10 м (Законнов, 1981). Кроме того, зафиксировано проникновение песчанистых частичек (размером 0,1 - 0,01 мм) и ниже 10-метровой изобаты, где их количество в илистых пробах может достигать 30 % (Экологические факторы..., 1993).

С.В. Эмерсон (Emerson, 1989), изучавший влияние ветра на мелководные сообщества мягких грунтов, считает, что прибрежная гидродинамика лимитирует величину продукции бентоса, контролируя важные для его метаболизма абиотические (температура воды, перенос осадков) и биотические (поступление пищи) факторы. Он в своих исследованиях получил значимую отрицательную корреляцию скорости ветра с величинами продукции бентоса: общий бентос - 0.32, макробентос - 0.12 и мезобентос - 0.52. Исходя из этого он делает вывод, что поток энергии в сообществах прибрежного бентоса регулируется, прежде всего, абиотическими факторами и, в первую очередь, переносом седиментов потоками воды. Для Рыбинского водохранилища это подтверждается наличием на глубине от 4 до 5 метров вдоль берегового пояса *Dreissena polymorpha*, которая, будучи фильтратором, перехватывает поток органики, выносимый ветровыми течениями из

литорали. По нашим данным продуктивность придонно-пойменного комплекса, который формируется на пойменных участках с глубинами более 6 м, в значительной мере определяется поперечным транспортом наносов ветровыми течениями из мелководной зоны.

По данным ряда исследователей ветровое волнение определенным образом воздействует и на пространственную структуру пелагических скоплений рыб. При усилении ветра отмечается увеличение плотности рыб на русловых участках, и, прежде всего, за счет подхода рыб с ближайших мелководий (Малинин, Литвинов, 1990; Экологические факторы, 1993). В период штиля пелагические скопления рыб характеризуются пространственной неравномерностью. Напротив, при длительном ветровом волнении распределение рыб становится более равномерным (Терещенко, Линник, 1994).

Кроме указанного прямого воздействия на рыб, волны и течения оказывают сильное негативное влияние на рыбное население водохранилища через лимитирование степени зарастания открытых мелководий водохранилища водными макрофитами. Объясняется это тем, что основу рыбного населения водохранилища по количеству видов и ихтиомассе составляют фитофилы, для которых водная растительность необходима не только в качестве нерестового субстрата, но и для подрастания молоди на первом году жизни.

Гидродинамическое воздействие на кормовую базу рыб мелководных местообитаний

Процессы разрушения продуктивных мелководных участков приняли особенно большие масштабы в озерных плёсах Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского водохранилищ. Если в начальный период формирования Рыбинского водохранилища значительные площади мелководий были заняты затопленными лесами и залитыми пашнями, то к настоящему времени затопленные леса в основном исчезли, а там, где еще сохранились, лесная почва перекрыта вторичными пылеватými и мелкими подвижными иловыми слоем до 10 - 15 см (Курдин, 1976). Почвы лугов и пашен переработаны и в значительной степени перекрыты илами и илистыми

ми песками (Курдин, Зиминова, 1971). На участках, где доминировали процессы размыва почв, основная их часть занята обнаженными песчанистыми и супесчанистыми почвами. Только в верхнем горизонте защищенных от волнобоя участков побережья, которые составляют всего 1,3 % от площади водохранилища, обильно развивается водная, земноводная и наземная растительность, грунты сохраняют свою структуру. Здесь постоянно отлагается масса растительной органики, поддерживающая продуктивность участков. Столь же невелико зарастание мелководий в Горьковском и Волгоградском водохранилищах - 1,4 - 0,9 % от площади водоема.

По данным И.М. Распопова с соавторами (1990) воздушно-водные и погруженные растения могут произрастать при больших динамических нагрузках, но в тех местах, где гидродинамические параметры ниже критических, при которых происходит перемещение донного субстрата. Так, максимальные донные скорости не должны превышать 20 см/с. По нашим данным, благоприятные условия для укоренения и произрастания водной растительности в Рыбинском водохранилище создаются только при НПУ. При снижении уровня, даже при средних по силе ветрах, когда максимальные донные скорости составляют > 20 см/с более 50 % донного субстрата мелководий подвержено волновой эрозии (табл. 1.8). При ветрах 1 % обеспеченности максимальные донные скорости у линии начала обрушения штормовых волн могут достигать 80 см/с и более.

На открытых, пологих, песчаных мелководьях длительные штормы приводят к уничтожению всякого животного корма в толще воды. Быстрее всего гибнут фильтраторы — ветвистоусые рачки (Дзюбан, 1977). Фауна открытых песчаных мелководий, подверженных волновому перемешиванию, значительно беднее заросших и глубоководных участков водоема (Столбунова, 1976).

Негативным влиянием волнового воздействия и периодического осушения объясняется существование тесной положительной корреляционной зависимости ($r = +0.93$) между глубиной и общим числом обнаруженных видов (табл. 3.3) (Щербина, 1993). Сходная зависимость отмечена между глубиной и числом постоянных видов (виды с частотой встречаемости выше 50 %, $r = +0.94$). Минимальное число постоянных видов отмечено на глубинах до 2 м (глубинах разрушения ветровых волн и формиро-

вания волновых течений), максимальное - на глубине 5,5 м (табл. 2.5), т.е. мелководные участки открытого побережья Рыбинского водохранилища характеризовались минимальным числом обнаруженных видов (21—25), наибольшей ролью двух доминирующих видов (81—90 % по биомассе и 70—83 % по численности) и низким среднегодовым значением индекса разнообразия (Щербина, 1993).

Минимальные глубины открытого мелководья, на которых наблюдаются наиболее суровые условия существования для донных беспозвоночных (Распопов и др., 1990), занимал биоценоз *Lipiniella arenicola*—*Cladotanytarsus* gr. *mancus*. Оба вида имели различные механизмы приспособления к таким условиям. Личинки *Lipiniella arenicola* по мере сработки уровня воды в водохранилище постепенно зарывались глубоко в песок, иногда глубже 1 м, где и переносили столь длительный период высыхания, включая зимнее время. Личинки *Cladotanytarsus* gr. *mancus* при осушении прибрежья отступали вместе с водой, а оставшиеся особи через 2—3 недели погибали (Щербина, 1993).

Таблица 2.5. Распределение биомассы по глубинам на мелководных местообитаниях Рыбинского водохранилища (Щербина, 1993)

Глубина, м	А*	В**	Биомасса, г/м ²			
			Хиро- номиды	Олиго- хеты	Моллюски	Про- чие
0.95	31	4	4.28	0.06	0.01	4.43
1.45	21	4	8.71	0.03	0.05	8.79
1.95	25	5	1.60	0.11	0.38	2.10
2.45	30	7	6.26	0.05	0.77	7.08
2.95	41	11	6.20	0.81	1.49	8.51
3.45	59	14	5.07	1.22	5.22	11.52
3.95	62	14	4.61	5.48	3.34	13.47
4.45	66	18	4.71	5.99	2.83	13.70
4.95	71	19	4.07	5.76	3.99	14.01
5.45	67	15	6.99	3.69	2.13	13.46

А* - общее число видов;

В** - число видов с частотой встречаемости 50 %.

Роль степени защищенности мелководных местообитаний от гидродинамического воздействия на развитие бентоса хорошо проиллюстрирована работой В.П. Семернова и Ф.Д. Мордухай - Болтовского (1978) на примере Рыбинского и Ивановского водохранилищ, имеющих разную интенсивность волнового воздействия на мелководные местообитания при сходных ветровых условиях.

На участках открытого побережья в Ивановском водохранилище в прибойной зоне зарастание макрофитами сильно ослабевает, но полностью не исчезает, а отличается сильной разреженностью. В связи с этим, незащищенное побережье, хотя и беднее бентосом (как и планктоном), но далеко не в такой степени, как это наблюдается в Рыбинском водохранилище. В Ивановском водохранилище распределение биомассы бентоса на поперечном разрезе через незащищенное побережье имеет один максимум в русловой зоне (рис. 2.22, А I). На разрезе же через защищенное побережье прослеживаются два максимума у правого и у левого берега в верхнем горизонте побережья на глубине 0.5 м недалеко от уреза воды, которые сравнимы по биомассе с русловым участком (рис. 2.22, А II).

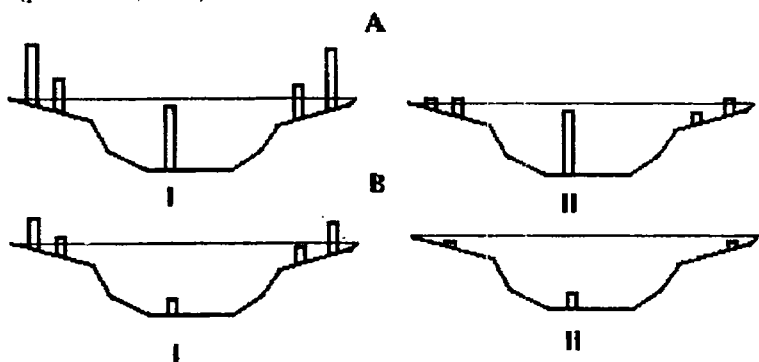


Рис. 2.22. Схема распределения биомассы бентоса на поперечном разрезе через водохранилища (Семерной, Мордухай-Болтовской, 1978):

А - Ивановское, Б - Рыбинское, I - разрез через защищенное побережье, II - разрез через незащищенное побережье

В Рыбинском водохранилище преимущественно в эстуарных участках (например, в Волжском плесе) в пределах защищенного

мелководья биомасса бентоса сравнима с таковой в русловой зоне (рис. 2.22, В I), но при этом значительно ниже, чем в Иваньковском водохранилище. На открытом мелководье биомассы бентоса ниже, чем в русловой зоне (рис. 2.22, В II).

Различие в бентосе между защищенным и незащищенным побережьем и в Рыбинском, и в Иваньковском водохранилищах достигает значительных величин. В обоих случаях на участках, защищенных от волнового воздействия, биомасса бентоса значительно выше, чем на открытом побережье. В последнем случае биомасса увеличивается с глубиной участка (рис. 2.23, табл. 2.5).

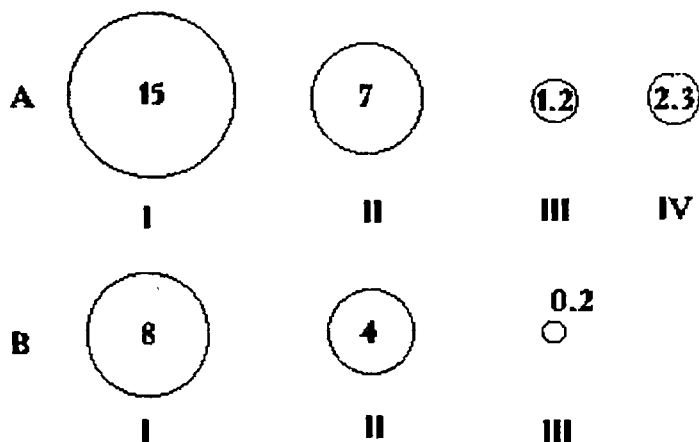


Рис. 2.23. Соотношение биомассы бентоса в прибрежной зоне водохранилищ, $г/м^2$ (Семерной, Мордухай-Болтовской, 1978):

А - Иваньковское водохранилище, Б - Рыбинское водохранилище,
 I, II - защищенное побережье; III, IV - незащищенное побережье; I, III - верхний горизонт (глубина до 1 м); II, IV - нижний горизонт (глубина 1.5 м);
 цифры - биомасса в $г/м^2$

Охарактеризованные закономерности распределения биомасс бентоса объясняются тем, что прибойная зона открытого мелководья испытывает максимальные по интенсивности и повторяемости нарушающие воздействия - осушение и волновую эрозию дна разной интенсивности, что приводит к формированию на

этих местообитаниях специфической бедной видами фауны, обладающей наиболее эффективными защитными механизмами против динамических воздействий.

Наиболее глубокие участки осушаемого мелководья с низкой периодичностью осушения и неосушаемое мелководье в меньшей степени испытывают волновое воздействие, приводящее к эрозии донного субстрата, интенсивностью которой зависит от глубины места. При этом не происходит значительных изменений репродуктивного потенциала, а обилие снижается в основном в верхнем нарушенном слое субстрата за счет переноса придонными потоками воды и выедания рыбами вымытых из грунта организмов.

Зависимость распределения рыб в нагульный период от гидродинамического воздействия

В первой главе достаточно подробно рассмотрены особенности структуры течений в пределах открытых и защищенных мелководий. Однако, недостаток совместных гидродинамических и ихтиологических исследований не позволяет на данном этапе полно охарактеризовать закономерности распределения рыб в зависимости от структуры ветровых, стоковых и суммарных течений в пределах выделенных гидродинамических типов мелководий водохранилищ. Основная информация была собрана в речных плесах (Волжском и Шекснинском) и озеровидном главном плесе Рыбинского водохранилища соответственно на участках открытых мелководий I и II, а также III и IV типов.

Исследования проводились при установлении не мелководье как ветровых (главный плес), так и чисто стоковых и суммарных (однонаправленных ветровых и стоковых) течений. В волжском плесе водохранилища разрезы траления, проходящие по глубинам 4-5 м, находились в зоне взаимодействия ветрового (надпойменного) и противоположного стокового (руслового) течений, формируемой при северных ветрах скоростью 5-6 м/с. К сожалению, из-за недостатка данных определенной зависимости между распределением рыб и пространственной структурой указанных типов течений установить не удалось.

Таким образом, ниже нами будут рассмотрены закономерности распределения рыб в пределах открытого мелководья I и II типов в речных плесах и III, IV типов - в главном плесе Рыбинского водохранилища только в зависимости от ветрового волнения (опосредованно через изменение скорости ветра) и от скорости ветрового течения.

По данным экзосъемок, проведенных в водохранилищах Верхней Волги, пелагические рыбы поднимаются в самые верхние слои воды с наиболее обильной и разнообразной кормовой базой. При появлении ветра рыба из поверхностных слоев уходит в толщу воды, избегая неблагоприятного воздействия волнения (рис. 2.24) (Малинин, Литвинов, 1991; Терещенко, Линник, 1994).

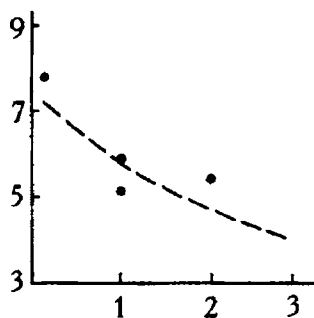


Рис. 2.24. Влияние продолжительности ветрового воздействия на плотность рыб (Терещенко, Линник, 1994)

(По оси ординат - плотность рыб, по оси абсцисс - сутки после начала ветреной погоды)

По мнению этих авторов, за счет вертикального перераспределения пелагические рыбы выходят не только из-под негативного влияния поверхностного волнения (связанного с орбитальным движением частиц воды), но и избегают верхнего слоя ветрового течения и придонного компенсационного течения, направленного в противоположную ветру сторону. Рыбы стремятся сконцентрироваться в слое смены направления течений, сохраняя тем самым относительную пространственную устойчивость при минимальных скоростях переноса воды.

При усилении ветра до 4-6 м/с в верхнем 3-метровом слое количество рыб резко уменьшается по сравнению с тихой погодой. В случае штормовых ветров со скоростью более 8 м/с происходит увеличение плотности рыб на русловых участках, прежде всего, за счет подхода рыб с близлежащих мелководий. Верхняя граница пелагических скоплений опускается на большие глубины. При устойчивом сильном ветре происходит распад скоплений. Рыба широко рассредоточивается по всем глубоководным горизонтам на обширной акватории. Разнонаправленное смещение рыб, находящихся в верхнем слое ветровых течений и придонном слое компенсационных течений при ветре 8-10 м/с за трое суток может составить до 10-12 км.

Подобная картина вертикального распределения рыб была отмечена нами во время гидроакустической съемки на русловых станциях Рыбинского водохранилища. Контрольные обловы донным и пелагическим травами показали, что в этих скоплениях представлены все обычные для водохранилища виды и два редко встречающиеся: пелядь и белоглазка (табл. 2.6).

В главном плесе водохранилища (рис. 2.25), где волнение достигает максимальной силы, в слое 0-4 м рыба отсутствовала, а максимальная ее плотность наблюдалась в слое 8-12 метров.

Таблица 2.6. Видовой состав и относительная численность отдельных видов в придонных и пелагических скоплениях, %

Вид	Придонные скопления	Пелагические скопления
Лещ	46.7	6.4
Синец	24.7	38.4
Плотва	9.0	2.5
Густера	7.6	0.6
Судак	5.9	24.8
Чехонь	0.8	1.4
Налим	1.4	-----
Окунь	0.8	2.8
Язь	0.3	-----
Ерш	0.3	0.3
Белоглазка	1.4	-----
Щука	0.8	0.1
Пелядь	0.3	0.1
Корюшка	-----	12.3
Тюлька	-----	0.1
Уклея	-----	10.2

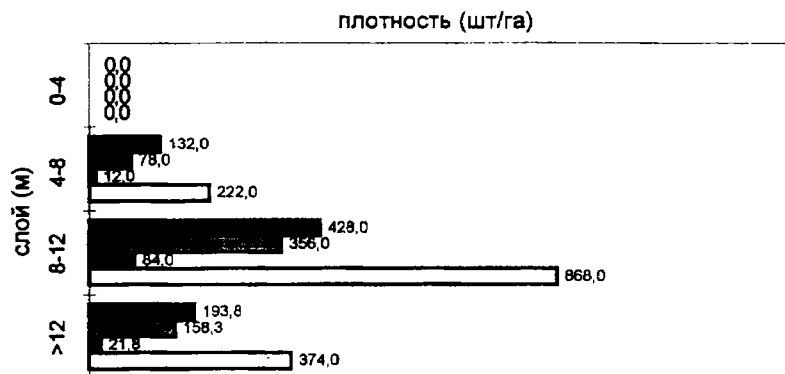


Рис. 2.25. Вертикальное распределение рыб разных размерных групп в Главном плесе Рыбинского водохранилища

В средней части Шекснинского плеса водохранилища (рис. 2.26), где волнение при сходной скорости ветра гораздо ниже, чем в его открытой части в слое 0-4 м рыба также отсутствовала. Максимум ее численности был отмечен в более высоком, чем в Главном плесе слое (4-8 м).

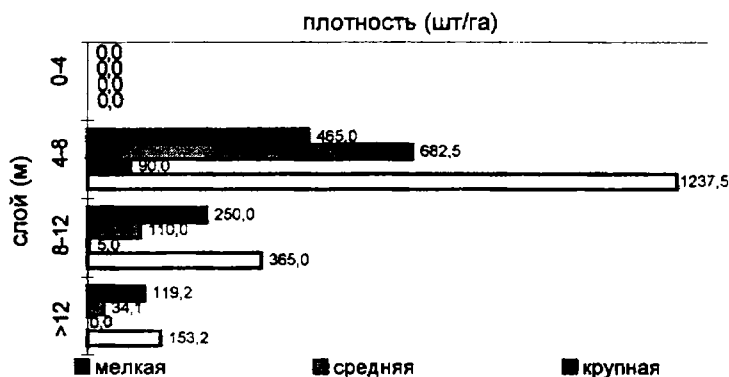


Рис. 2.26. Вертикальное распределение рыб разных размерных групп в средней части Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища

В контрольных уловах трала было зарегистрировано сравнительно высокое содержание неполовозрелого леща (25 %) (рис. 2.27), плотвы (11 %) и густеры (8 %) (табл. 2.6), основные места нагула, которые находятся на пойменных участках. Это подтверждает факт миграции рыб с мелководных участков на русловые во время увеличения волнения.

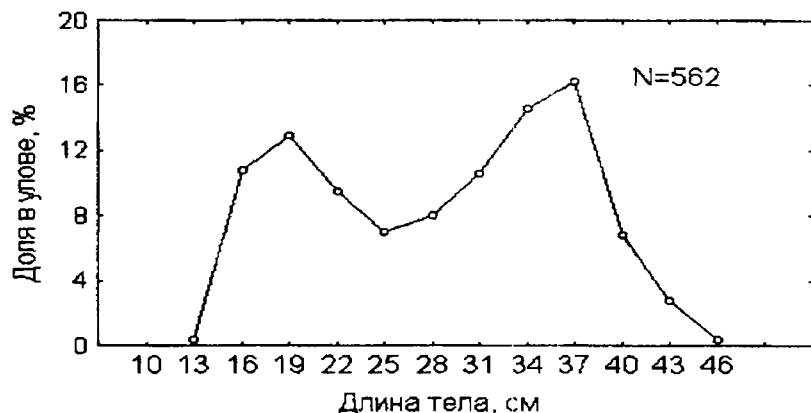


Рис. 2.27. Размерный состав леща в контрольных обловах тралом на стандартных русловых станциях Рыбинского водохранилища

В данном случае ветровое воздействие определило особенности горизонтального и вертикального распределения рыб в скоплениях, их качественный и количественный состав.

Процесс восстановления структуры скоплений после штормов происходит довольно замедленно в течение нескольких суток и идет не путем одновременного массового подхода рыб с одного направления, а как бы кольцевидным стягиванием особей в одно место со всех сторон (рис. 2.28) (Малинин, Литвинов, 1991). Следовательно, по мнению авторов, вертикальное перераспределение рыб в периоды ветрового воздействия имеет приспособительное значение, обеспечивая рыбе не только уход от неблагоприятных условий поверхностного волнения, но и сохраняя ее пространственную устойчивость в местах нагула и предотвращая массовый вынос рыб на неблагоприятные участки.

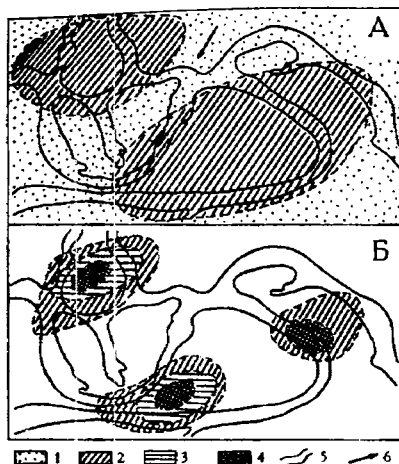


Рис. 2.28. Образование скоплений пелагических рыб:

А - на 2-й и **Б** - на 3-й день после шторма (Малинин, Литвинов, 1991):

1 - плотность рыб менее 0.001 шт./м²; 2 - плотность рыб 0.001-0.01 шт./м²; 3 - плотность рыб 0.01-1.0 шт./м²; 4 - плотность рыб более 1.0 шт./м²; 5 - затопленные русла рек; 6 - направление ветра во время шторма (до 12 м/с)

Подобная реакция на ветровое воздействие отмечена нами и для рыб мелководных участков. Здесь, кроме негативного влияния поверхностного волнения (связанного с орбитальным движением частиц воды) и ветровых течений, существенное значение приобретает взмучивание донного субстрата, приводящее к увеличению количества взвеси в толще воды, которая, в свою очередь, затрудняет дыхательную функцию и фильтрационное питание рыб.

Длительное ветровое воздействие приводит к усилению негативного воздействия указанных факторов, что вызывает эмиграцию рыб в смежные, недоступные для нарушающего гидродинамического воздействия, биотопы. В водохранилище это более глубокие участки русла и прирусловой поймы. Здесь существуют ихтиоценозы, отличающиеся большой временной и пространственной стабильностью, но их качественная и количественная структура сильно варьирует в результате периодических вынужденных миграций рыб с пойменных местообитаний.

Нами показано, что во время шторма эхолот не регистрирует рыб на пойме, все рыбы сконцентрированы на русловых местооби-

таниях (1) и, частично, под подветренным коренным берегом (2) и под подветренным берегом острова (3) (рис. 2.29).

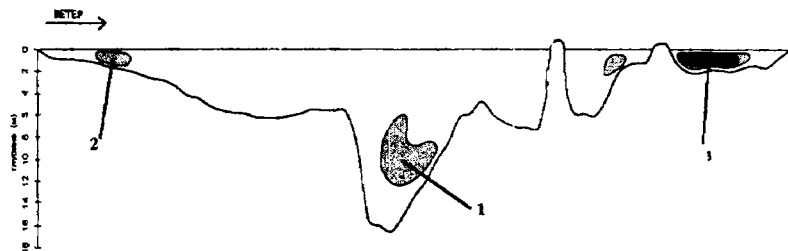


Рис. 2.29. Распределение рыб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища во время шторма (объяснения в тексте)

В штилевую же погоду скопления рыб с высокой плотностью (1) образуются на наиболее продуктивных местообитаниях поймы, а в русле остаются, в основном, типичные пелагические виды, практически не встречающиеся на пойменных местообитаниях (рис. 2.30).

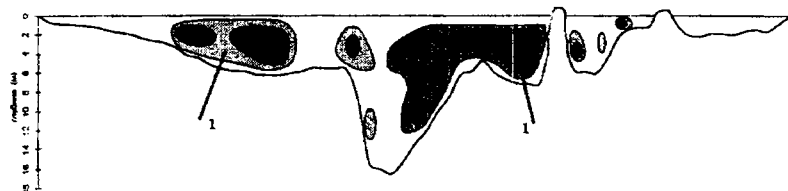


Рис. 2.30. Распределение рыб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в штиль (объяснения в тексте)

Такая закономерность отмечена нами и на других пойменных участках Рыбинского водохранилища, отличающихся различным уровнем защищенности от ветрового воздействия. В главном плесе водоема, где волнение достигает максимальной силы, на мелководном местообитании была зарегистрирована крайне низ-

кая плотность рыб (рис. 2.31, табл. 2.6), а максимальная для этих местообитаний численность рыб всех отмеченных размерных групп была приурочена к слою 4-8 метров.

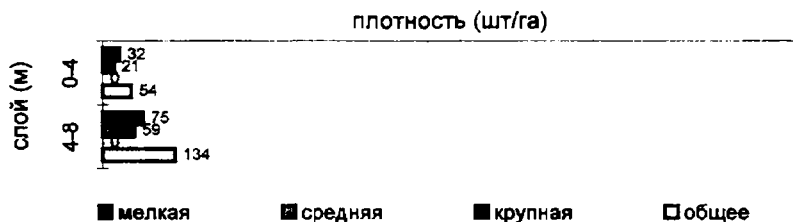


Рис. 2.31. Вертикальное распределение рыб разных размерных групп на пойменном местообитании в Главном плесе

С другой стороны, на прирусловой пойме в самой узкой части шекснинского плеса водохранилища (рис. 2.32, табл. 2.6), где волнение при одинаковой скорости ветра гораздо ниже, чем в центральной части водохранилища, общая ихтиомасса была почти в 8 раз больше, чем в главном плесе, а максимальная численность рыб всех размерных групп отмечена в слое 0-4 метра.

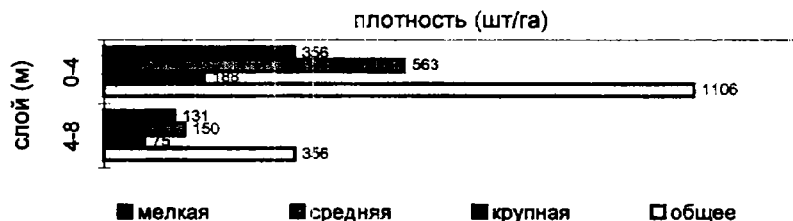


Рис. 2.32. Вертикальное распределение рыб разных размерных групп на пойменном местообитании в верховье Шекснинского плеса

Возвращаются придонные рыбы на мелководье сразу после окончания нарушающего воздействия, что происходит гораздо быстрее, чем восстановление нарушенных волнением пелагических скоплений рыбы. Механизм этого процесса, скорее всего, заключается в следующем. В результате волнения в пелагиали про-

исходит дезориентация пелагических рыб из-за разрушения пространственных ориентиров. Если это нагульные скопления, то предварительно должно восстановиться скопление пищевых организмов и только потом - скопление привлеченных им рыб. Придонные рыбы мелководий, имеющие четкие ориентиры, например градиент глубин, быстрее возвращаются на мелководья, привлеченные высокой доступностью вымытых из субстрата и травмированных волнением и повышенным содержанием взвеси беспозвоночными.

Для изучения вопроса влияния ветровых волн на характеристики скоплений рыб на участках открытого неосушаемого мелководья были проведены еженедельные траления в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на разрезах с глубинами 4-5 м, расположенных в 900 метрах от берега.

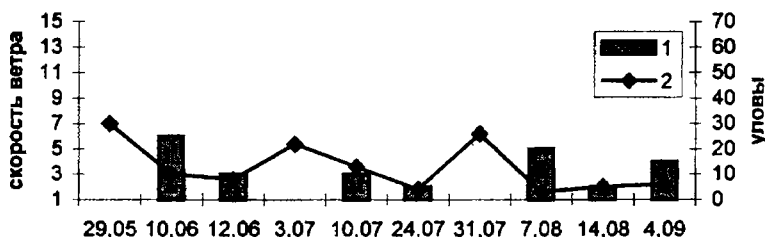


Рис. 2.33. Зависимость величины улова (2) от силы ветра (1), м/сек, на пойменных местообитаниях рыб (глубина 4-6 м) в 1992 г. ($r = -0.66$ $p < 0.1$)

В результате исследований было выявлено, что плотность и устойчивость скоплений рыб на этих участках в значительной степени зависит от силы ветрового воздействия. Величина уловов в 1992 году на местообитаниях с глубинами 4-6 метров имела высокий уровень зависимости от силы ветра $r = -0.66$ ($p < 0.1$) (рис. 2.33).

Сходная картина наблюдалась на этих участках и в 1994 году ($r = -0.50$, $p < 0.1$) (рис. 2.34), при тралениях в ветреные дни уловы резко снижались.

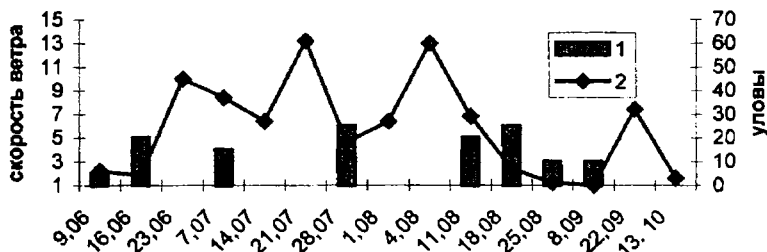


Рис. 2.34. Зависимость величины улова (2) от силы ветра (1), м/сек, на пойменных местообитаниях рыб (глубина 4-6 м) в 1994 г. ($r = -0.50$ $p < 0.1$)

В 1993 году практически все траления проходили при штиле, а в ветреные дни (3 дня) скорость ветра не превышала 3 м/с (рис. 2.35). В этом году наблюдалась самая высокая временная стабильность рыбных скоплений на мелководных участках - коэффициент вариации величины уловов составил 34 %, тогда как в 1992 году этот коэффициент равнялся 83 %, а в 1994 – 87 %.

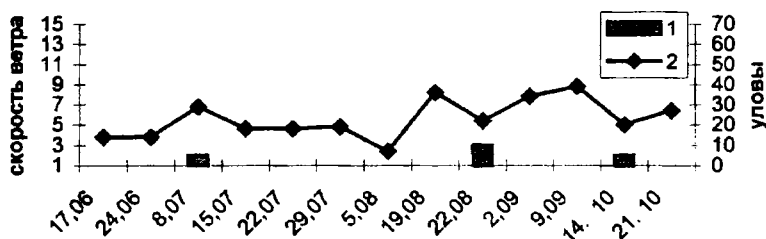


Рис. 2.35. Зависимость величины улова (2) от силы ветра (1), м/сек, на пойменных местообитаниях рыб (глубина 4-6 м) в 1993 г.

Относительно невысокие значения коэффициентов корреляции между скоростью ветра и величиной улова в 1992 и 1994 годах могут быть объяснены тем, что по причине недостаточного объема выборки при расчетах не учитывалось направление ветра, т.е. не учитывался эффект подветренного и наветренного берега, а при анализе подобной зависимости это достаточно важно. Например, участок мелководной акватории Волжского плеса Рыбинского водохранилища, на котором велись исследования, располагался у берега, который был подветренным для ветров южных и западных

румбов и наветренным для ветров северных румбов, преобладающих на Рыбинском водохранилище. Соответственно при южных ветрах волновое воздействие на эти местообитания рыб значительно слабее, чем при северных. Поэтому во время южных ветров уловов (рис. 2.36) и количество видов в них (рис. 2.37) меньше, чем в штиль, но значительно больше, чем при ветрах северного направления.

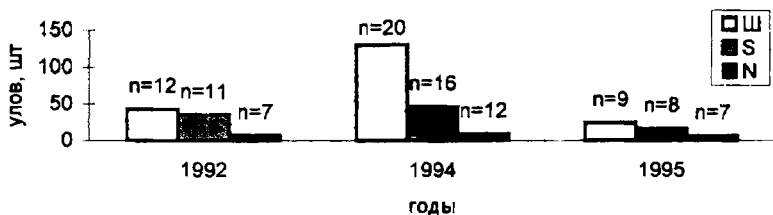


Рис. 2.36. Размер улова трала на участке затопленной поймы Волжского плеса Рыбинского водохранилища в зависимости от направления ветра: Ш - при штиле, S - при ветрах южного направления, N - при ветрах северного направления, n - количество тралений при каждом направлении ветра

Выявленные зависимости величины уловов от скорости ветра с точки зрения гидродинамического воздействия, скорее всего, обусловлены интенсивностью волнового перемешивания и, следовательно, величинами максимальных донных скоростей в волновых потоках.

Для выяснения возможной зависимости величин уловов от скорости ветрового течения между ними была рассчитана парная корреляция. Регрессионный анализ показал, что полученная линейная модель достаточно хорошо аппроксимирует зависимость между величинами уловов и скоростью ветрового течения ($r = 0.72$ при $p < 0.05$):

$$Y = 20,4 - 4,4 V_{\text{в}}$$

где Y - величина улова, а $V_{\text{в}}$ - скорость ветрового течения. Значение R^2 показало, что 53 % вариальности уловов связано с изменением скорости ветровых течений.

Таким образом, исследования показали, что основным фактором, определяющим более низкую эффективность использования открытых мелководий рыбами в нагульный период, по сравнению с защищенными мелководьями и русловыми участками,

является воздействие прибрежных гидродинамических процессов. Негативное влияние гидродинамики на среду обитания рыб приводит к низкой временной и пространственной стабильности скоплений. Лимитирование гидродинамическим воздействием развития водной растительности на участках открытых мелководий приводит к снижению обеспеченности фитофильных рыб нерестовыми субстратами и местообитаниями для нагула их молоди.

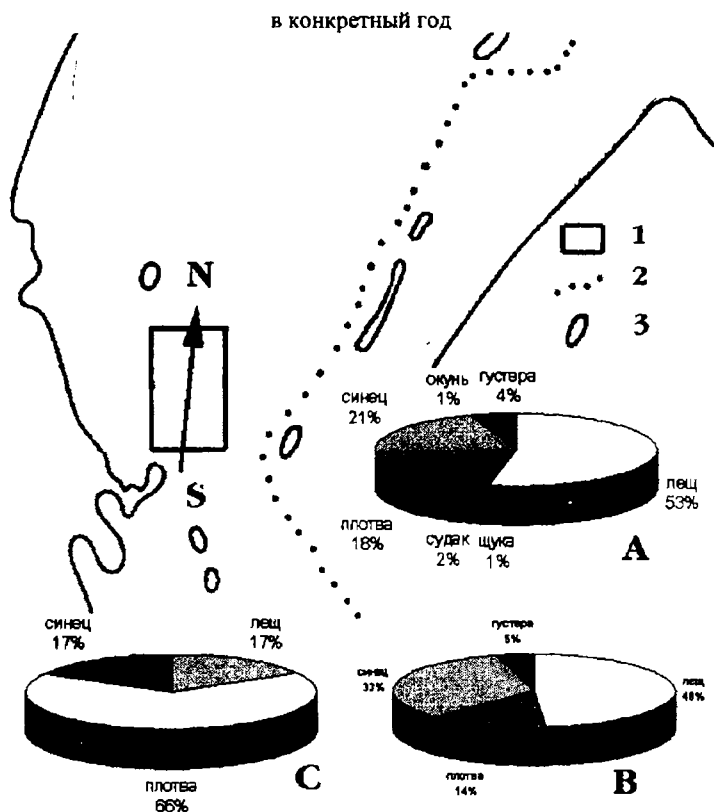


Рис. 2.37. Качественный состав улова трала в зависимости от направления ветра: 1 - участок затопленной поймы Волжского плеса Рыбинского водохранилища, 2 - затопленное русло р. Волга, 3 - острова; А - при штиле, В - при ветрах южного направления, С - при ветрах северного направления

Глава 3. Пути преодоления негативных последствий воздействия гидрологических факторов на продуктивность мелководий

3.1. Реконструкция местообитаний гидробионтов как составная часть мер по восстановлению продуктивности экосистем водохранилищ

В настоящее время в связи с ухудшением экологического состояния водохранилищ (загрязнения, эвтрофированности, негативного воздействия ряда гидрологических процессов на биоту, уменьшения биопродуктивности экосистем) основными мероприятиями по его сохранению и улучшению могут выступать различные направления комплексной реконструкции отдельных участков акватории водоемов и прилегающей береговой зоны. Под комплексной реконструкцией следует понимать совокупность инженерных, экологических, биотехнических и организационных мероприятий, осуществляемых с целью управления искусственными водоемами и направленных на рациональное и комплексное использование их ресурсов. Главная задача реконструкции должна заключаться в поиске подходов и методов сохранения нормативного качества воды и повышения продуктивности водных экосистем (Авакян, 1994).

Большинство локальных популяций рыб использует для самовоспроизводства и жизнеобеспечения триаду биотопов: в пределах одного из них осуществляется размножение, инкубация икры, вырост личинок и молоди, нагул части воспроизводителей, на втором, обычно представляющим зону аккумуляции биомассы, происходит нагул большинства особей популяции, а на третьем – переживание неблагоприятного для активной жизнедеятельности сезона года (зимование) (Поддубный, 1970).

Установлено, что оптимальным для реализации биопродукционного потенциала экосистемы является следующее соотношение биотопов: репродуктивные 10–15 %, зимовальные – 10–15 %, нагульные – 70–80 % от акватории при возможно более компактном расположении их триад и относительно равномерном по-

крытии воспроизводственными участками литорали водоемов. В этом случае достигается необходимая популяциям локализация, исключение энергоемких миграций, наиболее полное использование местных кормовых ресурсов (Поддубный, 1978).

В естественных же условиях продуктивные биотопы мелководий главных плесов водохранилищ занимают крайне малую площадь (~ 2 %), что обуславливается преобладающим воздействием на них прибрежных гидродинамических процессов (волн и течений), заболачиванием участков мелководий и, следовательно, практически полным отсутствием проточности. Одним из важных факторов понижения продуктивности мелководий является также осенне-зимняя сработка уровня водохранилища, приводящая к обсыханию большей части их площади. Кроме того, в главных плесах водоемов нагульные и зимовальные биотопы, как правило, находятся на значительном удалении от репродуктивных, что повышает энергетические потери гидробионтов в процессе их жизненного цикла. Участки в диапазоне глубин от 4 до 6-10 м отличаются практически полным отсутствием продуктивных биотопов из-за малой изрезанности рельефа дна – главного фактора наличия зон активной седиментации и минерализации водных взвесей, создания оптимальных для нагула рыб условий (Поддубный, 1990).

Следовательно, на первом этапе разработки мер по сохранению и повышению биопродуктивности (рыбопродуктивности) экосистемы среди разнообразных мероприятий по реконструкции должны выступать: регулирование видовой и трофической структуры экосистемы посредством улучшения местообитаний рыб, искусственное воспроизводство хозяйственно ценных видов рыб, улучшение естественных условий воспроизводства, нагула и зимовки рыб, водоплавающих птиц, пушных водных животных, создание рекреационных зон (например, любительского рыболовства).

Решение такой задачи возможно на основе разработки и осуществления комплекса инженерно-технических мероприятий: отчленения мелководий открытого побережья, реконструкции защищенных мелководий, дноуглубления, отсыпки подводных рифов, создания островов или островных массивов, намыва террито-

рий. В свою очередь, при выборе соответствующих инженерно-технических мероприятий и мест их проведения необходим учет возможных водохозяйственных мероприятий, суть которых – управление гидрологическим режимом водохранилищ (водным балансом, режимом уровня). Неразрывной частью реконструкции являются и организационные мероприятия, проводимые в целях водоохранного зонирования акватории водоема, береговой зоны и конкретизирующие режим их хозяйственной и рекреационной деятельности (Авакян, Широков, 1994).

Таким образом, выбор мероприятий по реконструкции отдельных участков акватории водохранилищ должен проводиться на основе анализа имеющейся информации о гидрологическом, гидрохимическом, гидробиологическом режимах водоема, хозяйственной деятельности в его пределах и на прилегающих участках побережья. При этом, необходимой информацией будут служить:

- данные об обеспеченности в безледный период основных гидрометеорологических характеристик (уровня, притока в водоем и стока из него, скорости ветра и др.);
- схемы общей циркуляции вод при различных гидрометеорологических условиях;
- схемы распределения областей преобладающего воздействия ветровых волн и течений в пределах мелководной зоны;
- интенсивность и направленность геоморфологических процессов;
- схемы распределения грунтов в водоеме;
- схемы распределения продуктивных биотопов (воспроизводственных, нагульных, зимовальных) и отдельных видов гидробионтов;
- схемы распределения гидрохимических показателей, влияющих на жизнедеятельность гидробионтов;
- схемы распределения биогенной нагрузки на мелководья, формирующей качество их воды;
- степень хозяйственной деятельности в пределах водоема (трассы и интенсивность судоходства, работы, связанные с изменением рельефа дна);

- схемы распределения хозяйственной деятельности на побережье (промышленные и сельскохозяйственные предприятия, водозаборы и водосбросы, сельскохозяйственные угодья);
- схемы распределения рекреационных зон;
- схемы распределения водоохраных зон (заповедников, заказников, санитарных зон).

Комплексный анализ перечисленной информации с учетом установленных воздействий абиотических факторов среды на биоту позволит наметить направленность реконструкции отдельных участков водоема. При этом важное внимание необходимо уделить выбору участков-эталонов с оптимальными для поддержания жизнедеятельности гидробионтов условиями. Основными требованиями для выбора участков-эталонов могут быть:

- эффективность (качество) нерестилищ в прибрежной зоне с набором соответствующих абиотических и биотических характеристик в его пределах и на прилегающей береговой территории;
- эффективность районов нагула – частота посещения рыбами данных районов из различных центров размножения, плотность скопления локальных стад рыб, оптимальность набора абиотических факторов среды;
- эффективность существующих участков зимовки рыб – плотность их скопления при оптимальных для поддержания жизнедеятельности абиотических условиях;
- степень взаимной близости воспроизводственных, нагульных и зимовальных участков.

В дальнейшем на основе сравнения участков-эталонов с другими участками мелководной и глубоководной зон и с учетом указанной выше информации о состоянии водной среды и хозяйственной деятельности оценивается пригодность отдельных районов акватории водоема к комплексной реконструкции.

3.2. Опыт реконструкции водохранилищ

В настоящее время вопросам реконструкции внутренних водоемов уделяется достаточно большое внимание. Вместе с тем, практическая реализация данной задачи существенно отстает от

формулировки теоретических положений и рекомендаций по их осуществлению.

Определенный успех в плане разработки конкретных комплексных мероприятий по смягчению и устранению негативных воздействий нарушения естественных природных процессов на окружающую среду достигнут рядом зарубежных ученых применительно к крупным речным системам, в результате интенсивного хозяйственного освоения бассейнов, в которых произошли существенные изменения сложившихся мест обитания водной и назем-

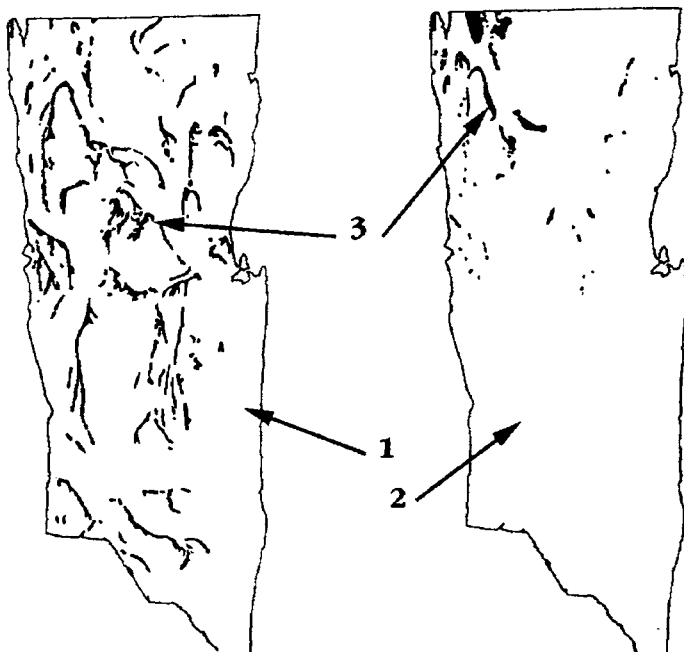


Рис. 3.1. Редукция водной растительности (снижение проективного покрытия) в водохранилищах р. Миссиссиппи вследствие ветровой эрозии: 1 - с 1954 г., 2 - по 1983 г., 3 - куртины воздушно - водной растительности

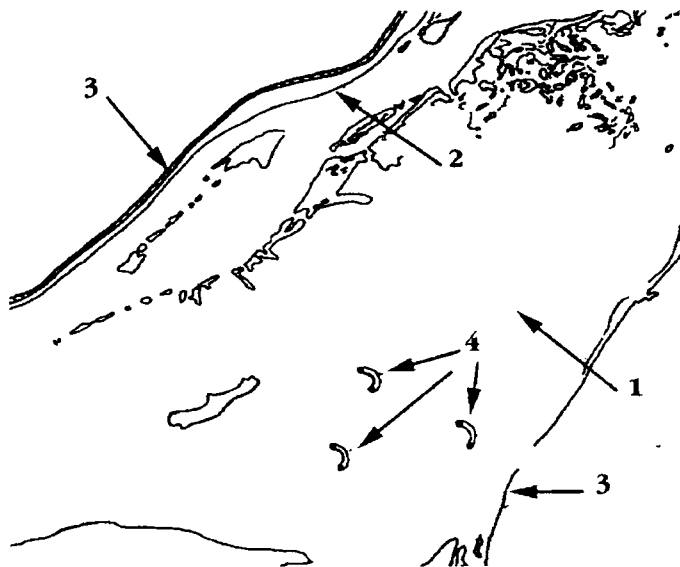


Рис. 3.2. Пример реконструкции местообитаний на пойменном оз. Оналяска (р. Миссисипи):

- 1 - оз. Оналяска, 2 - русло р. Миссисипи, 3 - береговая линия,
4 - искусственные острова

ной флоры и фауны, видового разнообразия и устойчивости популяций растений и животных. В частности, на водохранилищах р. Миссисипи (как и на водохранилищах Волжского каскада) отмечается негативное влияние ветровой гидродинамики на распределение и проективное покрытие водной растительности (рис. 3.1).

Основным направлением решения этой проблемы является строительство ветрозащитных искусственных островов. Так, на пойменном озере Оналаска (штат Висконсин) была осуществлена насыпка нескольких островов в целях защиты мелководной зоны от ветрового воздействия (рис. 3.2).

Следует отметить, что на участках с очень высокой гидродинамической активностью возникает необходимость защиты от размыва откосов искусственных островов с использованием облицовки из крупнообломочного материала : валунов, отходов строи-

тельных материалов и т.д. При этом будут создаваться специфические местообитания аналогичные конструкциям «искусственные рифы». Такие конструкции получили достаточно большое распространение в США с высокой эффективностью их воздействия на структуру рыбных сообществ (Prince E.D. et al., 1985), проявляющейся в возрастании численности у большинства рыб в районе постановки искусственного рифа.

В России наибольший успех в плане теоретических разработок по реконструкции водных объектов и рекомендаций по их практической реализации достигнут применительно к ряду равнинных долинных водохранилищ. Причем, очевидно прослеживаются два направления реконструкции: комплексное и рыбохозяйственное. Второе направление может относиться как к отдельным частям акватории водоема, так и ко всему водоему в целом.

В первом случае применительно к Куйбышевскому водохранилищу разработан комплекс мероприятий, который включает корректировку уровня режима; снижение объемов загрязняющих веществ, сбрасываемых в водоем; обвалование ряда участков мелководий для получения дополнительной сельскохозяйственной продукции; предотвращение дополнительного развития эрозионных процессов в береговой зоне; рекультивацию эродированных земель; агротехнические, пастбищно-мелиоративные, лесомелиоративные, гидротехнические мероприятия; развитие рекреационных зон; интродукцию новых видов гидробионтов, профилактическое регулирование видовой и трофической структуры экосистемы (рациональный промысел, улучшение мест обитания, увеличение численности отдельных организмов, искусственное воспроизводство ценных видов рыб); конкретизацию режима хозяйственной, рекреационной и природоохранной деятельности (Авакян, Салтанкин, 1988).

Другой достаточно оригинальный подход к реконструкции водохранилищ с многолетним регулированием стока предложен К.К. Эдельштейном (1994). Им показана возможность усиления самоочищающей способности водохранилищ посредством их реконструкции в полисекционные водоемы, состоящие из двух или более секций, разделенных низконапорными плотинами. Главной секцией в таком водохранилище станут приплотинный и цен-

тральный районы, а водоохранными секциями – верхний район основной долины и боковые плесы в долинах притоков.

В рамках второго направления реконструкции следует обратить внимание на конкретные мероприятия по использованию мелководных заливов камских водохранилищ для комплексных рыбохозяйственных целей (Костарев, 1988). В частности, проектами предусматривается отчленение дамбами заливов, регулирование их проточности, уровня и кислородного режима современными техническими методами. Показано, что на таких заливах возможно создание различных видов рыбоводных хозяйств, в том числе и полносистемного рыбоводно–утино–нутриевого хозяйства, предусматривающего производство посадочного материала и получение товарной продукции в виде рыб, уток и нутрий.

Ощутимые результаты в разработке направлений практической реализации мероприятий по реконструкции водохранилищ получены в Институте биологии внутренних вод РАН. Особенно остро эта задача встала при решении вопросов, связанных с рекультивацией подводных карьеров по добыче нерудных строительных материалов на водохранилищах Волжского каскада. В процессе проведения ряда экспедиций был собран многолетний материал по воздействию добывающей техники на сообщества водных растений и животных, влиянию выработанных карьеров на распределение гидробионтов. Это во многом позволило наряду с уже имеющейся информацией сформулировать основные положения реконструкции этих участков (п. 3.1.) и наметить пути их возможной реализации в целях сохранения и повышения продуктивности и, главным образом, рыбопродуктивности водоемов (Авакян и др., 1998; Герасимов, Поддубный, 1998; Поддубный, 1990; Поддубный и др. 1998; Poddubny, Galat, 1995).

Мероприятия по рыбохозяйственной реконструкции рассматривались в основном на примере наиболее изученного из крупных равнинных водохранилищ – Рыбинского водохранилища. Вместе с тем, результаты проведенных исследований могут быть широко применены на внутренних водоемах любого типа.

Ниже, на примере Рыбинского водохранилища, с привлечением необходимой дополнительной информации, более подробно остановимся на основных элементах рыбохозяйственной реконст-

рукции отдельных частей водоема и постараемся оценить ее роль в сохранении и повышении продуктивности водохранилища. Ведущую роль в улучшении условий жизнедеятельности гидробионтов будет играть измененный гидродинамический режим на реконструируемых участках.

3.3. Оценка пригодности участков мелководий к рыбохозяйственной реконструкции

На начальном этапе оценка пригодности участков открытых мелководий к рыбохозяйственной реконструкции может быть осуществлена на основе анализа:

- 1) влияния гидродинамического режима мелководий на распределение высшей водной растительности и величину рыбопродукции – конечных звеньев трофической цепи, определяющих общую продуктивность экосистемы;
- 2) особенностей локализации рыбопродуктивных участков;
- 3) особенностей топографии районов нереста, нагула и зимовки фитофильных рыб, при которых достигается их наиболее компактное положение в целях экономии рыбами энергии в процессе миграционных циклов (Поддубный, 1971).

Исследованиями последних лет выявлена существенная роль горизонтальной циркуляции вод в распределении гидробионтов и формировании продуктивных биотопов. В результате сопоставления литературных данных о распределении скоплений планктона и рыб в нагульный период с распределением циркуляционных образований и зон наименьших скоростей переноса вод в водоеме показано, что устойчивые скопления гидробионтов в основном приурочены к областям круговоротов и располагаются в зонах минимальных скоростей течения. В отдельных случаях скопления планктона и рыб находятся между круговоротами – на их периферии. Следовательно, наиболее благоприятные условия для формирования скоплений гидробионтов в период нагула (зон аккумуляции биомассы) – образование круговоротов воды и обязательное наличие областей пониженных скоростей течения.

В прибрежной зоне основное воздействие на распределение гидробионтов оказывают ветровое волнение, ветровые и стоковые

течения. Как уже отмечалось (гл. 1), в Рыбинском водохранилище выделены 5 типов мелководий (см. рис. 1.12). Причем, на участках мелководий с преобладающим влиянием ветровых волн и сильной эрозией дна (III и IV типы) площади зарастания высшей водной растительностью минимальные. При уменьшении воздействия волнения на мелководья (I и II типы) высшая водная растительность занимает ~ 15 % их площади. Наибольшие площади зарастания мелководий (до 30 %) наблюдаются в случае преобладающего влияния стоковых течений (V тип). При этом, на участках III и IV типов преобладают малопродуктивные пески с появлением на глубинах ~ 4 м песчанистого серого ила, а на участках I, II, и V типов - средние по продуктивности илистые пески с вкраплениями песчанистого серого ила.

Аналогичные закономерности отмечаются и на участках мелководий с преобладанием стоковых течений (II тип) в Ивановском водохранилище, где высшая водная растительность занимает до 30 % площади литорали (Экзерцев и др., 1990). В Угличском водохранилище зарастание высшей водной растительностью исследуемых участков мелководий практически не наблюдается (Экзерцев и др., 1974)

К близким по оптимальным для поддержания биопродуктивности гидродинамическим условиям относятся участки мелководий II типа, располагающиеся в верхних частях речных плесов водохранилища (рис. 3.3). Мелководья III и IV типов, занимающие Главный плес и озеровидные части речных плесов водоема, следует отнести к менее благоприятным по влиянию гидродинамики вод на биопродуктивность из-за высокой степени воздействия волновых и эрозионных процессов. Первый тип мелководий является переходным по влиянию гидродинамического режима на биопродуктивность.

Согласно А.Г. Поддубному (1971), основное условие повышения продуктивности водохранилища – оптимальное взаимное размещение участков воспроизводства, нагула и зимовки рыб (триад биотопов). Анализ фактического распределения центров размножения и ареалов основных локальных стад фитофильных рыб показывает существенную удаленность районов нагула от центров размножения как в речных плесах, так и в Главном плесе

водохранилища (Поддубный и др., 1990), а также крайний недостаток зимовальных биотопов – в речных плесах они практически полностью отсутствуют (рис. 3.3).

Сопоставление распределения выделенных по гидродинамическим признакам типов мелководий с положением триад биотопов показывает, что мелководья по направленности реконструкции могут быть сгруппированы следующим образом.

Участки мелководий II типа. Здесь возможно создание новых нерестилищ в речных плесах водохранилища в результате повышения влияния на мелководья стоковых течений. Наилучший результат реконструкции достигается при наличии существующих как естественных (старицы, затопленные озера и т.д), так и искусственных (например, выработанных после добычи песка и гравия карьеров) мест зимовки рыб. В остальных случаях необходимо создание зимовальных биотопов на основе инженерно-технических мероприятий (изменение рельефа дна за счет дноуглубления).

Участки мелководий I типа. Здесь возможно создание новых нерестилищ в приплотинном и речных плесах водоема за счет уменьшения влияния ветрового волнения, повышения воздействия стоковых течений. Необходимо частичное обвалование участков с разработкой системы регулирования их проточности, а также искусственное изменение рельефа дна (выработка карьеров) для обеспечения рыб местами зимовки. В прилегающих районах, вероятно, возможно формирование новых нагульных биотопов в результате увеличения неоднородностей рельефа дна посредством дноуглубления и отсыпки подводных банок.

Участки мелководий IV типа. Здесь возможно создание новых нерестилищ в центральной части водохранилища и озеровидных расширениях речных плесов за счет уменьшения влияния на мелководья ветровых волн. В этом случае необходимо частичное или полное обвалование участков. Кроме того, целесообразно использовать наиболее обширные участки мелководий для осуществления инженерно-технических мероприятий по гашению воздействия ветровых волн при обязательном искусственном изменении рельефа дна (выработка карьеров и отсыпка подводных банок) в целях обеспечения рыб местами

зимовки и нагула, особенно в Главном плесе водохранилища. В прилегающих районах, вероятно, возможно формирование новых нагульных биотопов. Этот вариант наиболее дорогостоящий в связи с большим объемом проектных и инженерно-технических работ.

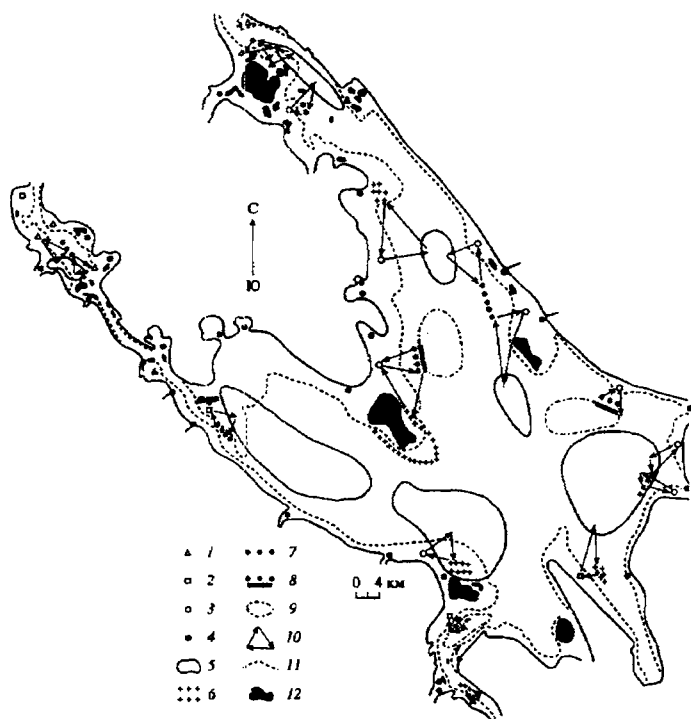


Рис. 3.3. Схема рыбохозяйственной реконструкции участков мелководий в Рыбинском водохранилище:

1-3 – вновь создаваемые районы воспроизводства рыб на участках мелководий I, II и IV типов соответственно, 4 – фактические районы воспроизводства рыб, 5 – устойчивые нагульные скопления рыб, 6 – фактические районы зимовки рыб, 7 – вновь создаваемые районы зимовки рыб, 8 – вновь создаваемые районы нагула рыб, 9 – возможные новые районы нагула рыб, 10 – ожидаемые компактные схемы перемещения рыб в процессе миграционных циклов, 11 – граница мелководной зоны при НПУ, 12 – острова

3.4. Изменение гидродинамического режима местообитаний рыб в целях повышения их качества

Рассмотрим возможности рыбохозяйственной реконструкции на примере Волжского плеса водохранилища. Площадь акватории реконструируемого участка плеса при НПУ – II и III участки согласно принятой классификации (Бакулин, 1968) – составляет 476 км². Площадь мелководной зоны при прохождении ее нижней границы по изобате 4 м достигает 247 км², а площадь защищенных мелководий – 30 км². Средняя глубина в пределах мелководной зоны составляет 1.5 – 2 м. Наиболее обширные мелководья расположены вдоль южного и северо-западного берегов плеса. В осенний период при среднем многолетнем уровне на 1.5 м ниже НПУ площадь открытой воды мелководий сокращается в среднем на 41 %, при этом происходит практически полное обсыхание защищенных мелководий. Гидродинамический режим плеса формируется при совместном действии поля ветра, притока и рельефа дна. В мелководной зоне основную роль играют ветровое волнение и ветровые течения, в глубоководной зоне – стоковые и ветровые течения. На основе результатов натурных исследований и математического моделирования выявлено, что при преобладающих в навигационный период ветрах северной четверти со скоростью 50 % обеспеченности (6 м/с) и расходах по р. Волге 50 % обеспеченности (400 м³/с) в пределах глубоководной зоны формируется достаточно сложная структура циркуляции вод (рис. 3.4). Русловую зону охватывает стоковое течение. Над участками между зоной мелководья и руслом (глубины 4-10 м) образуется система из 6 малых циклонических и антициклонических круговоротов с горизонтальными размерами 1–2 км, двух обширных циклонических круговоротов протяженностью по продольной оси ~ 8 км и одного антициклонического вихря протяженностью ~ 4 км. В системе круговоротов образуются области пониженных скоростей переноса вод, площадь которых достигает 13 км².

В пределах мелководий скорости ветрового течения достигают 10–17 см/с. С увеличением скорости ветра до штормовых значений (15 м/с) скорости течений увеличиваются в 2–2.5 раза. При штормовых ветрах в речной части плеса высота волн на мел-

ководье достигает 0.8–0.9 м, а в озерной – 1.2 – 1.7 м, и большая часть дна мелководий и узкой прилегающей полосы глубоководной зоны оказывается под воздействием интенсивной волновой эрозии. Следует отметить, что эрозия дна проявляется и при средних по скорости ветрах.

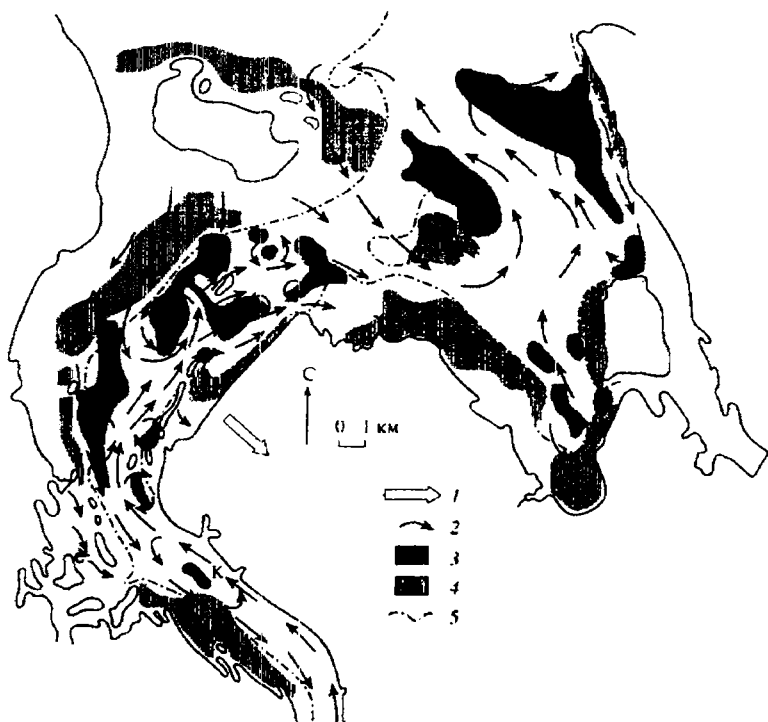


Рис. 3.4. Схема горизонтальной циркуляции вод в Волжском плесе Рыбинского водохранилища до реконструкции мелководной и глубоководной зон:

- 1 – направление ветра, 2 – направление переноса воды, 3 – зоны минимальных скоростей переноса воды, 4 – зоны эрозии дна ветровыми волнами, 5 – граница мелководий

Следовательно, основные мероприятия комплексной реконструкции, направленные на повышение биопродуктивности рассматриваемого участка плеса посредством изменения его гидродинамического режима, могут заключаться в следующем:

- создании дополнительных нерестилищ с помощью отчленения грядами искусственных островов мелководий и их углубления с целью уменьшения волновой эрозии дна ;
- создании дополнительных районов нагула за счет искусственного изменения рельефа дна (выработки карьеров) в процессе добычи нерудных строительных материалов;
- создании дополнительных районов нагула за счет увеличения площади зон пониженных скоростей течения в результате изменения структуры циркуляции вод при проведении дноуглубительных работ.

В процессе разработки мероприятий по реконструкции плеса особое внимание следует уделить выбору участков-эталонов для будущих продуктивных биотопов. На основе анализа гидрологической и гидробиологической информации эталоном воспроизводственных участков, по нашему мнению, может быть защищенное мелководье, расположенное в юго-западной части плеса. Основные характеристики мелководья: протяженность ~ 3.5 км; средняя ширина ~ 1.5–1.7 км; зарастаемость высшей водной растительностью ~ 50 %; песчанистые и илистые грунты; скорости течения до 10 см/с при средних по скорости ветрах, укладывающиеся в диапазон оптимальных для нереста фитофильных рыб скоростей течения (0–10 см/с) (Буторин, Успенский, 1984); практически полное отсутствие эрозии дна волновыми потоками при средних по скорости ветрах.

Возможными участками для реконструкции могут быть: в пределах речного участка плеса – полузащищенное мелководье в южной части протяженностью ~ 2.5 км и открытое мелководье в западной части протяженностью ~ 12 км, на участках с глубинами 4–10 м – два карьера в южной и западной частях плеса протяженностью ~ 2.5 км и шириной – 0.5–0.8 км, расположенные вблизи реконструируемых мелководий; в пределах озерного участка плеса – залив в южной его части и в глубоководной зоне 2 карьера протяженностью ~ 2 км и шириной ~ 1 км. По итогам

анализа результатов моделирования гидродинамических процессов с учетом возможной выработки карьеров, отчленения грядами островов мелководий и их углублением на 1 м выявлены следующие изменения гидродинамического режима по сравнению с описанным для реальных условий (рис. 3.5).

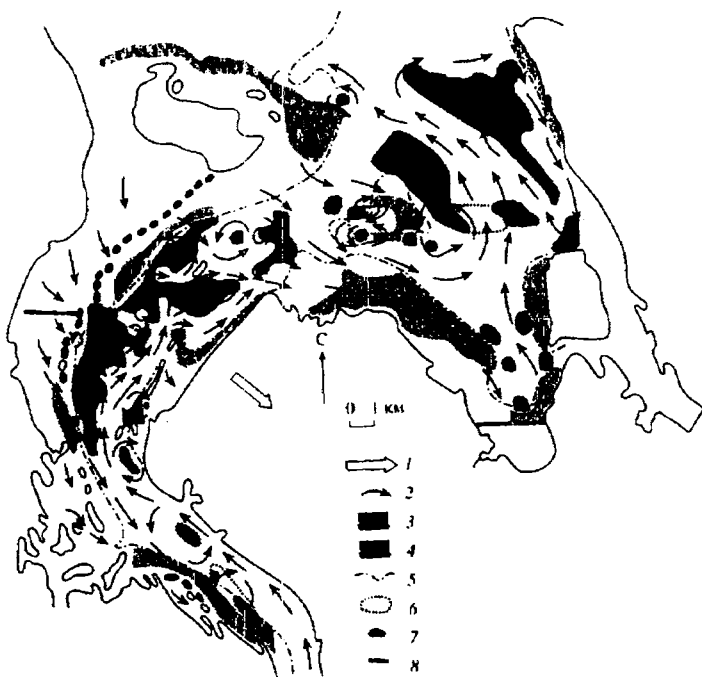


Рис. 3.5. Схема горизонтальной циркуляции вод в Волжском плесе Рыбинского водохранилища после реконструкции мелководной и глубоководной зон:

1 – направление ветра, 2 – направление переноса воды, 3 – зоны минимальных скоростей переноса воды, 4 – зоны эрозии дна ветровыми волнами, 5 – граница мелководий, 6 – подводные карьеры, 7 – искусственные острова, 8 – дамбы

1. Выработка карьеров приведет к увеличению числа малых круговоротов и разбиению обширных циклонических круговоротов на дополнительные ядра.

2. Площадь зон наименьших скоростей переноса вод увеличится на 4 км^2 .

3. Скорости течения в пределах защищенных островами мелководий при средних по скорости ветрах уменьшатся и составят в среднем $3\text{--}4 \text{ см/с}$.

4. За счет углубления защищенных участков мелководий полностью прекратится эрозия дна волновыми потоками при средних по скорости ветрах.

5. Гидродинамический режим участков приблизится к такому для выбранного участка-эталона.

Реконструкция открытых мелководий плеса позволит получить дополнительно $\sim 30 \text{ км}^2$ защищенных мелководий, в том числе, при проведении соответствующих биотехнических мероприятий, эффективных нерестилищ 3.4 км^2 . Выработка карьеров позволит увеличить площадь нагульных биотопов в глубоководной зоне на 4 км^2 .

Вместе с тем, результаты расчетов показывают, что в существующем и дополнительных карьерах скорости течения в средних и придонных слоях при средних в сезоне гидрометеорологических условиях составляют $2\text{--}4 \text{ см/с}$. В штилевых условиях и зимний период скорости течения в средних и придонных слоях могут быть $< 1 \text{ см/с}$, что существенно повысит риск образования застойных зон с дефицитом кислорода. Поэтому, при проектировании карьеров необходимо предусматривать обязательное их соединение с руслом для обеспечения условий достаточной проточности и сведения к минимуму риска образования заморных зон.

В итоге, после реконструкции плеса площадь эффективных нерестилищ может составить 7.6 км^2 , а площадь зон аккумуляции биомассы в глубоководной зоне — 72 км^2 с дефицитом последних $\sim 25 \text{ км}^2$. Этот дефицит будет покрыт использованием рыбой прибрежных нагульных участков после их реконструкции.

3.5. Реакция гидробионтов на реконструкцию местообитаний

Многолетние исследования функционирования экосистем водохранилищ, проведенные в Институте биологии внутренних вод РАН, показали, что успешное решение задачи сохранения и повышения общей продуктивности мелководных местообитаний может быть осуществлено за счет различных направлений модификации или восстановления размываемых перспективных местообитаний рыб.

Реакция гидробионтов на реконструкцию мелководных участков посредством углубления

Результаты изучения закономерностей распределения рыб по акватории водохранилища позволяют с уверенностью рекомендовать, в качестве одного из способов снижения негативного воздействия гидродинамических факторов, мероприятия, связанные с углублением дна. Этот способ перспективен на малопродуктивных участках поймы, примыкающих или находящихся в непосредственной близости от естественных углублений, активно используемых рыбой и позволяет усложнить рельеф дна на выбранном участке для создания здесь зон активной седиментации и минерализации водных взвесей и, в дальнейшем, образования высококормных нагульных участков.

Наши исследования (Поддубный и др., 1994) на естественных местах обитания рыб, показали, что оптимальные условия для образования плотных скопления планктона и рыб наблюдаются в пределах вихревых образований в зонах наименьших скоростей переноса воды, которые приурочены к центральным частям круговоротов. Местные же углубления дна (естественные и искусственные) могут способствовать формированию локальных круговоротов воды с зонами минимальных скоростей течения.

Так, в районе выработанного карьера "Коприно", расположенного на пойме в 200 м от русла р. Волги в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, при расходах по руслу 50 %-й обеспеченности ($400 \text{ м}^3/\text{с}$) и преобладающих в безледный период ветрах северной четверти скоростью 6 м/с на основе расчетов по гидродинамической модели однородного водоема была выявлена возможность формирования циклонического вихря с зоной минимальных скоростей переноса воды в его центре. Такие гидродинамические условия способствовали образованию здесь локального скопления планктона с биомассой 2.27 г/м^3 и пелагических рыб. Количественные и качественные показатели этого скопления были выше, чем зафиксированные на русле с биомассой 1.30 г/м^3 , и имели сходную с ним временную и пространственную устойчивость (табл.3.1). Причем, на окружающей карьер пойме не отмечено ни одного участка, характеризующегося подобными показателями скоплений рыб и планктона.

Таблица 3.1. Сравнение качественного состава пелагических русловых скоплений рыб и скоплений образовавшихся в выработанном карьере в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

Вид рыб	Русло	Пойма	Карьер
Ряпушка	+	-	+
Снеток	++	-	++
Окунь (0+, 1+)	++	-	++
Судак (0+, 1+)	++	-	+
Уклея	-	-	+
Лещ (0+, 1+)	-	+	++
Плотва (0+, 1+)	+	-	++
Синец (0+, 1+)	+	+	++

Измерение температуры и содержания кислорода показали, что они мало отличались от таковых на близлежащем русле. Содержание кислорода в придонном слое воды было не менее 5.8 мг/л .

Измерение содержания растворенного в воде кислорода в карьерах Иваньковского водохранилища в августе 1995 г. показало, что и здесь оно достаточно высокое - в поверхностном слое - 6.0, а в придонном - 5.5 мг/л, что вполне соответствует потребностям гидробионтов. Только в карьере "Устье", который попадает в зону сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС и в котором была отмечена устойчивая температурная стратификация, содержание кислорода в придонном слое было низким - 2.3 мг/л (Бреховских и др., 1998).

Анализ макробентоса старых карьеров Иваньковского водохранилища показал, что его биомасса достаточно высока и соответствует показателям среднекормных водоемов и выше. Так, в выработанном карьере "Городище" биомасса (без учета крупных моллюсков) достигала 49 г/м² (табл. 3.2.), а в районах старых выработок месторождений "Устье" и "о. Св. Елены" - 10.3 и 5.0 г/м² соответственно. Бентос на 70-90 % состоял из хирономид, биомасса которых составляла до 93 % общей. На долю олигохет приходилось лишь 7-13 % общей биомассы. В целом же по Иваньковскому плесу средняя биомасса бентоса в 1994 и 1995 гг. составляла 7.0 и 6.8 г/м² соответственно. Средняя биомасса по отработанным карьерам 21 г/м². Коренных различий в составе бентоса и индексах биотического разнообразия между районами старых разработок грунта и районами, где дноуглубительные работы не проводились, не отмечено (Бреховских и др., 1998).

В этом отношении отличается действующий карьер у острова Клиницы. Биомасса бентоса в котором всего 0.9 г/м². Это обусловливается тем, что на бентосные сообщества оказывают большое влияние переформирование грунта при землечерпании и осажение взвешенных частиц, концентрации которых особенно велики в придонном слое в районе расположения земснаряда. На месте разработки грунта в районе о. Клиницы, в период работы земснаряда, содержание взвешенных веществ в придонном слое вблизи земснаряда достигало 768 мг/л, а на расстоянии 1 км от него ниже по течению - 12.2 мг/л (среднее значение мутности для Иваньковского плеса 6.1 мг/л) (Бреховских и др., 1998).

Таблица 3.2. Состав и биомасса бентоса в карьерах Иваньковского водохранилища (Бреховских и др., 1998)

Район плеса	Организмы	Биомасса, г/м ²	Общая биомасса, %
Месторождение "Устье" (старый карьер)	Хирономиды	9.6	93
	Олигохеты	0.7	7.0
		10.3	
Месторождение "Городище" (старый карьер)	Хирономиды	47.2	6.2
	Олигохеты	1.2	0.2
	Моллюски	0.9	0.1
		49.3	
о. Клинцы (действующий карьер)	Хирономиды	0.3	37
	Олигохеты	0.5	63
		0.9	
Месторождение "о. Св. Елены" (старый карьер)	Хирономиды	4.35	87
	Олигохеты	0.65	13
		5.0	

Примечание. Полужирным шрифтом выделены суммарные значения для каждого района.

Наши исследования с использованием эхолотов показали, что в действующих карьерах на участках, близлежащих от места работы земснаряда, рыбы отсутствовали как в придонном слое, так и непосредственно в толще воды. Тем не менее, все участки за пределами зоны отпугивающего действия земснаряда, практически сразу становятся наиболее посещаемыми местообитаниями рыб, характеризующимися высокой временной устойчивостью рыбных скоплений. Нами отмечено наличие значительного, сравнимого с русловым, количества рыб в действующем карьере "Коприно" в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В карьере "Прилуки" Угличского водохранилища (рис. 3.6) - высокая плотность рыб, сходная с таковой в русле, была отмечена только в действующем карьере, расположенном на расстоянии 1 км от русла.

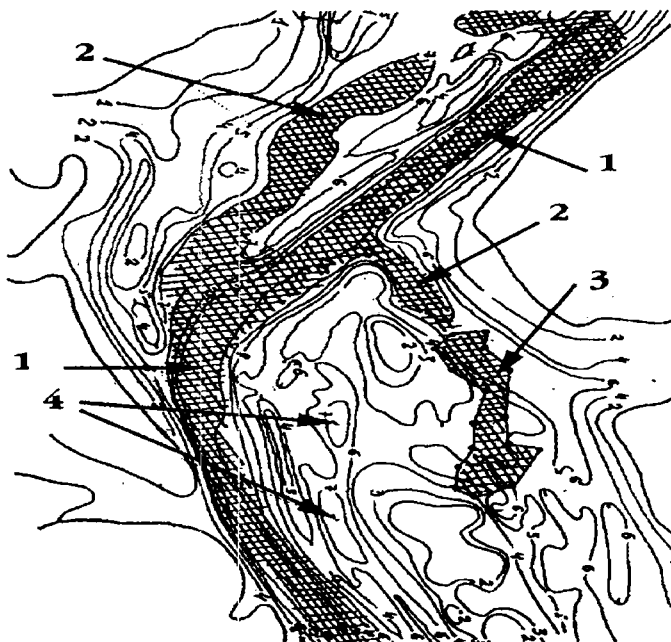


Рис. 3.6. Распределение рыб в Угличском водохранилище (1996 г.):

1 - на затопленном русле р. Волги, 2 - углубления дна, сообщаемые с руслом, 3 - на действующем карьере по добыче нерудных строительных материалов, 4 - углубления дна, не сообщаемые с руслом

В упомянутом выше действующем карьере у острова Клиницы в Иваньковском водохранилище, плотность и размер скопления рыб значительно превосходили скопления рыб на смежном участке русла р. Волги (рис. 3.7.).

Обследование старых карьеров "Устье" в Иваньковском водохранилище и на пойме реки Суда при ее впадении в Рыбинское водохранилище показало наличие в них скоплений рыб по плотности и размеру, превосходящие русловые, в р. Волга, р. Созь и р. Суда (рис. 3.8, 3.9).

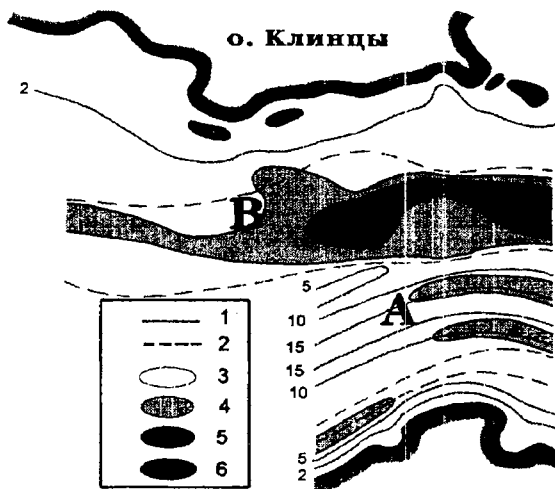


Рис. 3.7. Распределение рыб в Иваньковском водохранилище: А - в районе о. Клинцы в затопленном русле р. Волга, В - в карьере (1998 г.);

1 - изобаты, 2 - граница карьера, 3 - плотность рыб < 500, 4 - 500-1000, 5 - 1000-1500, 6 - 1500-2000 экз/га

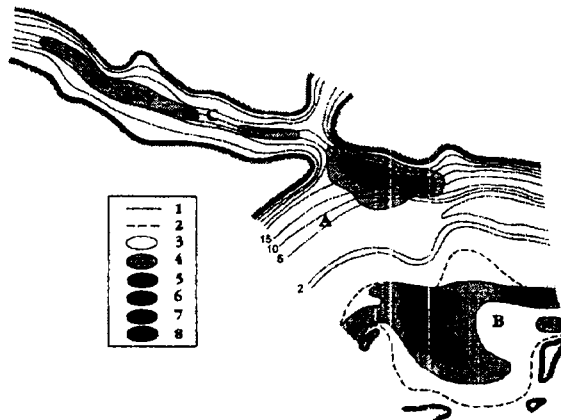


Рис. 3.8. Распределение рыб в Иваньковском водохранилище при впадении реки Сось: А - в затопленном русле р. Волга, В - в карьере, С - в русле р. Сось (1998 г.);

1 - изобаты, 2 - граница карьера, 3 - плотность рыб < 500, 4 - 500-1000, 5 - 1000-1500, 6 - 1500-2000, 7 - 2000-2500, 8 - > 2500 экз/га

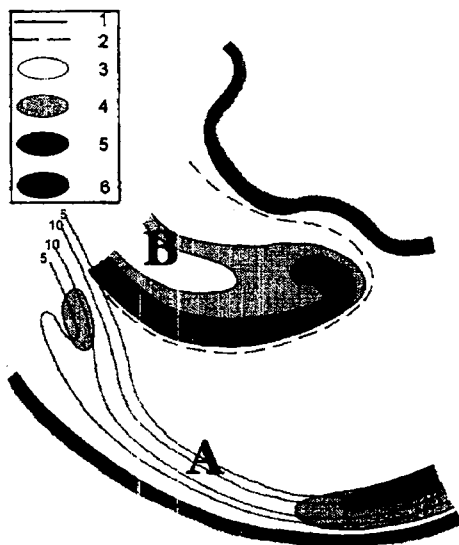


Рис. 3.9. Распределение рыб: А - в р. Суда при впадении ее в Рыбинское водохранилище, В - в карьере (1998 г.);
 1 - изобаты, 2 - граница карьера, 3 - плотность рыб < 500,
 4 - 500-1000, 5 - 1000-1500, 6 - 1500-2000 экз./га

Механизм подобного избирания карьеров рыбами изменяется в зависимости от времени его существования. На этапе разработки карьера, когда уровень развития кормовой базы в результате негативного влияния проводимых работ минимальный, они используются рыбами в качестве убежища для переживания периодов усиления гидродинамических воздействий на пойменные участки. При этом, существование карьеров сокращает переходы рыб до глубоководных убежищ при воздействии неблагоприятных факторов и позволяет более эффективно использовать кормовую базу прилегающих к карьере пойменных участков.

В дальнейшем, особенно после прекращения разработки карьера, возрастает его роль как нагульного биотопа. Интенсивность этого процесса достаточно велика, т.к. вследствие выработки карьера формируется циркуляция вод ветрового характера:

дополнительная изрезанность рельефа дна, уменьшает воздействие стока и усиливает вклад как ветрового воздействия, так и собственно рельефа дна. Создаются благоприятные гидродинамические условия для выживания и жизнедеятельности гидробионтов, которыми характеризуются и естественные местообитания с рельефом дна подобного типа (излучины затопленного русла, затопленные озерные котловины и т.д.

Реакция гидробионтов на реконструкцию мелководий посредством отчленения участков грядами искусственных островов

Второй способ обустройства мелководий - создание ветрозащитных сооружений и в первую очередь искусственных островов, модифицирующих гидродинамику и создающих благоприятные условия для нереста и подращивания молоди. Это соответствует условиям мелководий водохранилища, защищенных естественными островами, где расчетная высота волны при ветрах 15 м/с не превышает 0,5 м. Максимальные донные скорости в среднем составляют 16 см/с. На акватории защищенных мелководий с глубинами 1 м и менее формирование волнения может быть полностью подавлено из-за зарастания участка высшей водной растительностью и, следовательно, малого количества или полного отсутствия открытых водных пространств. Соответственно на этих местообитаниях почти в три раза выше и биомасса кормовых беспозвоночных (табл. 3.3).

**Таблица 3.3. Биомасса основных групп макрозообентоса
в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища**

Группа животных	Закрытое побережье		Открытое побережье	
	биомасса, г/м	биомасса, %	биомасса, г/м	биомасса, %
Хирономиды	11.1	65	4.9	94
Олигохеты	0.5	3	0.1	1
Моллюски	3.0	17	0.2	4
Прочие	2.6	15	0.3	1
Общая	17.5		5.3	

Защищенные островами участки интенсивно используются рыбами для нагула. Так, у леща вырабатывается суточный миграционный ритм, при котором рыбы этого вида выходят кормиться на защищенные мелководья в вечернее и ночное время (Экологические факторы, 1993; Поддубный, 1971). Эти же участки, наряду с эстуариями малых рек - притоков водохранилища, активно используются для нереста фитофильных рыб (Поддубный, Малинин, 1988).

На участках с очень высокой гидродинамической активностью, возможно, будет необходима защита искусственных островов от размыва подверженного волновому воздействию откоса с использованием облицовки крупнообломочным материалом - валунами, отходами стройматериалов и т.д. Кроме того, подобные сооружения, которые можно характеризовать как "искусственные рифы", перспективны и как "самостоятельные" методы гидродинамической защиты мелководий водохранилищ, особенно на участках, где гидродинамическое воздействие обладает наиболее высокой активностью. В отличие от искусственных островов искусственные рифы не только будут способствовать формированию продуктивных биоценозов на защищаемых ими участках мелководий, но при этом и на них будут создаваться специфические продуктивные местообитания. По мнению С.А. Афанасьева с соавторами (1987), изучавших фауну гидротехнических сооружений из каменной наброски в водоемах охладителях тепловых и атомных электростанций, "строительство гидротехнических сооружений из материалов, позволяющих создавать высоко-гетерогенную среду обитания, изобилующую убежищами и развитой поверхностью твердых субстратов, т.е. искусственных рифов, может быть использовано как элемент управления качеством воды и продуктивностью водоемов". По их данным, сообщества, формирующиеся на каменной наброске, превосходят по обилию беспозвоночных бентосные биотопы мягких субстратов.

Достаточно большое распространение пресноводные искусственные рифы получили в США. При этом многие авторы отмечают высокую эффективность воздействия рифов на структуру рыбных сообществ. Так, по данным Принца с соавторами (Prince et al., 1985) (табл. 3.4) у большинства рыб в районе постановки

Таблица 3.4. Количество рыб различных видов, зарегистрированных аквалангистом на стандартном разрезе на участке дна до и после постановки многокомпонентного искусственного рифа оз. Монтана (штат Вирджиния)

Вид рыбы, возраст	Весна			Лето			Осень	
	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1973 г.	1974 г.
	Без рифа	С рифом		Без рифа	С рифом		Без рифа	С рифом
Большеротый окунь >1+ (<i>Micropterus salmoides</i>), 0+	0	25	14	4	32	3	3	9
Малоротый окунь >1+ (<i>M. dolomieu</i>), 0+	0	4	19	6	44	27	1	27
Голубожаберник >1+ (<i>Lepomis microchirus</i>), 0+	10	149	91	65	275	175	51	119
Розовый солнечник (<i>L. auritus</i>), 0+	0	1	25	4	80	60	6	16
Белый сом (<i>Ictalurus catus</i>)	5	0	0	1	14	38	0	1
Карп (<i>Cyprinus carpio</i>)	1	2	1	0	6	20	0	1

искусственного рифа наблюдается возрастание численности. Особенно это касается видов рыб семейства Centrarchidae, к которому относятся большеротый и малоротый окуни и солнечники. Из семи видов, зарегистрированных на рифе, два из них до постановки рифа в этом районе не встречались. После постановки риф стал использоваться ими в качестве нагульного местообитания для взрослых особей и молоди. Еще два вида стали использовать этот участок для нереста. Достоверно снизилось количество молоди синезаберного солнечника (*Lepomis macrochirus*), что связано с возрастанием на рифе численности основных потребителей его молоди - малоротого и большеротого окуней (*Micropterus salmoides* и *M. dolomieu*).

Эффективность воздействия структурированных субстратов на рыб Северной Америки определяется тем, что основу ихтиофауны этого рай- она составляют виды, относящиеся к семействам Percichthyidae, Centrarchidae и Percidae, для которых характерно предпочтение местообитаний со сложной структурой, в том числе и сооружений типа "искусственные рифы". В ихтиофауне Евразии, где доминируют Cyprinidae, таких видов значительно меньше. По нашим данным (Герасимов, Слынько, 1990) в водохранилищах Верхней Волги к ним можно отнести из Cyprinidae плотву (*Rutilus rutilus*) и из Percidae окуня (*Perca fluviatilis*). Щука (*Esox lucius*), будучи типичным хищником-засадчиком, активно использует подобные субстраты, особенно в отсутствии водной растительности. Тем не менее, скоплению рыб на искусственном рифе, установленном в пресном водоеме умеренной зоны Евразии, будут присущи некоторые сходные характеристики (Герасимов, Слынько, 1990), например: повышенная устойчивость, связанная со снижением размаха колебаний численности, зависимость этого показателя от структурной сложности рифа, наличие селективного (привлекающего) воздействия на определенные виды, обладающие соответствующими поведенческими навыками. В основном это массовые в большинстве водоемов Евразии рыбы - плотва и окунь, регулирование численности которых в большинстве случаев крайне желательно. Учитывая, что пресноводный риф оказывает сильное привлекающее действие на хищников (окунь, щука), можно предполагать возникновение здесь жесткого механизма

саморегуляции численности за счет хищничества (щука - плотва и окунь; окунь - плотва) и канибализма (крупный окунь - молодь окуня). Это подтверждает опыт эксплуатации искусственных рифов. Например, в таблице 3.4 (Prince et al, 1985) показано, что в результате привлечения рифом хищных видов рыб уменьшилась численность доминирующего ранее в районе постановки рифа си-нежаберного солнечника (*L. macrochirus*).

Воздействие реконструкции местообитаний на структуру рыбного сообщества водохранилищ

Все перечисленные мероприятия по реконструкции мелко-водных водохранилищ в результате расширения площади нерести-лищ и нагульных участков должны привести к увеличению чис-ленности, а увеличение разнообразия местобитаний - к возраста-нию качественного разнообразия рыбного сообщества водохрани-лищ. Но специфика данного процесса заключается в том, что сложность структуры пресноводных экосистем, например, Афри-ки и Северной Америки достигается за счет разнообразия числа видов, а в водоемах Северной Европы этот же эффект достигается за счет разнообразия внутривидовых форм (Решетников, 1980; 1994). Для бассейна Верхней Волги это показано на популяциях леща (Герасимов, Слынько, 1990;1991), плотвы (Поддубный, 1971; Касьянов и др., 1982; Поддубный и др., 1989; Касьянов, Изюмов, 1995), густеры (Поддубный и др., 1989), окуня (Зеленецкий, 1992; Малинин, Линник, 1983), щуки (Малинин, Линник, 1983; Поддубный, 1971).

Озеро Плещеево, так же относящееся к водоемам бассейна Верхней Волги, имеет литораль с гораздо большей степенью за-растания макрофитами, что говорит об отсутствии процессов эро-зии дна и соответственно о меньшей активности гидродинамиче-ских воздействий, что способствует формированию здесь устойчи-вых специфических мелководных скоплений рыб. По данным Поддубного с соавторами (1989) плотва, густера и окунь озера Плещеево представлены двумя экологическими группами. Часть особей этих видов рыб обитает в пелагиали и питается планкто-

ном. Другие, с полным набором возрастных классов, постоянно живут в литорали и сублиторали, питаются донными и зарослевыми животными и молодью рыб (крупный окунь). По сравнению с рыбами из пелагиали плотва, окунь и густера из литорали и сублиторали представлены более крупными особями (табл. 3.5).

Таблица 3.5. Характеристики рыб из литорального и пелагического местообитания в оз. Плещеево (Поддубный и др, 1989)

Вид	Длина, мм		Масса тела, г		Местообитание
	интервал	средняя	интервал	средняя	
Плотва	73-137	102	5 - 38	17.4	Пелагиаль
Плотва	110-230	141	20 - 133	64.7	Литораль
Густера	62-95	80.9	4 - 15	9.4	Пелагиаль
Густера	122-278	152.7	58 - 400	160.6	Литораль
Окунь	90-126	106.4	11 - 30	18.4	Пелагиаль
Окунь	150-385	287,9	21 - 896	412.4	Литораль

Анализ плотвы из литоральной и пелагической зон о. Плещеево свидетельствует о довольно существенных различиях в росте между этими двумя группировками (табл. 3.6).

Таблица 3.6. Линейный рост плотвы двух экологических групп оз. Плещеево (Поддубный и др., 1989)

Место сбора	Возраст плотвы, лет									
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Литораль		133	149	170	190	210				
Пелагиаль	98	113	125	138	144	156	157	171	187	194

Нет достоверных данных, что такие же экологические группы образуются и у щуки, но при этом она демонстрирует исключительную пластичность поведения. Известно, что щука - типичный хищник-засадчик, обитающий в прибрежных зарослях макрофитов. В озере Плещеево среднеразмерная и крупная щука успешно освоила не только литораль, но и открытую часть озера (Поддубный и др., 1989), где она питается в скоплениях уклен (*Alburnus alburnus*), плотвы, мелкого окуня и даже ряпушки (*Coregonus albula*).

Обычно за 20 мин траления по горизонту нахождения ряпушки (более 12 м) в трал попадало до 4 шук. Биотелеметрические наблюдения за этими особями показали, что в условиях пелагиали щука не имеет ограниченных охотничьих районов, в отличие от особей, обитающих в литорали. По сути дела эти рыбы частично заполнили нишу пелагических хищников, таких, как судак (*Stizostedion lucioperca*), отсутствующих в данном водоеме.

Сходная ситуация дифференциации популяций этих рыб наблюдалась и в Рыбинском водохранилище до периода деградации мелководий (Поддубный, 1971). Плотва образовывала две экологические группы: одна из них обитала в прибрежных зарослях, где питалась низшими растениями и зарослевой фауной, а другая - на пойме с глубинами 4-5 метров, где потребляла преимущественно дрейссену. Сравнение темпа линейного и весового роста плотвы в прибрежье и открытых плесах показало, что вдали от берегов обитают более быстрорастущие особи. Особенно заметно улучшение роста у рыб старше 5-6 лет (Поддубный, 1971; Касьянов и др., 1982). В популяции окуня Рыбинского водохранилища, как и у плотвы, в результате большой исходной разнокачественности потомства по характеру питания и поведения (Ильина, 1969) четко дифференцируются две категории рыб - прибрежная и глубинная.

После деградации, в результате гидродинамических воздействий, мелководных местообитаний Рыбинского водохранилища, в прибрежье в основном встречаются неполовозрелые особи указанных видов и только на мелководных местообитаниях образовавшихся под защитой естественных островов, и в эстуариях рек встречаются половозрелые с низким темпом роста представители прибрежной экологической группы.

Более подробно вопрос существования внутривидовых экологических групп был рассмотрен для популяции леща Рыбинского водохранилища, при этом одна из них, как показали исследования, потенциально способна освоить обширные пойменные нагульные участки и, при наличии благоприятных условий, образовывать на них устойчивые во времени и пространстве скопления.

Л.К. Малинин с соавторами (1990), исследуя трофо-экологическую структуру популяции леща Рыбинского водохранилища, сделали заключение о том, что существует две трофические груп-

пировки леща, различающиеся по ширине спектра питания, и две этологические группировки, различающиеся масштабом перемещений в нагульный период: оседлые и мобильные (номадные). При этом авторы предположили, что оседлые особи идентичны особям с узким спектром питания, т.к. осваивают небольшие нагульные акватории в пределах одного руслового биотопа, а номадные особи, перемещающиеся в поисках пищи на большей площади, включающей несколько биотопов (руслевой, пойменный и т.д.) - тождественны особям с широким спектром питания. Основным выводом, который сделали авторы данной работы является то, что "...соотношение номадных и оседлых особей в популяциях есть величина непостоянная и определяется как состоянием окружающей среды, так и индивидуальными особенностями самих рыб, а смена стратегии пищевого поведения может быть как сезонной, так, возможно, и суточной".

Исследования популяции леща Рыбинского водохранилища (Слынько, 1992) показали, что аллоферменты пероксидазы сердечной мышцы леща кодируются тремя кодоминантными аллелями По79, По100 и По116 (последний относится к категории редких, частота его встречаемости менее 5 %). При проведении лабораторных исследований по выяснению относительного уровня приспособленности молоди (сеголетков и годовиков) лещей этих генотипических групп к различным условиям среды обитания была установлена тенденция преимущественной элиминации под воздействием хищника, особей, содержащих аллель По79, по сравнению с аллелем По100, и отмечены различия в пищевом и исследовательском поведении, выражающиеся в величине порога возбуждения, длительности сохранения оборонительной реакции, интенсивности питания и тактике оборонительного поведения (Герасимов, Слынько, 1991).

На основании работы Л.К. Малинина с соавторами (1990) и полученных нами экспериментальных данных, мы предположили, что различия в особенностях питания и поведения указанных групп леща могут иметь достаточно значимую долю наследственной обусловленности и маркироваться генотипами локуса пероксидазы и при этом соотношение номадных (с широким спектром питания) и оседлых (с узким спектром питания) особей воз-

можно будет определяться соотношением соответствующих генотипов в популяции. Для проверки этого мы предприняли анализ сопряженности аллелей и генотипов локуса Rx с указанными трофо-этологическими показателями в полевых условиях¹.

Анализ содержимого кишечника отловленных тралом особей показал, что все гомозиготы По 79/79 имели более узкий спектр питания, чем По100/100. Это было отмечено для выборок леща из Моложского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища (табл. 3.7).

Таблица 3.7. Количество компонентов в питании лещей двух гомозиготных групп в разных районах Рыбинского водохранилища

Организмы	Группы леща			
	р. Молога		р. Шексна	
	По79/79	По100/100	По79/79	По100/100
Oligochaeta	+	+	+	+
Mollusca				
Viviparus sp.	-	+	+	+
Valvata sp.	-	-	+	+
Bithynia sp.	-	-	-	+
Sphaerium sp.	-	+	-	-
Musculium sp.	-	+	-	-
Pisidium sp.	-	+	-	+
Euglesa sp.	-	-	-	+
Dreissena polymorpha	-	+	-	+
Chironomidae				
Procladius sp.	+	+	+	+
Chironomus sp.	+	+	+	+
Cryptochironomus sp.	+	+	+	+
Tanytarsus sp.	+	+	+	+
Crustacea				
Gmelinoides fasciatus	-	-	-	+
Asellus aquaticus	-	+	-	-
Trichoptera				
Athripsodes cinereus	-	+	-	+
Количество таксонов	5	12	7	13

¹ Электрофоретический анализ и интерпретация его результатов были проведены старшим научным сотрудником лаборатории экологии ИБВВ РАН Ю.В. Слынько.

Основу питания леща этих групп составляли личинки хирономид и олигохеты. По весу они составляли до 99 % у гомозиготы По79/79 и до 90 % у По100/100. При этом, у леща первой группы всегда доминировали олигохеты, а у леща второй группы - личинки хирономид (табл. 3.8).

Таблица 3.8. Процентное соотношение групп организмов в питании леща по весу, %

Организмы	Группы леща					
	р. Молога		р. Шексна		Суммарные данные	
	А*	В*	А	В	А	В
Олигохеты	51	39	57	42	56	41
Личинки хирономид	49	51	42	46	44	48
Моллюски	-	7	1	11	1	9
Прочие	-	3	-	2	-	2
Количество рыб	14	19	18	17	32	36

*А - По79/79; В - По100/100

Максимальные различия наблюдались в содержании моллюсков: у лещей первой группы они составляли около 1 %, у второй 7 - 11 %. Прочие организмы бентоса (личинки насекомых, высшие ракообразные и т.д.) у гомозиготы По79/79 практически отсутствовали, а у По100/100 составляли от 2 до 2.8 % от веса содержимого кишечника. Содержание низших ракообразных в кишечниках лещей с генотипом По79/79 почти в 4 раза ниже, чем у особей По100/100. В первую очередь это касалось планктонных ракообразных *Cyclops* sp., *Bosmina* sp., *Leptodora kindti* (разница в 6-10 раз) и, в гораздо меньшей степени, бентосных ракообразных *Narapticoida* и *Ostracoda* (максимум в 2 раза).

Сходные различия отмечены и по показателям встречаемости указанных групп организмов в пищеварительных трактах исследованных рыб. Моллюски отмечены у 60 % особей с генотипом По100/100 и только у 22 % с генотипом По79/79. При этом максимальные различия по показателям встречаемости брюхоногих моллюсков. То же в отношении встречаемости низших ракооб-

разных, а высшие ракообразные, как и личинки ручейников, отмечены только у особей По100/100.

Индексы наполнения у лещей этих групп достоверно не отличались (табл. 3.9) и соответствовали индексам, приведенным Л.К. Малининым с соавторами (1990).

Таблица 3.9. Средние размеры, масса тела и наполнение кишечника: А - у леща двух аллельных групп, По79/79 и По100/100 - наши данные ; Б - у лещей с "узким" и "широким" спектрами питания по Л.К. Малинину с соавторами (1990)

Генотипы	n	Индекс наполнения кишечника, о/ооо	Длина тела, мм	Масса тела, г
А				
По79/79	32	70.3 ± 11.2	370 ± 8	770 ± 48
По100/100	36	72.4 ± 15.6	379 ± 12	822 ± 71
Б				
Оседлые	44	106.8 ± 9.0	341 ± 5	767 ± 30
Номадные	13	182.5 ± 19.0	341 ± 14	760 ± 69

Для проверки возможного существования функциональных различий у лещей этих двух генотипических групп, обуславливающих отмеченные Л.К. Малининым с соавторами (1990) различные уровни мобильности, мы провели сравнительные лабораторные эксперименты по изучению плавательной способности указанных групп рыб. Проводились они в замкнутом гидродинамическом лотке. Тестировали лещей в возрасте 0+ гомозиготных по аллелям По79 и По100, полученных путем индивидуальных направленных скрещиваний².

Результаты этих экспериментов показали, что лещ с генотипом По100/100 обладает более высокой плавательной способно-

² Работа проводилась на прудовой базе ИБВВ РАН совместно со старшим научным сотрудником ИБВВ РАН Ю.В. Слынько и зав. прудовой базой И.Г. Гречанова.

стью и при этом образует более компактные, устойчивые к потоку стаи, чем лещ с генотипом По79/79 (табл. 3.10).

Особь с генотипом По100/100 при скорости 50 см/с не сносились потоком в течение часа (по истечении часа тестирование прекратили) при этом все они держались компактной стаей со средним расстоянием между особями 27 мм (0,4 длины тела).

Таблица 3.10. Плавательная способность генотипизированных по локусу По групп лещей

Аллели	n	Критическая скорость течения, см/с	Время ската 100 % особей, мин	Средняя длина тела, мм
По79	47	16 * - 50 **	35	74 + 19
По100	72	> 50	> 60	63 + 9

* - скорость при которой скатилась первая особь

** - скорость при которой скатились все оставшиеся особи

В отличие от леща с генотипом По100/100, 10 % особей леща с генотипом По79/79 были прижаты течением к ограничительной решетке уже при скорости 16 см/сек, тогда как, скорости 50 см/с достигли только 15 % особей, но через 35 минут скатились последние. До скорости 16 см/с лещ данной группы образовывал более разреженную стаю, чем лещ с генотипом По100/100. Среднее расстояние между особями составляло 68 мм (0.9 длины тела), при достижении скорости 16 см/с стая распалась на отдельные группы особей, которые скатывались поочередно по мере нарастания скорости потока. При сравнении полученных нами результатов и данных Л.К. Малинина с соавторами (1990) прослеживается значительное сходство по ряду пунктов:

1. Выделенные нами гомозиготные группы леща различаются, как и выделенные указанными авторами трофические группировки, по ширине спектра питания (7 компонентов у леща По79/79 и 16 у леща По100/100, соответственно 10 у "оседлых" и 17 у "мобильных").

2. В обоих случаях лещи с узким спектром питания потребляли больше олигохет и меньше хирономид, чем особи с широким спектром.

3. Сходные количественные различия наблюдались в интенсивности потребления планктонных ракообразных.

4. Результаты экспериментов по сравнению плавательной способности лещей этих двух групп хорошо согласуются с данными биотелеметрических наблюдений, проведенных Л.К. Малининым с соавторами (1990), в которых были показаны различия в мобильности выделенных ими групп леща. Так, оседлые особи оставались весь период наблюдений в 0.5 - 1 км от места выпуска на русловом участке с глубиной 13 - 17 м. В ряде случаев они выходили на глубины 8 - 10 м, но от русла не удалялись более чем на 0.2 - 0.5 км и находились на пойменных участках всего 10-15 % общего времени. Мобильные особи за это время удалились от места выпуска на расстояние до 10 км, при этом часть из них пребывала на пойме постоянно на расстоянии до 4 км от русла.

Большая ширина спектра питания и более высокая плавательная способность леща с генотипом По100/100 позволяет говорить о соответствии данных лещей "мобильным особям", а особей леща с генотипом По79/79 - "оседлым".

Такое совпадение результатов независимых исследований позволяет считать, что трофо-этологические группы, описанные Л.К. Малининым с соавторами, тождественны трофическим группам, которые выделены нами и их соотношение определяется соотношением соответствующих генотипов в популяции.

Реализуя свое преимущество в уровне мобильности, лещи с генотипом По100/100 совершает значительные кормовые миграции из затопленного русла с максимальными глубинами на биотопы затопленной поймы, где потребляет наряду с инфауной и организмы эпибентоса такие, как брюхоногие моллюски, личинки ручейников и высшие ракообразные. Соотношение этих организмов в пищеварительных трактах лещей с генотипом По100/100 совпадает с соотношением их биомасс на затопленной пойме Рыбинского водохранилища. Моллюски составляют 15-20 % от общей биомассы, личинки насекомых (кроме личинок хирономид) и высшие

ракообразные от 1 до 5 %, т.е. в сумме не более 1/4 общей биомассы (Щербина, 1993).

В пищеварительном тракте леща с генотипом По79/79, имеющего меньший уровень мобильности и питающегося в основном на русле, склонах русла и глубоких участках прирусловой поймы, организмы эпибентоса и планктонные ракообразные практически не встречаются.

Учитывая, что все исследованные лещи были пойманы при тралении на русловых участках, можно заключить, что кормовые миграции леща с генотипом По100/100 на пойму имеют периодический характер. Устойчивость скопления определяется гидродинамической активностью на мелководьях. При ее повышении практически вся рыба уходит на русловые участки, при снижении и в периоды длительного затишья лещи могут задерживаться на пойме несколько суток без возвращения на русловые участки (Малинин и др., 1990). Можно предположить, что при создании в водохранилище достаточного количества защищенных мелководных местообитаний, лещи с генотипом По100/100 смогут образовывать устойчивые мелководные скопления, что приведет к расширению нагульных местообитаний популяции леща и увеличению его численности.

Приведенные выше данные показали, что трофо-этологический полиморфизм - существование внутривидовых групп особей, различающихся уровнями адаптации к питанию в различных по условиям кормодобывания нагульных участках, был отмечен для большинства популяций рыб бассейна Верхней Волги. Одним из наиболее значимых факторов среды обитания, обуславливающих проявление трофо-этологического полиморфизма у исследованных видов, является формирование новых местообитаний.

Исходя из этого, можно считать, что при проведении широкомасштабных мероприятий по модификации мелководных местообитаний не произойдет заметного перераспределения видов. Используя реконструированные участки мелководий популяции смогут расширить ареалы, за счет использования потенциальных адаптационных возможностей своих внутривидовых групп, что будет способствовать увеличению их численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биота, обитающая на мелководьях водохранилищ, в наибольшей степени зависит от таких непериодических и критических процессов, как перестройка грунтового комплекса под воздействием гидродинамических воздействий на фоне значительных колебаний уровня. Активность указанных процессов определяется типом водохранилища и временем, которое прошло с начала его заполнения, а продолжительность - моментом образования динамически устойчивой формы берегового склона.

В первые годы заполнения водохранилища наблюдается резкое повышение трофии мелководий. Этому способствует: разложение наземной растительности и поступление органических веществ из залитых почв, вызывающих интенсивное образование органического детрита, развитие бактерио-планктона и высоких биомасс практически всех видов гидробионтов, включая рыб, адаптировавшихся к условиям обитания в водоеме нового типа.

В дальнейшем, гидродинамические воздействия, за счет которых происходит процесс преобразования исходной формы берегового склона, способствуют тому, что первичные продуктивные субстраты (почвы) перекрываются минеральными наносами или размываются. Биоценозы эпибентоса и дендрофильной фауны, развивающиеся под защитой древесных остатков, исчезают после их разрушения. Эти же процессы за счет высокой подвижности грунтов лимитируют развитие инфауны. Наступает спад трофии мелководий, лимитирующий использование их рыбой.

В результате процесса преобразования исходной формы берегового склона образуется динамически устойчивая к новому гидрологическому режиму его форма, подводной частью которой является мелководье. При этом на участках, где гидродинамические процесс способствует накоплению органики, формируется достаточно устойчивый для развития биоты донный субстрат: илистый песок и серый песчанистый ил, имеющие достаточно высокую продуктивность и занимающие значительные площади мелководий. Происходит стабилизация трофии мелководий на новом уровне и затем ее постепенное повышение. В этот период мелководные местообитания снова начинают активно использоваться

рыбами в качестве нагульных участков.

На них образуются скопления рыб, но в отличие от начального периода формирования водохранилища, эти скопления характеризуются низкой временной и пространственной устойчивостью, т.к. образуются только при пониженной ветровой активности. При возрастании силы ветра рыбы покидают эти местообитания. Такое воздействие усугубляется в маловодные годы и при ранней сработке уровня.

Складывается ситуация, когда мелководные местообитания, с одной стороны, имеют достаточный уровень продуктивности для образования на них нагульных скоплений рыб, а с другой - подвержены сильному влиянию гидродинамических воздействий и колебания уровня, определяющих сложно прогнозируемый механизм взаимодействия рыб и их жертв. Его сложность заключается в том, что процесс активного кормодобывания на этих участках периодически прерывается миграциями, связанными с избеганием рыбами негативных гидродинамических воздействий. Повторяемость подобных воздействий определяется силой ветра и количеством ветреных дней в течение нагульного периода конкретного года.

Следовательно, в нагульный период основным фактором, определяющим избирательность местообитаний рыбами, является обилие и доступность существующих на них популяций кормовых организмов. Вместе с тем, гидрологические факторы, в основном уровень воды и ветровое волнение, маскируют эту зависимость, определяя временную и пространственную устойчивость скопления рыб на избираемых ими местообитаниях.

Например, как показали наши исследования, уровень водохранилища и ветровое воздействие оказывают опосредованное и прямое негативное воздействие на временные и пространственные характеристики рыбных скоплений. Опосредованное воздействие заключается в лимитировании уровнем режимом и волновой эрозии донного субстрата процесса развития кормовой базы рыб, площади и качества нерестилищ. Прямое воздействие связано с высокой чувствительностью рыб к колебаниям уровня и воздействию ветровой гидродинамики. Это проявляется и на осушаемых и неосушаемых местообитаниях. Чувствительность рыб к изменени-

ям уровня обратно пропорциональна глубине, на которой формируется рыбное скопление. При достаточной степени обводненности формирование рыбных скоплений идет вне зависимости от колебаний уровня, а наиболее выраженная зависимость наблюдается на этапе после достижения максимальной численности. Направленность процесса изменения численности скоплений зависит от стабильности уровня. Снижение уровня усугубляет негативное воздействие волн и течений на мелководные скопления рыб.

В естественных озерах, прошедших этап активных геоморфологических перестроек дна в далекие геологические эпохи и достигших на современном этапе стадии образования динамически устойчивой к гидрологическому режиму формы берегового склона, воздействие ветровой гидродинамики не оказывает столь критического воздействия на гидробионтов литорали. Например, озеро Плещеево, также относящееся к водоемам бассейна Верхней Волги, имеет практически полностью заросшую макрофитами литораль (за исключением прибойной зоны), свидетельствующую об отсутствии процессов эрозии дна и, соответственно, - меньшей степени влияния гидродинамических воздействий. Это способствует формированию здесь устойчивых специфических (по трофической, размерной и т.д. структурам) мелководных скоплений рыб.

Процесс образования динамически устойчивой к гидрологическому режиму формы берегового склона достаточно длителен. Так, в Рыбинском водохранилище перестройка грунтового комплекса продолжается и на современном этапе. Следовательно, встает вопрос об искусственном ускорении процесса увеличения продуктивности мелководий водохранилищ.

Установленные зависимости распределения рыб от особенностей гидрологического режима мелководий позволяют сделать вывод о целесообразности разработки мероприятий по изменению гидрологического и, в первую очередь, гидродинамического режима мелководной зоны в целях улучшения существующих местообитаний гидробионтов. Выбор каждого конкретного способа реконструкции с созданием специфических структур для привлечения рыб должен основываться на глубоком анализе их позитивной и негативной реакции на тип вновь создаваемых искусственных местообитаний.

Из всех типов мелководий, исследованных нами, в наименьшей степени подвержены негативному воздействию указанных факторов участки защищенного мелководья. Отсутствие влияния волнения приводит к накоплению в верхних горизонтах донных отложений легкоусвояемых форм фосфора, калия, общего азота, органических веществ, и тем самым поддерживается и увеличивается продуктивность на этих участках, способствующая интенсивному использованию их рыбами для нереста и нагула. Вместе с тем, такие участки в большинстве водохранилищ занимают крайне малые площади и их роль в формировании продуктивности водохранилищ незначительна. Другими наиболее продуктивными являются участки водохранилищ с глубинами, гасящими воздействия ветрового волнения и изменения уровня: прирусловые участки затопленной поймы, затопленные русла рек и озера. Особенности таких акваторий и определяют возможные направления реконструкции малопродуктивных мелководий: строительство искусственных островов на прибрежных участках или углубление прирусловых участков мелководий.

Существование внутривидовых групп особей, различающихся уровнями адаптации к обитанию в разных по условиям участках водоема, отмеченное для большинства популяций рыб бассейна Верхней Волги, позволяет считать, что при проведении широкомасштабных мероприятий по модификации мелководных местообитаний не произойдет существенного перераспределения видов. Реконструкция местообитаний приведет к расширению популяциями ареалов за счет использования потенциальных адаптационных возможностей своих внутривидовых групп.

Недостаток совместных гидродинамических и ихтиологических исследований не позволяет на данном этапе более полно охарактеризовать закономерности распределения рыб в зависимости от структуры ветровых, стоковых и суммарных течений в пределах выделенных гидродинамических типов мелководий водохранилищ.

Кроме того, существуют объективные трудности, связанные с отсутствием методов изучения особенностей распределения гидробионтов, зависящих от характера гидродинамических процессов.

Поэтому, первоочередной задачей будущих исследований является разработка методов изучения распределения рыб по разрешающей способности сравнимых с возможностями методов изучения гидродинамики. Это позволит рассмотреть более тонкие механизмы взаимодействия отдельных элементов гидродинамической структуры с пространственной структурой рыб на всех выделенных типах мелководий.

Вторая, на наш взгляд значимая задача, заключается в изучении опосредованного влияния гидродинамики на гидробионтов через транспорт токсичного загрязнения течениями. Несомненно, что основная часть загрязнений, поступающих в водохранилища, переносится стоковыми течениями вдоль затопленных русел рек. Поперечный транспорт загрязнений (на участки затопленной поймы) осуществляется за счет ветровых и суммарных течений. Поэтому, при благоприятных гидродинамических условиях, даже в сильно загрязненном водохранилище могут существовать мелководные участки со значительно более низким уровнем загрязнения. Исследование данного вопроса позволит подойти к проблеме создания методами реконструкции мелководий водохранилищ чистых "участков" для товарного разведения и воспроизводства рыбы или рефугий для чувствительных к загрязнению гидробионтов

Такого рода перспективные, на наш взгляд, работы несомненно могут составить основу будущих совместных гидрологических и гидробиологических исследований функционирования отдельных звеньев экосистем водохранилищ.

Авакян А.Б. Концепция использования водных объектов // Вода: экология и технология: Матер. междунар. конгр. М., 1994. С. 67-77.

Авакян А.Б. Вопросы создания и рационального использования водохранилищ // Воды суши: проблемы и решения. М., 1994. С. 414-435.

Авакян А.Б., Поддубный А.Г. Рыбопродуктивность водохранилищ и роль их акваториального районирования, планировки и обустройства в ее повышении // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 1. С. 90-97.

Авакян А.Б., Поддубный А.Г., Поддубный С.А. Пути улучшения состояния экосистем водохранилищ и повышения их рыбопродуктивности // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 3. С. 261-273.

Авакян А.Б., Салтанкин В.П. Улучшение комплексного использования водохранилищ на основе их акваториального районирования, планировки и обустройства // Мелиорация и водное хозяйство. Сер. 4. 1998. Вып. 1. 60 с.

Авакян А.Б., Широков В.М. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во «Виктор», 1994. 319 с.

Алексеевский Н.И., Михинов А.Е. Формирование и динамика наносов в речной сети и береговой зоне водоемов // Итоги науки и техники. Сер. Гидрология суши. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 8. 183 с.

Афанасьев С.А., Протасов А.А., Янакаев А.Ю. Перспективы использования искусственных рифов в водоемах-охладителях энергетических станций // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Тез. докл. Всесоюз. конф. 2-4 декабря 1987. Москва. С. 107-109.

Архипова Н.Р. О вертикальном распределении некоторых тубифицид в серых илах Рыбинского водохранилища // Водные малоцифринковые черви. Рига, 1987. С. 33-37.

Баканов А.И. Бентос озера Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С.70-83.

Баканов А.И. К вопросу о доступности бентоса для рыб Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1984. № 62. С. 26-30.

Бакастов С. С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 13-22.

Бакастов С. С. Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С.42-56.

Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского во-

дохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 72-86.

Баранов И.В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР // Изв. ГосНОРХ. 1961. Т. 50. С. 279-322.

Бергельсон Б. О., Бойцов М. П., Гуров В. П., Никаноров Ю. И. Значение отдельных участков Иваньковского водохранилища для естественного воспроизводства рыб // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 217-221.

Бойцов М.П. Численность и рост молоди рыб Угличского водохранилища для естественного воспроизводства рыб // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 223-225.

Браценюк Г.Н. Распределение рыб Саратовского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНОРХ. Т. 12. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1973. С. 116-142.

Бреховских В.Ф., Волкова З.В., Вишневская Г.Н. Изменение элементов экосистем в подводных карьерах для добычи нерудных строительных материалов // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 4. С. 448-454.

Буторин Н.В. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 8-23.

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Закономерности формирования грунтового комплекса верхневолжских водохранилищ // Материалы Всесоюз. науч. конф. по проблеме комплекс. использования и охраны вод. ресурсов бассейна Волги. Пермь. 1975. Вып. 1. С. 187-189.

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 159 с.

Буторин Н.В., Успенский С.М. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 23-41.

Велиев Х.А., Леонтьев И.О. Опыт применения планов рефракции волн для анализа береговых процессов // Водные ресурсы. 1983. № 3. С. 135-143.

Вершинин Н.В. Формирование кормовых ресурсов и ихтиофауны водохранилищ Сибири // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966. С. 131-132.

Виноградов В.Г. Классификация мелководных участков водохранилищ дерново-подзолистой зоны и перспективы их использования на примере Учинского водохранилища // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Наука, 1978. Вып. 2. С. 46-51.

Володин В.М. Влияние условий нагула и зимовки на продолжи-

тельность резорбции икры и развитие очередной генерации овоцитов у леща *Abramis brama* (L) Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 4979. Т. 19. Вып. 2 (115). С. 359 -362.

Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Направления реконструкции мелководных местообитаний рыб в равнинных водохранилищах для повышения их рыбопродуктивности // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 1998. С. 84-99.

Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Пищевое и оборонительное поведение рыб на экспериментальных субстратах различной сложности (этологический и генетический аспекты) // Искусственные рифы для рыбного хозяйства / Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, 1990. С. 177- 193.

Герасимов Ю.В., Слынько Ю.В. Различия в элементах оборонительного и социального поведения генотипированных по локусу пероксидазы групп сеголетков леща // Труды Всесоюз. совещания по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 160 -168.

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги / Под ред. З.А. Викулиной, В.А. Знаменского. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 290 с.

Гущин В.Ф. К характеристике режима ветрового волнения на Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука. 1968. № 2. С. 22-26.

Денисова А.И., Нахшина Е.П. Основные направления в изучении круговорота биоэлементов в днепровских водохранилищах// Гидробиологический журнал. 1981. Т.17. № 2. С. 114-115.

Дзюбан Н.А. Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги // Водные ресурсы. 1977. № 3. С. 28-35

Житенева Т.С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1980. № 46. С. 26-30.

Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1981. № 51. С. 68-72.

Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 3. С. 362-371.

Зиминова Н.А., Курдин В.П. Формирование рельефа и грунтов мелководий Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука. 1968. С. 56-71.

Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.

Ильина Л.К. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 182-201.

Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Уровенный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 3(74). С. 411-422.

Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Значение уровенного режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы. 1980. № 2. С. 123-136.

Ильина Л.К., Поддубный А.Г. Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1963. С. 47-56.

Караушев А.В. Сгонно-нагонные явления на водохранилищах и озерах. Л.: Гидрометеиздат, 1960. 216 с.

Караушев А.В., Шварцман А.Я. Процессы перемешивания в прибрежной зоне водоема и оценка выноса растворенных веществ // Метеорология и гидрология. 1989. № 4. С. 88-93.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (L) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов волжского бассейна // Зоологический журнал. 1982. Т. 61. Вып. 12. С. 1826-1836.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы (*Rutilus rutilus*) оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 4. С. 546-548.

Кияшко В.И., Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плёсах водохранилищ Волги и Дона // Водные ресурсы. 1985. № 3. С. 92-101.

Ковалев П.М. Об условиях естественного воспроизводства судака *Lucioperca lucioperca* (L). Окуня *Perca fluviatilis* (L) и ерша *Acerina cerna* (L). Оз. Ильмень // Вопросы ихтиологии. 1973. Т.13. Вып. 6. (83). С. 1122-1124.

Константинов А.С. О путях заселения бентосными организмами вновь заливаемых площадей // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов, 1969. С. 5-13.

Курдин В.П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 23-41.

Курдин В.П., Зиминова Н.А. Пути совершенствования грунтового комплекса Рыбинского водохранилища // Комплексное исследование водохранилищ. Л.: Наука, 1971. С. 104-111.

Курдина Т.Н., Буторин Н.В. Гидрологические условия и зимние уловы в Рыбинском водохранилище // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 92 - 107.

Лабзовский Н.А. Расчет элементов волн в озерах и водохранилищах // Тр. ГГИ. 1976. Вып. 231. С. 126-143.

Леонтьев И.О. О прибрежной горизонтальной циркуляции воды в условиях нерегулярного волнения // Водные ресурсы. 1987. № 5. С. 16-22.

Литвинов А.С. О распространении волн попусков в нижнем бьефе Угличской ГЭС // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1968. № 2. С. 6-30.

Литвинов А.С. Структура течений в верхневолжских водохранилищах // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977. С. 18-30.

Малинин Л.К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 158-165.

Малинин Л.К., Герасимов Ю.В., Линник В.Д., Саранчов С.И. Особенности нагульных перемещений леща в водоемах различного типа // Механизмы поведения/ Материалы Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1. С. 208-210.

Малинин Л.К., Кияшко В.И., Линник В.Д. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 23-37.

Малинин Л.К., Литвинов А.С. О вертикальном распределении рыб в глубоководных плесах озер и водохранилищ // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 61-74.

Малинин Л.К., Линник В.Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 125 - 159.

Марголина Г.Л. Роль бактерий в продуктивности прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Изучение и охрана водных ресурсов. М.: Наука, 1975. С. 63.

Матарзин Ю.М., Новосельский Ю.И. Гидролого-морфологическое районирование равнинных водохранилищ долинного типа // Водные ресурсы. 1983. № 3. С. 84-93.

Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думки, 1979.

Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и примерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в

прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 46-59.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Тр. Биолог. станции Борок. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 7-19.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Особенности процесса первоначально-го формирования бентоса в волжских водохранилищах // Тр. Всесоюз. совещ. по биолог. основам рыбохоз. освоения водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 123-127.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. заповедника. Вологда: Северозападное книжн. изд-во, 1974. Вып. 12. С. 158-166.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 3-12.

Остроухов А.В., Шмараев Ю.И. Морская гидрометрия. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 446 с.

Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивности донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112-142.

Поддубный А.Г. О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища // Бюл. ин-та биологии водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 6. С. 40-42.

Поддубный А.Г. О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1963. С. 184-194.

Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. С. 312.

Поддубный А.Г. Ихтиофауна // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 217-248.

Поддубный А.Г. Направления и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 3-7.

Поддубный А.Г. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, № 5. С. 729-734.

Поддубный А.Г. Использование результатов экологического районирования водоема в практике народного хозяйства // Экологическое районирование пресноводных водоемов. Рыбинск, 1990. С. 145-163.

Поддубный А.Г., Баканов А.И., Сметанин М.М., Терещенко В.Г., Широков С.В. Опыт экологического районирования Рыбинского водохранилища // Экологическое районирование пресноводных водоемов. Рыбинск, 1990. С. 83-144.

Поддубный А.Г., Володин В.М. Конобеева В.К., Лапицкий И.И. Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 204-227.

Поддубный А.Г., Галат Д.Л. Местообитание рыб Верхней Волги: эффект зарегулирования // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1998. С. 34-53.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 222 с.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Кияшко В.И., Стрельников А.С. Рыбы // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С. 181-212.

Поддубный С.А. О генерации мезомасштабных вихрей на участке русло-затопленная пойма в северной части Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1991. № 90. С. 47-65.

Поддубный С.А. Комплексный метод верификации гидродинамических моделей // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 47-65.

Поддубный С.А. Связи распределения гидробионтов и элементов циркуляции вод на различных биотопах внутренних водоемов // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 2. С. 205-213.

Поддубный С.А., Литвинов А.С., Бычкова М.Б. Гидродинамический режим местообитаний гидробионтов в мелководной зоне водохранилищ // Тр. междунар. научн. конф. «Перспективы развития естественных наук на Западном Урале». Т. II. Экология. Пермь: Изд-во Пермского университета, 1996. С. 67-69.

Поддубный С.А., Бычкова М.Б., Ляшенко Г.Ф. Районирование прибрежной зоны верхневолжских водохранилищ по комплексу признаков // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 5. С. 541-552.

Распопов И.Н., Воронцов Ф.Ф., Слепухина Т.Д. и др. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука, 1990. 114 с.

Рекомендации по расчетам течений в шельфовой зоне морей. М.: ГОИН, 1979. 177 с.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

Решетников Ю.С. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Решетников Ю.С. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 77-85.

Решетников Ю.С. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 26-32.

Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100-132.

Селюк Е.М. Исследования, расчеты и прогнозы ветрового волнения на водохранилищах. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 220 с.

Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1974. № 21. С.36-40.

Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 74-103.

Семерной В. П., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Бентос прибрежной зоны Ивановского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 104-111.

Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. II. Пероксидаза (По, К.Ф. 11.1.7) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1992. № 92. С. 69 -78.

Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. 232 с.

Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971-1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170-208.

Столбунова В.Н., Столбунов А.К. Природный комплекс литорали водохранилища и его влияние на пелагиаль (на примере бактерио- и зоопланктона Ивановского водохранилища) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. Вып. 1. С.3-9.

Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161-204.

Строительные нормы и правила (СНиП) 2.06.04-82. Нагрузка и воздействия на гидротехнические сооружения (волновые, ледовые и от

судов). М.: Стройиздат, 1983. 38 с.

Судольский А.С. Динамические явления в водоемах. Л.: Гидрометеиздат, 1991. 262 с.

Суетов С.В. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение VIII: Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами // Тр. лимнол. станции в Косине. М., 1939. № 22. С. 241-249.

Сухойван П.Г. Значение мелководной зоны равнинных водохранилищ естественного воспроизводства их рыбных запасов // Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971. С. 62-63.

Терещенко В.Г., Линник В.Д. Влияние ветрового волнения на распределение скоплений рыб // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1994. № 97. С. 37 - 40.

Тимченко В.М. Эколого-гидрологические исследования водоемов Северо-Западного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1990. 240 с.

Фиалков В.А. Течения прибрежной зоны озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1983. 191 с.

Филатова Т.Н. Исследование течений в озерах и водохранилищах. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 319 с.

Фельзенбаум А.И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М.: Наука, 1960. 127 с.

Шадрин И.Ф. Течения береговой зоны бесприливного моря. М.: Наука, 1978. 128 с.

Шобанов Н.А. Вертикальное распределение личинок *Chironomus plumosus* L. в илу бывшего русла Волги Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1984. № 64. С. 35-39.

Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108-144.

Эдельштейн К.К. Экологические проблемы регулирования речного стока и реконструкции водохранилищ // Вест. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1994. № 5. С. 52-58.

Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга-2. Борок, 1974. С. 24-28.

Экзерцев В.А., Лисицина Л.Л., Довбня И.В. Флористический состав и продукция высшей водной растительности Угличского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1974. Вып. 28(31). С. 76-99.

Экзерцев В.А., Лисицина Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бас-

сейна Волги. Л.; Наука, 1990. С. 120-132.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. Спб.: Гидрометеиздат, 1993. 333 с.

Яковлева А. Н. Рыбопродуктивность Волгоградского водохранилища и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9. Вып. 3(56). С. 562—565.

Aggus L.R. Summer benthos in floodid areas of Beaver Reservoir during the second and third years of filling, 1965-1966 // Reservoir fisheries and limnology. Am. Fish. Soc. Spec. Publ. 1971. № 8. P. 139-152.

Andrewartha H.G., Birch L.C.. The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago. 1948.

Applegate R.L., Mulan J.W. Food of young largemouth bass (*Micropterus salmoides*), in a new and an old reservoir // Trans. Am. fish. soc. 96, 1967. P. 74-77.

Breitbart D.L. 1992. Episodic hypoxia in the Chesapeake Bay: Interacting effects of recruitment, behavior and physical disturbance // Ecological Monographs 62, 1992. P. 525-546.

Bott T. L. Primary productivity in streams // Stream ecology: The testing of general ecological theory in stream ecosystems. Plenum, New York, N Y. 1983. P. 29-53

Carpenter S.C., Kitchell J.F., Hodgson J.R. Cascading tropic interactions and lake productivity // BioScience 35, 1985. P. 634-639.

Dussart B.H., Lagler K.F., Larkin P.A., Scudder T., Szesztay K., White G. F. Man-made lakes as modified ecosystems// SCOPE Rep. 2, Int. Council. Sci. Union, Paris, France, 1972. 76 pp.

Emerson C.W. Wind stress limitation of benthic secondary production in shallow, soft-sediment communities // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. 53, N 1. P. 65-77.

Gerasimov Y.V. The dependence of the feeding intensitivity and the tactics of fish feeding behaviour on the distriduction of food organism // Fishes and their environment. «VIII Congress Societas Europaea Ichthyologorum». Oviedo, Spain, 1994. P. 115.

Harper J.L. Population Biology of Plants. Academic Press, New York, 1977.

Hay M.E. Fish-seaweed interactions on coral reefs: Effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey // The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press, New York. 1991. P. 96-119.

Lack D. The Naturnal Regulation of Animal Numbers. Clarendon. Oxford., 1954

Karr J.R. Defining disturbance // Theory and application in fish feeding ecology. University of South Carolina. 1994. P. 285-291.

Karr J.R. and K.E. Freemark. Disturbance and vertebrates: An integrative perspective // *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, 1985. P. 153-168

Keith W. E. Management by water level manipulation // *Black bass biology and management*. Sport Fishing Inst., Washington, DC. 1975. P. 489-497.

McCammon G. W., C. von Geldern Jr. Predator-prey systems in large reservoirs // *Predator-prey systems in fishery management*. Sport Fishing Institute, Washington, DC, 1979. P 431-442

Minshall G.W. Autotrophy in stream ecosystems // *Bioscience* 28, 1978. P. 767-771.

Nelson. R.W., Horak G.C., Olson J. E.. Western reservoir and stream-habitat improvement handbook. Fish Wildl. Serv., Washington, DC. 1978. 250 pp.

Poddubny A.G, Galat D.L. Habitat association of upper Volga river fishes: effects of reservoirs // *J. Regulated Riv.* 1995. V 9. No 5. P. 67-84.

Power M.E. The grazing ecology of armored catfish in a Panamanian stream. Ph. D. dissertation. University of Washington, Seattle, 1981.

Power M.E.. Habitat quality and the distribution of algae-grazing catfish in a Panamanian stream// *J. of Animal Ecology* 53, 1984. P. 357-374.

Power M.E. Effects of fish in river food webs // *Science* 250, 1990. P. 411-415.

Prince E.D., Maughan O.E., Brouha P. Summary and update of the Smith Mountain Lake Artificial Reef Project // *Artificial reefs. Marine and Freshwater applications*. (Edited by D Itri F.M) Lewis Publishers, inc., 1985. P. 401-430.

Schnick et al Mitigation and enhancement techniques for the Upper Mississippi River system and other large river system // *Resour. Publ. Fish and Wildlife Service Wash.* 1982. № 149. 714 pp.

Vanni M.J., Findlay D.L.. Trophic cascades and phytoplankton community structured // *Ecology* 71, 1990. P. 921-937.

Wetzel R.G. Primary production // *River ecology*. Blackwell Scientific Pubis., Oxford, 1975. P. 230-247.

Wetzel R.G. Limnology, 2nd Edition. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA. 1983. 860 pp.

Wiens J.A. Ecological flows across landscape boundaries: A conceptual overview // *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag, New York, 1992. P. 217-235.

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. Гидрологический режим мелководной зоны водохрани- лища.....	5
1.1. Определение понятия мелководной зоны.....	5
1.2. Элементы гидрологического режима мелководий.....	7
1.3. Типы мелководий водохранилищ.....	9
1.4. Колебания уровня.....	12
1.5. Ветровое волнение.....	16
1.6. Течения.....	21
1.7. Классификация участков открытых мелководий по мор- фолого-морфометрическим и гидродинамическим призна- кам.....	36
Глава 2. Воздействия гидрологических факторов на условия жизне- деятельности гидробионтов.....	48
2.1. Влияние гидрологических факторов на функционирование мелководных сообществ гидробионтов.....	48
2.2. Распределение рыб и факторы его определяющие.....	57
2.3. Механизмы нарушающего воздействия гидрологических факторов на местообитания и жизнедеятельность гидро- бионтов.....	68
2.4. Воздействие колебаний уровня на гидробионтов.....	74
2.5. Гидродинамическое воздействие на гидробионтов.....	98
Глава 3. Пути преодоления негативных последствий воздействия гидрологических факторов на продуктивность мелководий.....	117
3.1. Реконструкции местообитаний гидробионтов как состав- ная часть мер по восстановлению продуктивности экосистем водохранилищ.....	117
3.2. Опыт реконструкции водохранилищ.....	120
3.3. Оценка пригодности участков мелководий к рыбохозяйст- венной реконструкции.....	125
3.4. Изменение гидродинамического режима местообитаний рыб в целях повышения их качества.....	129
3.5. Реакция гидробионтов на реконструкцию местообитаний...	134
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	155
Литература.....	160

Научное издание

Ю.В. Герасимов, С.А. Поддубный

**РОЛЬ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА
В ФОРМИРОВАНИИ СКОПЛЕНИЙ РЫБ
НА МЕЛКОВОДЬЯХ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ**

Редактор О.А. Юрасова

Компьютерная верстка
М.А. Канакотина, Л.С. Кокина

Изд. лиц. ЛР N020311 от 15.12.96. Подписано в печать 29.03.99.
Формат 60х84 1/16. Бумага белая. Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл. печ. л. 10,0. Уч.-изд. л. 9,8. Тираж 150. Заказ 907.

Ярославский государственный технический университет
150023, Ярославль, Московский пр., 88

Типография Ярославского государственного технического университета
150028, Ярославль, ул. Советская, 14а

**Опсчаткн
в таблиц 1.3 (стр. 14)**

строка	напечатано			следует читать		
7 сверху	0.678	0.574	14.42	0.282	0.169	3.6
12 сверху	0.113	0.106	4.65	0.02	0.0115	0.6
22 сверху	0.558	0.511	8.25	0.215	0.142	1.5
27сверху	–	0.003	1.38	–	0.0003	0.15