



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

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ



ЯРОСЛАВЛЬ 2001

УДК [574.5+556.53+556.55](282.247.41)
ББК 47.2
Э 26

Ответственный редактор канд. биол. наук А.И. Копылов

Э 26 Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.
ISBN 5-230-18407-8

В монографии приводятся результаты многолетних комплексных исследований состояния экосистем верхневолжских водохранилищ – Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Горьковского. Дается подробная гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов. Представлены материалы по биологическому разнообразию флоры и фауны региона, включая полные списки видов растений и животных. Отдельная глава посвящена проблеме вселения новых видов в верхневолжские водохранилища и анализу современных изменений в составе биоты. Детально рассмотрены вопросы структуры и функционирования биологических сообществ в связи с гидрохимическими и гидрофизическими условиями среды. Приводятся данные о численности, биомассе и продукции фито- и бактериопланктона, пигментном составе сестона и донных отложений, концентрации простейших, уровне количественного развития зоопланктона и зообентоса. Рассматриваются особенности пространственного и временного распределения рыб, прослеживается многолетняя динамика численности популяций, анализируется состояние запасов основных промысловых видов и паразитологическая ситуация в водохранилищах региона. Освещаются основные проблемы оценки качества вод и донных отложений, разработана региональная классификация качества поверхностных вод суши. Приводится информация о точечных и диффузных источниках загрязнения в Верхне-Волжском регионе. Оценивается степень загрязнения вод и донных отложений тяжелыми металлами, в том числе ртутью, а также полихлорированными бифенилами и полициклическими ароматическими углеводородами. Большое внимание уделено анализу негативных изменений в структуре и функционировании биологических сообществ, происходящих в результате различных антропогенных воздействий (изменение уровня режима, закисление, химическое, тепловое и электромагнитное загрязнение, дноуглубительные работы, добыча нерудных ископаемых и т.д.). Обсуждаются приоритетные задачи охраны окружающей среды в бассейне Верхней Волги, рассматриваются региональные программы восстановления и сохранения качества вод, улучшения питьевого водоснабжения.

Книга адресована специалистам в области гидробиологии, экологии, рыбного хозяйства, охраны природы, а также преподавателям и студентам высшей школы.

Табл. 231. Ил. 78. Библиогр. 1126.

УДК [574.5+556.53+556.55](282.247.41)
ББК 47.2

Научные редакторы: канд. биол. наук Е.И. Извеков, канд. биол. наук В.К. Голованов
Рецензенты: д-р биол. наук М.Б. Вайнштейн, д-р биол. наук Ю.Ю. Дгебуадзе

Ecological problems of the Upper Volga: / A.I. Kopylov (ed). – Yaroslavl, 2001. – 427 p. – ISBN 5-230-18407-8

The monograph represents the results of long-term complex studies on the ecosystem state of the Upper Volga reservoirs – Ivan'kovo, Uglich, Rybinsk and Gorky. Minute hydrological and hydrochemical characteristics of waterbodies are given. The book introduces the reader to the materials on biological diversity of flora and fauna in the region including a complete species inventory of plants and animals. A chapter is devoted to the problem of invasive species in the Upper Volga reservoirs and analysis of current changes in the biota composition. The structure and functioning of biological communities are considered with regard to hydrochemical and hydrophysical factors of the environment. The data on abundance, biomass and production of phyto- and bacterioplankton, pigment composition of sestone and bottom sediments, protozoa concentrations, quantitative development of zooplankton and zoobenthos are presented. The consideration is given to peculiarities of spatial-temporal fish distribution, long-term population dynamics, analysis of the basic commercial fish stocks and parasitological situation in the region. The book deals with the main problems of water and bottom sediments quality assessment. A regional classification of surface water quality has been developed. The book contains information about point and diffusive sources of pollution in the Upper Volga region. The assessment is given in water and bottom sediments contamination with heavy metals including mercury, polychlorinated biphenyls and polycyclic aromatic hydrocarbons. Much attention is paid to analysis of negative changes in structure and functioning of biological communities subjected to different anthropogenic impacts (changes in water level regime, acidification, chemical, thermal and electromagnetic pollution, dredging and mining works etc). Top-priority problems of the environmental protection in the Upper Volga region are discussed. The regional programmes aimed at restoration and conservation of water quality, improvement of potable water supply are considered.

This book is intended for a wide readership among researchers in hydrobiology, ecology, fisheries, environmental protection as well as students and teachers of higher school.

Представленные материалы, получены в рамках Федеральной целевой программы «Биоразнообразие» – грант «Инвентаризация и оценка биоразнообразия пресноводных организмов» (гл. 2), а также в ходе выполнения проектов, поддержанных Российским фондом фундаментальных исследований – гранты № 1-4-48542 (гл. 3) и № 01-04-49777 (гл. 4, раздел 3.1.2).

ISBN 5-230-18407-8

© ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2001

© Оформление. Ярославский государственный технический университет, 2001

Предисловие

Охрана природы стала одной из важнейших проблем современности, решение которой неразрывно связано с улучшением здоровья нынешнего и будущего поколений людей. Это вызвано тем, что по мере развития производительных сил общества, роста масштабов использования природных ресурсов происходит все большее загрязнение окружающей среды отходами производства, ухудшаются условия обитания живых организмов. На современном этапе забота о сохранении природы заключается не только в разработке и соблюдении законов об охране вод, животного и растительного мира, но и в познании закономерностей причинно-следственных связей между различными видами человеческой деятельности и изменениями, происходящими в природной среде.

Регион Верхней Волги по праву может считаться одним из наиболее изученных в экологическом отношении районов России. Результаты исследований верхневолжских водохранилищ представлены в ряде обобщающих научных трудов (Волга и ее жизнь, 1978; Иваньковское водохранилище..., 1978; Рыбинское водохранилище...1972; The river Volga..., 1979). За последние двадцать лет интенсивность исследований водоемов Верхней Волги существенно возросла, а их техническая и приборная оснащенность значительно улучшилась. Необходимость проведения комплексных экологических экспедиций с широким спектром научных задач обусловлена несколькими причинами. Во-первых, интенсивная хозяйственная деятельность на водосборной площади водохранилищ и непосредственно на их акваториях, перспективы ее усиления в ближайшие годы и явные изменения, происходящие в экосистемах в последние десятилетия, требуют планомерного комплексного мониторинга. Во-вторых, применение современных методических подходов и новых методик позволяет получать адекватные оценки численности, биомассы и продукции гидробионтов, а также сведения об уровнях содержания различных загрязняющих веществ (ртуть, полихлорированные бифенилы и полициклические ароматические углеводороды) и степени их влияния на водные организмы. В результате накоплено большое количество данных, позволяющих по-новому взглянуть на экологические процессы, происходящие в экосистеме Верхней Волги. Тем не менее, до настоящего времени не существовало монографии, обобщающей основные сведения об этом участке Волги. В то же время, давно назрела необходимость в книге, в которой ученые, специалисты в области охраны природы и студенты высших учебных заведений а также все те, кому небезразлична дальнейшая судьба Волги, могли бы найти необходимые материалы и библиографические данные.

В монографии содержатся сведения об особенностях гидрологического и гидрохимического режима верхневолжских водохранилищ. Рассмотрены вопросы первичной и бактериальной продукции, распределения микрофлоры, фито- и зоопланктона, зообентоса, высшей водной растительности, рыб и их паразитов по акватории водоемов. В книге обсуждаются проблемы биологического разнообразия и биологических инвазий в бассейне Верхней Волги. Большое внимание уделено вопросам сохранения рыбных ресурсов, состоянию промышленного рыболовства. Анализируются современные данные о различных типах загрязнения природных вод и донных отложений, а также биологические последствия антропогенного воздействия на экосистемы верхневолжских водохранилищ.

Публикация настоящей книги стала возможной благодаря многолетнему плодотворному сотрудничеству Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН с целым рядом институтов и учреждений, способствовавших проведению экспедиционных исследований, предоставлявших необходимую информацию и оказывавших финансовую поддержку. В их числе: Министерство промышленности, науки и технологий РФ, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Государственный комитет по охране окружающей среды Ярославской области, Бассейновое управление ВЕРХНЕВОЛЖРЫБВОД, Ярославские областной и городской центры санэпиднадзора, Управление эксплуатации Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, Верхневолжское отделение Российской экологической академии и другие организации. Авторы выражают глубокую благодарность всем ученым и специалистам, оказавшим помощь в издании этой книги.

Данная монография, дающая достаточно полное представление о современном состоянии верхневолжских водохранилищ, несомненно послужит стимулом для будущих экологических исследований, а также станет основой для последующего мониторинга Верхней Волги в условиях продолжающегося антропогенного воздействия.

А.И. Копылов

Гидрологический и гидрохимический режим водохранилищ Верхней Волги

1. Общие сведения о водохранилищах

Водохранилища Верхней Волги (Верхневолжское, Ивановское, Угличское, Шекснинское, Рыбинское и Горьковское) и площади их водосборов расположены на северо-западе Российской Федерации, между 55 и 62° с.ш., 32 и 46° в.д. на территории Новгородской, Смоленской, Тверской, Московской, Ярославской, Ивановской и Нижегородской областей. Основные морфометрические характеристики водохранилищ приведены в табл. 1.1. Орографически бассейн Верхней Волги представлен средней частью Восточно-Европейской равнины (Русская платформа). С запада ограничен Валдайской возвышенностью – главным водоразделом Русской равнины. На севере – Мегорской грядой, с юга – отрогами Смоленско-Московской гряды, к которой с юго-востока примыкает вытянутая в широтном направлении Клинско-Дмитровская гряда, образующая южную границу бассейна Волги.

Таблица 1.1

Основные морфометрические характеристики верхневолжских водохранилищ

Водохранилище	Объем, км ³		Площадь зеркала, км ²	Длина, км	Ширина наибольшая, км	Глубина, м		Год заполнения
	полный	полезный				средняя	наибольшая	
Верхневолжское	0.79	0.53	179	92	4.4	4.4	16.1	1843 (1943–1947)
Ивановское	1.12	0.81	327	120	8.0	3.4	19.0	1937
Угличское	1.24	0.81	249	143	5.0	5.0	23.2	1940
Шекснинское	6.50	1.85	1669	167	–	3.9	17.0	1964
Рыбинское	25.42	16.67	4550	250*	56.0	5.6	30.4	1941–1947
Горьковское	8.70	3.90	1591	430	15.0	5.5	21.0	1955–1957

Примечание. * – длина от Угличской до Шекснинской плотины; расстояние от г. Углича до г. Рыбинска по судовому ходу 112 км.

Рельеф бассейна водохранилищ Верхней Волги равнинно-холмистый, имеет ярко выраженный уклон на восток, юго-восток, соответствующий уклону кровли коренных пород. Преобладающая высота поверхности 200 м, на западе – 250–270 м, а в отдельных местах – более 300 м. Самая высокая отметка 347 м (исток р. Цны). Верхневолжская низменность, занимая пространство по долинам рек Мологи и Шексны, образует Молого-Шекснинскую низину, по долине р. Волги смыкается с Ветлужско-Унженской низменностью, а по долине р. Костромы – с плоской Костромской низменностью. Высота местности в районе низин составляет 80–100 м.

Бассейн Верхней Волги имеет густую речную сеть, довольно равномерно распределенную по его территории (рис. 1.1). Средняя густота речной сети 0.2 км/км², в районе Валдайской возвышенности возрастает до 0.30–0.35 км/км² и убывает до 0.12–0.15 км/км² в районе Верхневолжских низин. Основная роль в питании рек принадлежит снежному покрову. Величина среднего годового модуля стока составляет 6.5–9.0 л/с на 1 км². В период половодья проходит 40–60, летом 10–20% годового стока.

Большая часть бассейна лежит в подзоне южной тайги лесной зоны, где произрастают темнохвойные леса. На юге бассейна они постепенно сменяются смешанными и широколиственными лесами. Наибольшие площади (более 80%) покрыты лесом в верховьях рек Мологи и Шексны. На юге и юго-востоке, где лесами занято 20–30%, широко распространены пойменные и суходольные леса.

Почвенный покров Верхневолжского бассейна представлен в основном дерново-подзолистым комплексом. Наиболее распространены слабо- и среднеподзолистые почвы. Сильноподзолистые встречаются на восточном побережье Рыбинского водохранилища. Слабая проницаемость подстилающих их грунтов (преимущественно глинистых) и избыточная увлажненность территории способствуют заболаченности бассейна (табл. 1.2).

Расположенный в пределах зоны умеренного климата бассейн Верхней Волги характеризуется продолжительным (около 7 месяцев) периодом положительных температур воздуха с чередованием волн холода и тепла весной и осенью, а также зимним периодом устойчивой отрицательной температуры воздуха, которая удерживается в течение 3–4 месяцев, с конца ноября до середины марта. Средняя годовая температура воздуха в бассейне Верхней Волги изменяется от 1.8 на севере до 4°C на юго-востоке.

Определяющим фактором в распределении температуры воздуха в зимнее время является циркуляция атмосферы. В этот период территория бассейна испытывает наибольшее влияние Атлантики. При продвижении на восток и северо-восток это влияние ослабевает, обуславливая рост континентальности и понижение температуры. Средняя температура самого холодного месяца – января – изменяется от –10 (г. Осташков) до –14°C (с. Анненский мост). В зимние месяцы почти повсеместно наблюдаются оттепели. Общее число дней в году с оттепелью увеличивается с северо-востока на юго-запад от 41 до 56. Лето характеризуется отсутствием заморозков и устойчивым сохранением среднесуточной температуры воздуха выше 15°C. Средняя температура июля составляет 16.5–18.5°C, а максимальная может достигать 34–38°C.

Ветровое поле на всей территории бассейна довольно однородно и сохраняет устойчивость в течение всего года. Преобладают ветры западного, северо-западного, южного и юго-западного направлений, суммарная повторяемость которых достигает 75%. Наиболее редки ветры восточного направления (Волга и ее жизнь, 1978; Гидрометеорологический режим ..., 1975; Природа и хозяйство ..., 1960). Преобладающими в году являются слабые ветры (до 3 м/с). Вблизи побережий водохранилищ скорость ветра возрастает. В прибрежье Рыбинского водохранилища повторяемость ветра скоростью 13–15 м/с составляет 0.2–0.9%, а над его акваторией – 1.5%. Число дней в году, в течение которых отмечается штормовой ветер (более 8 м/с), может достигать 170. Летом и в начале осени на побережье Рыбинского водохранилища в дневные часы преобладают ветры, дующие со стороны водохранилища, а ночью – с берега (бриз).

Создание водохранилищ вызвало изменения в микроклимате, которые в большей степени проявляются в прибрежных районах. Основные причины изменения микроклимата над акваторией водохранилищ и прилегающей территорией суши – увеличение суммарной радиации, изменение радиационного баланса водоема и большая теплоемкость водной массы. Весной температура воздуха над водохранилищем ниже, чем над сушей, и эта разница за апрель–май на береговых и островных станциях Рыбинского водохранилища составляет 1.7 и 1°C соответственно. В летний период эти различия незначительны. Осенью водохранилище оказывает отопляющее влияние на прибрежные территории. Над акваторией водохранилища безморозный период удлиняется на 5–17 дней. Наиболее значительные изменения отмечаются в скорости ветра, которая над поверхностью Рыбинского и Горьковского водохранилищ возросла на 30–40%, а число штилей и слабых ветров уменьшилось по сравнению с прибрежными станциями.

2. Водный баланс, водообмен, уровень

Водный баланс. Основную роль в приходной части водных балансов всех верхневолжских водохранилищ играет поверхностный приток, составляющий от 93.6 до 98.7% суммы приходных компонентов. Для Ивановского и Угличского водохранилищ р. Волга дает 57 и 71% общего поступления воды. В Рыбинском водохранилище приток по р. Волге составляет только 35%, по рр. Мологе и Шексне он равен 13 и 16% соответственно. В суммарном поступлении воды в Горьковское водохранилище роль притока по р. Волге вновь возрастает до 67%. В расходной части водных балансов сток через гидроузлы составляет от 98.8 в Угличском до 78.6% в Ивановском водохранилище (табл. 1.3). Несколько меньшая роль сбросов через Ивановский гидроузел связана с тем, что 19.6% расходной части баланса забирается в канал им. Москвы. Количество атмосферных осадков на зеркало водохранилищ и испарение с их поверхности в годовых балансах изменяются от 1.3 в Угличском водохранилище до 6.4% в Рыбинском.

Межгодовая изменчивость элементов водного баланса в водохранилищах Верхней Волги велика и обусловлена климатическими факторами. Для Ивановского и Угличского водохранилищ поверхностный приток за исследуемый период изменялся в 3.7 и 4.2 раза, для Рыбинского и Горьковского в 3.4 и 2.4 раза соответственно (табл. 1.3). Значительно меньшие колебания притока вод в Горьковское водохранилище, по сравнению с вышележащими, связаны с большой регулирующей емкостью Рыбинского водохранилища, что обуславливает выравнивание межгодового поступления сбросов из этого водоема. Осадки на зеркало водохранилищ и испарение с поверхности в многолетнем плане изменяются в 1.9–3.0 раза.

Таблица 1.3

Среднемноголетние значения составляющих водного баланса водохранилищ Верхней Волги

Водохранилище, период	Составляющие баланса							
	Приход				Расход			
	Приток	Осадки	Σ	Пределы изменений	Сток	Испарение	Σ	Пределы изменений
Иваньковское 1951–1990 гг.	<u>10.07</u> 98.1	<u>0.190</u> 1.9	<u>10.26</u> 100	4.94–17.90	<u>10.09</u> 98.3	<u>0.17</u> 1.7	<u>10.26</u> 100	5.22–17.12
Угличское 1948–1990 гг.	<u>11.46</u> 98.7	<u>1.15</u> 1.3	<u>11.61</u> 100	5.35–22.00	<u>11.47</u> 98.8	<u>0.14</u> 1.2	<u>11.61</u> 100	5.52–22.9
Рыбинское 1947–1991 гг.	<u>33.10</u> 93.6	<u>2.26</u> 6.4	<u>35.36</u> 100	17.45–56.62	<u>33.30</u> 94.2	<u>2.06</u> 5.8	<u>35.36</u> 100	16.78–51.46
Горьковское 1957–1990 гг.	<u>49.53</u> 98.1	<u>0.95</u> 1.9	<u>50.48</u> 100	26.92–69.03	<u>49.57</u> 98.2	<u>0.91</u> 1.8	<u>50.48</u> 100	26.79–68.85

Примечание. Над чертой – км³, под чертой – %.

Анализ изменчивости приходных и расходных частей водного баланса водохранилищ показывает, что за исследуемый период в бассейне Верхней Волги наблюдались три фазы водности: многоводная (1951–1962 гг.), маловодная (1963–1976 гг.) и вновь многоводная (1977–1995 гг.) (рис. 1.2). В периоды многоводных фаз объем притока и сброса воды из водохранилищ в большинстве лет превышал среднюю многолетнюю величину, а в маловодную фазу был ниже средней многолетней. Так, за период с 1951 по 1962 гг. в Угличском и Рыбинском

водохранилищах годы с величиной притока выше среднего повторялись 10 раз, а с 1963 по 1976 гг. – 1 раз. Аналогичная картина наблюдалась и за период с 1977 по 1990 гг. Как правило, экстремальные по водности годы имеют место только в своей фазе. Для водохранилищ Верхней Волги экстремально многоводными были следующие годы: для Ивановского и Угличского – 1953, 1955; для Рыбинского – 1955, 1966, 1990; для Горьковского – 1958, 1966 и 1990, т.е. годы, соответствующие многоводным фазам. Экстремально маловодными оказались: для Ивановского и Угличского – 1964, для Рыбинского – 1972 и для Горьковского – 1973 гг., приходящиеся на маловодную фазу (Литвинов, 2000; Литвинов, Рощупко, 2000).

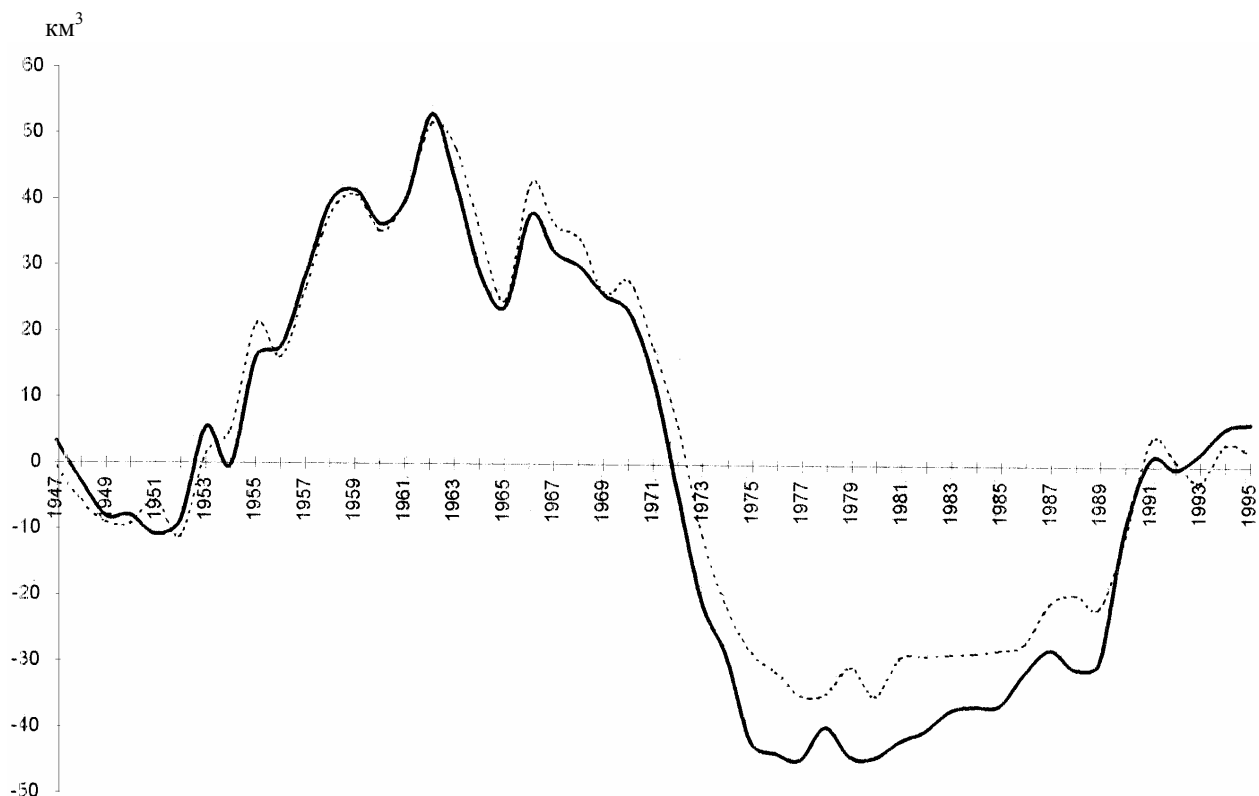


Рис. 1.2. Интегральные кривые притока (сплошная линия) и стока (пунктирная) Рыбинского водохранилища

Сравнение величин составляющих водного баланса водохранилищ за различные фазы водности показывает, что в многоводную фазу приток воды в водохранилища превышал среднюю величину на 8.8–16%, а в маловодную – был на 16.3–27.5% меньше. Аналогичная картина наблюдалась и в отношении сброса воды из водохранилищ (табл. 1.4). В различные по водности фазы меняется и вклад отдельных составляющих водного баланса (его структура). Несмотря на то, что осадки и испарение по абсолютной величине изменяются незначительно, для маловодной фазы характерным является повышение их роли в водном балансе. Особенно это заметно в Рыбинском водохранилище (табл. 1.4). Наиболее существенные отличия от приведенных величин наблюдаются в экстремальные по водности годы. Говоря о многолетней динамике водных балансов верхневолжских водохранилищ, необходимо отметить постоянное увеличение доли забора воды в канал им. Москвы в расходной части баланса Ивановского водохранилища до 1980 г. Если за период 1951–1955 гг. забор воды в канал был равен 10.6% от среднего многолетнего расхода из водохранилища, то за 1961–1965 гг. он уже составил 15.5%, в 1976–1979 гг. увеличился до 24% и до 1990 г. сохранялся на том же уровне. В маловодные годы (1973 г.) доля воды, забираемой в канал в расходной части баланса возрастала до 35%.

Поскольку в общем поступлении воды в водохранилища существенно преобладает поверхностный приток, то он и определяет характер годового изменения приходной части водных балансов. Наибольший поверхностный приток наблюдается в апреле: Ивановское и Угличское водохранилища – 31.0 и 33.7, Рыбинское – 29.2, Горьковское – 15.9%, а затем в мае – 12.6, 13.5, 18.2 и 14.3% соответственно. За апрель–май в водохранилища поступает от 30 до 47% годовой величины приходной части водного баланса. В этот период происходит основное наполнение водохранилищ. В июне среднее месячное поступление воды в водохранилища резко сокращается и на протяжении летне-осенних месяцев колеблется от 4.1 до 7.3%. Незначительное увеличение притока в октябре–ноябре, вызываемое осенними паводками, сменяется дальнейшим сокращением его объема в зимние месяцы. В феврале поступление воды в водохранилища было наименьшим (от 3.4 в Ивановском до 6% в Горьковском).

Водный баланс водохранилищ Верхней Волги за многоводные фазы (1947–1962, 1977–1990 гг.)

Водохранилище, период	Составляющие водного баланса							
	Приход				Расход			
	Приток	Осадки	Σ	Пределы изменений	Сток	Испарение	Σ	Пределы изменений
Иваньковское 1951–1962 гг.	<u>11.06</u> 98.4	<u>0.18</u> 1.6	11.24	8.45–14.38	<u>11.09</u> 98.7	<u>0.15</u> 1.3	11.24	7.95–13.49
Угличское 1951–1962 гг.	<u>13.30</u> 98.9	<u>0.15</u> 1.1	13.45	9.35–17.39	<u>13.30</u> 98.9	<u>0.15</u> 1.1	13.45	9.30–19.40
Рыбинское 1947–1962 гг.	<u>36.41</u> 94.7	<u>2.05</u> 5.3	38.46	26.99–49.50	<u>36.22</u> 94.2	<u>2.24</u> 5.8	38.46	25.92–47.51
Горьковское 1957–1962 гг.	<u>56.8</u> 98.5	<u>0.89</u> 1.5	57.69	39.08–69.03	<u>56.85</u> 98.6	<u>0.84</u> 1.4	57.69	37.07–63.15
Иваньковское 1977–1990 гг.	<u>11.35</u> 98.3	<u>0.20</u> 1.7	11.55	9.05–17.89	<u>11.37</u> 98.4	<u>0.18</u> 1.6	11.55	9.02–17.11
Угличское 1977–1990 гг.	<u>13.14</u> 98.8	<u>0.16</u> 1.2	13.30	10.39–21.00	<u>13.17</u> 99.0	<u>0.13</u> 1.0	13.30	9.76–15.09
Рыбинское 1977–1991 гг.	<u>36.0</u> 93.1	<u>2.65</u> 6.9	38.65	30.77–56.62	<u>36.78</u> 95.2	<u>1.87</u> 4.8	38.65	28.87–43.88
Горьковское 1977–1991 гг.	<u>54.49</u> 98.2	<u>1.0</u> 1.8	55.49	43.19–68.64	<u>54.62</u> 98.4	<u>0.87</u> 1.6	55.49	40.92–68.85

Примечание. Над чертой – км³, под чертой – %.

Структура приходной части месячных водных балансов существенно различается в течение года. Например, для Рыбинского водохранилища доля осадков в апреле составляет 1.3, в июле возрастает до 19.1, а к ноябрю вновь падает до 6.6%. Максимальное среднеегодовое месячное количество осадков на поверхность водохранилищ приходится на июль. В этот месяц выпадает от 12.9% (82 мм) средней годовой величины на Горьковском водохранилище до 15.5% (102–92 мм) на Иваньковском и Рыбинском водохранилищах. Минимальное количество осадков в марте – от 2.1% (15 мм) на Иваньковском и Угличском водохранилищах до 4% (25 мм) на Горьковском. За шесть месяцев с апреля по сентябрь на поверхность водохранилищ выпадает от 58.5 до 66.8% годовой суммы осадков.

Годовой ход испарения в трех верхних водохранилищах имеет четко выраженный максимум в июле, а в Горьковском – в августе. Средняя многолетняя величина испарения равна 0.030 и 0.035 км³ в Угличском и Иваньковском водохранилищах, 0.530 и 0.182 км³ – в Рыбинском и Горьковском, что составляет соответственно 5.3, 5.8, 16.5 и 5.4% от расходной части балансов за указанные месяцы.

В конкретные годы месячные характеристики составляющих водного баланса могут существенно отличаться от средних многолетних как по абсолютной величине, так и по внутригодовому распределению. При этом в экстремальные по водности годы указанные различия оказались наибольшими.

Водообмен водохранилищ. Интегральным показателем интенсивности водообмена служит коэффициент условного водообмена (K_v), который различными авторами определяется по разному (Штефан, 1975; Эдельштейн, 1991). Наиболее адекватно внешний водообмен в водохранилищах может быть представлен выражением:

$$K_v = \frac{\Sigma V_{np} + \Sigma V_p}{2W},$$

где ΣV_{np} и ΣV_p – суммы приходных и расходных составляющих водного баланса водоема, W – средний объем водоема за расчетный промежуток времени (год, месяц).

При оценках месячных значений K_v необходим учет всех составляющих водного баланса, так как приток в водоем может существенно отличаться от сброса воды, а роль атмосферных осадков может быть значительной. В эти периоды оценка водообмена только по притоку или стоку из водоема существенно искажает картину интенсивности внешнего водообмена. Оценка среднегодового значения K_v производится по уравненным водным балансам, где $\Sigma V_{np} = \Sigma V_p$, поэтому расчеты можно проводить как по приходной, так и по расходной составляющим. Для оценки интенсивности водообмена также используется величина, обратная коэффициенту водообмена ($1/K_v$), которую называют периодом водообмена. Она показывает, за какое время происходит смена запасов воды в водохранилище.

Морфометрические характеристики водохранилища (уровень, площадь зеркала, объем), а также сброс воды зависят от природно-климатических условий (водность года, рельеф) и деятельности человека (характера регулирования речного стока). Поэтому и водообмен, формирующийся под влиянием этих факторов, также непостоянен (табл. 1.5).

Коэффициент водообмена водохранилищ Верхней Волги

Год, фаза водности	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
Средний многолетний	<u>10.6</u> 1.13	<u>10.1</u> 1.19	<u>1.9</u> 6.3	<u>6.1</u> 1.97
Многоводная фаза	<u>11.9</u> 1.01	<u>11.4</u> 1.05	<u>2.0</u> 6.0	<u>6.8</u> 1.76
Маловодная фаза	<u>8.2</u> 1.40	<u>7.1</u> 1.69	<u>1.6</u> 7.5	<u>5.1</u> 2.35
Многоводный год (1966)	<u>15.7</u> 0.76	<u>17.5</u> 0.69	<u>2.6</u> 4.6	<u>8.3</u> 1.45
Маловодный год (1973)	<u>6.1</u> 1.97	<u>4.8</u> 2.5	<u>1.2</u> 10	<u>3.3</u> 3.64

Примечание. Над чертой – коэффициент условного водообмена; под чертой – период водообмена, месяцы

В многоводные фазы водообмен водохранилищ Верхней Волги превышал среднюю многолетнюю величину на 15–21%, в маловодную был меньше на 13–30%. При этом большая разница в водообмене наблюдалась в Иваньковском и Угличском водохранилищах, поскольку они обладают значительно меньшей регулирующей емкостью по сравнению с Рыбинским. В экстремальные по водности годы интенсивность водообмена Иваньковского и Угличского водохранилищ может изменяться более чем в три раза, а Рыбинского и Горьковского – в два раза (табл. 1.5).

В связи со значительной внутригодовой (сезонной) изменчивостью элементов водного баланса водохранилищ велика и внутригодовая изменчивость водообмена. В среднем за многолетний период водообмен достигает максимальных значений в апреле, когда он превышает среднюю месячную величину в 2.7–4.6 раза. Это увеличение интенсивности водообмена весной обусловлено уменьшением объема водохранилищ в результате их зимней сработки и резким увеличением притока за счет весеннего половодья. С наполнением водохранилищ и снижением объема притока и сброса их водообмен начинает уменьшаться и в течение лета находится на стабильно низком уровне с минимумом для всех водохранилищ в августе–сентябре. С октября отмечается некоторое его увеличение, связанное с дождевыми паводками и, впоследствии, с началом зимней сработки (рис. 1.3).

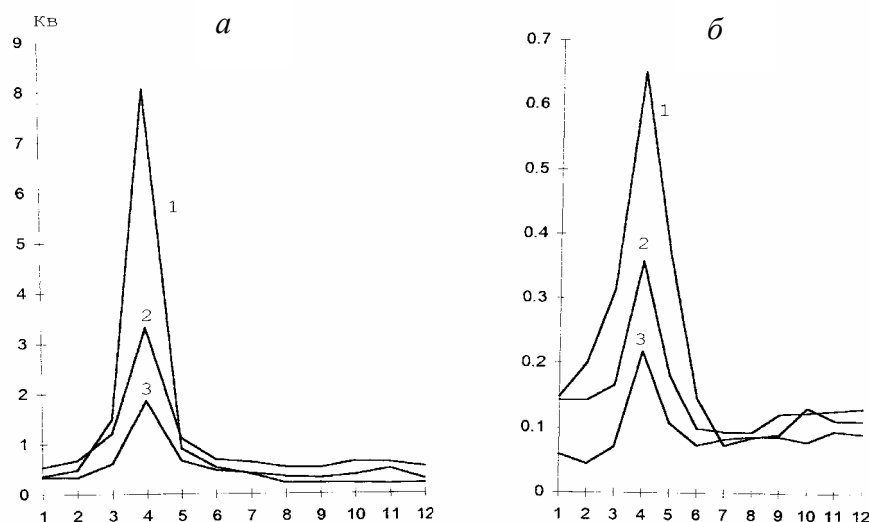


Рис. 1.3. Внутригодовые колебания коэффициента водообмена в Иваньковском (а) и Рыбинском (б) водохранилищах: 1 – многоводный 1966 г.; 2 – среднемноголетнее значение; 3 – маловодный 1973 г.

Независимо от фаз водности внутригодовой ход $K_{\text{в}}$ имеет однотипный вид, но абсолютные месячные значения $K_{\text{в}}$ в маловодную фазу в течение всего года меньше таковых в многоводную. Для Рыбинского водохранилища это уменьшение варьирует от 11% в январе–марте до 33% в апреле (в июле–сентябре – 15–17%, в октябре–декабре – 24–26%). Для Иваньковского и Угличского водохранилищ от 8 до 96% в течение года, в августе–сентябре в 2.5–3.6 раза. В отдельные месяцы экстремальных по водности лет в Иваньковском и Угличском водохранилищах интенсивность водообмена может различаться в 4–6 раз. В многоводные годы (1990) в зависимости от климатических факторов, определяющих структуру водного баланса, в сентябре–октябре водообмен

может быть близок водообмену в апреле–мае, что обусловлено резким увеличением объема поступления вод в водохранилища за счет дождевых паводков.

Уровень. Основное наполнение водохранилищ Верхней Волги осуществляется водами весеннего половодья. В связи с этим максимальный уровень наблюдается весной, а минимальный – в период предполоводной сработки (март–апрель). Однако годовой ход уровня в каждом водохранилище различен по амплитуде, срокам наступления экстремумов и характеру изменения в период расходования накопленных запасов. Поскольку полезный объем Ивановского, Угличского и Горьковского водохранилищ на порядок меньше суммарного объема притока, наполнение их происходит очень быстро (в среднем за 16–17 суток для Ивановского и Угличского водохранилищ и за 30–35 суток для Горьковского). Поэтому уровень воды с мая по декабрь поддерживается на отметке, близкой к НПУ. Полезный объем Рыбинского водохранилища всего в 2.1 раза меньше среднего многолетнего поступления воды. Поэтому в течение двух месяцев (апрель–май) приток воды существенно превышает сброс (в 2.6 раза), и наполнение водохранилища продолжается в среднем 50–60 сут.

Средняя многолетняя интенсивность подъема уровня на Ивановском и Угличском водохранилищах составляет 0.37, Горьковском 0.08, Рыбинском 0.07 м в сутки. Максимальные значения составили: на Ивановском и Угличском – 2, Рыбинском – 0.4, в речной части Горьковского – 2 и в озерной – 0.34 м в сутки. Наибольшая амплитуда колебаний уровня также имеет место на Ивановском и Угличском водохранилищах, где она достигает 6 м и превосходит амплитуду в озеровидных частях Рыбинского и Горьковского водохранилищ в 1.6–2 раза.

Колебания уровня, обусловленные изменениями объема водохранилищ по сезонам, осложняются сгонно-нагонными колебаниями, а также колебаниями, обусловленными распространением длинных волн, вызванных регулированием расходов воды через гидросооружения. Денивеляция ветрового происхождения вызывает подъем уровня у наветренного берега и спад у подветренного. Амплитуда сгонно-нагонных колебаний уровня на Ивановском и Угличском водохранилищах, как правило, не превышает 15–20 см. Рыбинское водохранилище характеризуется довольно частыми ветровыми денивеляциями. Однако отклонения в 10–20 см имеют место в течение 20–25 дней безледного периода, а большие перекосы, превосходящие 40–50 см, единичны и имеют обеспеченность 2–3%. Аналогичные по амплитуде денивеляции ветрового происхождения отмечаются и в озерной части Горьковского водохранилища.

Внутрисуточные колебания уровня, вызванные прохождением длинных волн, наиболее четко наблюдаются в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и в речной части Горьковского. Амплитуда этих колебаний в нижнем бьефе Угличской ГЭС может достигать 0.5–1.0 м, уменьшаясь по мере распада волны к с. Коприно (70 км от ГЭС) до 7–30 см. Колебания уровня в нижнем бьефе Рыбинской ГЭС распространяются до г. Костромы. При этом амплитуда колебаний у г. Рыбинска может достигать 2 м, уменьшаясь у г. Костромы (180 км от ГЭС) до 0.2 м. В верхних бьефах Рыбинской и Горьковской ГЭС амплитуда суточных колебаний уровня составляет 10–40 см, уменьшаясь до 3–5 см по мере удаления от плотин. В колебаниях уровня речной части Горьковского водохранилища довольно четко выделяется недельный цикл, когда за счет опорожнения бьефа при прекращении (или резком уменьшении) сбросов воды через Рыбинскую ГЭС отмечается понижение уровня, которое у г. Рыбинска составляет в среднем около 1 м, а вблизи г. Ярославля (90 км от ГЭС) уменьшается до 0.3–0.5 м (Волга и ее жизнь, 1978; Гидрометеорологический режим ..., 1975).

3. Течения, волнение

Структура общей горизонтальной циркуляции вод во всех водохранилищах Волжского каскада определяется четырьмя основными факторами: объемом притока и стока из водоема, воздействием ветра на водную поверхность, морфометрическими характеристиками и рельефом дна, бароклинными эффектами. Крупномасштабные временные и пространственные изменения динамических процессов (общая циркуляция) определяются межгодовыми и сезонными изменениями стока и синоптическими процессами над их акваториями.

В зимний период, когда водная поверхность изолирована от непосредственного воздействия ветра ледовым покровом и ведется интенсивная сработка накопленных запасов воды, основными течениями, определяющими макроциркуляцию вод, являются стоковые. Ввиду того, что в каскаде волжских водохранилищ все гидроэлектростанции работают в пиковом режиме с резкими колебаниями расходов воды в течение суток, на прилегающих к ним участках верхних и нижних бьефов режим движения носит неустановившийся характер (Литвинов, 1970, 2000). Резкие изменения расходов воды через турбины ГЭС приводят к возникновению длинных волн (волн попусков), характер распространения которых определяется морфометрическими особенностями бьефа.

С началом попуска и возникновением длинных волн в верхних и нижних бьефах ГЭС появляются и заметные скорости течения. Максимальные скорости течения на водохранилищах Верхней Волги наблюдаются в районе гидростанций (0.8–1.0 м/с) и постепенно уменьшаются с удалением от них. В верхних бьефах ГЭС максимальные скорости течения, как правило, не превышают 0.3 м/с.

С прекращением попусков может наблюдаться изменение направления перемещения расходов воды, что приводит к изменению направления течения. Смена направления течения в нижнем бьефе Угличской ГЭС начинается спустя 3–4 ч после прекращения попуска и происходит в течение 20–60 мин. Максимальные скорости обратных течений составляют 6–14 см/с и наблюдаются через 5–6 ч после прекращения сбросов. В верхнем бьефе Рыбинской ГЭС смена направления течения происходит на протяжении 20–30 мин, а движение водных

масс к центральной части водохранилища регистрируется на протяжении 1.5–2.0 ч при максимальных скоростях до 7–10 см/с (Литвинов, 1970).

В Горьковском водохранилище на участке г. Рыбинск – г. Кострома характер течений определяется режимом работы Рыбинской ГЭС. При этом в течение суток скорости стоковых течений у г. Ярославля могут изменяться от 0.2 до 0.6 м/с. На участке от г. Костромы до устья р. Елпатьевский режим течений зависит от сбросов через Рыбинскую и Горьковскую ГЭС. При этом вниз по течению роль первой ослабевает, а второй – усиливается.

Наличие воскресных перерывов в работе ГЭС (недельное регулирование стока) может создавать «обратные» уклоны водной поверхности на значительных участках водохранилищ, обнаруживаемые даже по среднесуточным значениям уровня (табл. 1.6). В частности, в Горьковском водохранилище у г. Костромы уровень в отдельные периоды мог быть на 10–22 см выше, чем у г. Тутаева (расстояние между городами около 120 км) (табл. 1.6). Подобная ситуация возникала почти каждый раз, когда среднесуточные сбросы воды через Рыбинскую ГЭС уменьшались с 800–1100 м³/с до 10–100 м³/с и приводила к возникновению обратных течений с максимальной скоростью до 0.10 м/с.

Таблица 1.6

Уровни воды (см) на постах Горьковского водохранилища

Водомерный пост, расстояние от ГЭС	1985 г.				1986 г.			
	11.08	29.09	3.10	7.10	15.06	5.07	6.07	2.08
г. Тутаев, 60 км	382	419	411	387	400	403	392	389
ΔН	–3	–1	–12	–9	–11	–4	–16	–5
г. Ярославль, 100 км	385	420	423	396	411	407	408	394
ΔН	–11	–9	–10	0	–1	–11	–3	–5
г. Кострома, 178 км	396	429	433	396	412	418	411	339

Примечание. ΔН – разность уровней, см.

В весенний период в Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах при преобладающих западных и юго-западных ветрах скоростью 3 м/с формируется транзитный поток, охватывающий как русловую зону, так и прилегающие участки затопленной поймы (рис. 1.4). В Рыбинском водохранилище при преобладании северо-западных ветров скоростью 6 м/с формируется система из 9 циклонических и антициклонических круговоротов с размерами от 10 до 60 км, занимающих площадь до 1600 км² (рис. 1.4). При усилении скорости ветра до штормовых значений в Ивановском водохранилище над правобережной затопленной поймой и прилегающей правой кромкой русла образуется 8 антициклонических круговоротов максимальной протяженностью 5 км и общей площадью около 7.5 км². В Угличском водохранилище образуется 5 круговоротов: три антициклонических над правобережной затопленной поймой и два циклонических – над левобережной, с захватом прилегающих кромок русловой зоны. Протяженность круговоротов достигает 3.5 км, общая площадь ~ 5 км². В Рыбинском водохранилище число круговоротов не меняется, усиливается только интенсивность переноса между вихревыми образованиями и несколько увеличивается занимаемая ими площадь (табл. 1.7).

Таблица 1.7

Горизонтальные размеры вихревых образований в верхневолжских водохранилищах

Водохранилище	N	L, км	B, км	S, км ²	ΣS, км ²	S, %
Ивановское						
Весна: ветер 3 м/с	–	–	–	–	–	–
ветер 10 м/с	8	0.8–5	0.3–0.6	0.3–3	7.5	5
Лето: ветер 3 м/с	12	0.5–12	0.3–0.1	0.3–10	22	14
ветер 10 м/с	12	0.5–15	0.2–1	0.2–13	35	22
Угличское						
Весна: ветер 3 м/с	–	–	–	–	–	–
ветер 10 м/с	5	2–4	0.4–0.6	0.8–2	5	3
Лето: ветер 3 м/с	8	1–3	0.3–0.6	0.4–1.4	6	4
ветер 10 м/с	14	1–6	0.3–1	0.3–6	25	16
Рыбинское						
Весна: ветер 6 м/с	9	10–60	2–15	30–940	1600	54
ветер 15 м/с	9	4–70	3–15	10–1000	1700	58
Лето: ветер 6 м/с	5	5–90	3–15	16–1300	2100	71
ветер 15 м/с	5	7–95	3–15	16–1320	2300	77

Примечание. N, L, B, S, ΣS, S% – соответственно число, протяженность, ширина, площадь, суммарная площадь и процент суммарной площади круговоротов; прочерк – отсутствие вихревых образований.

В летний период при уменьшении объема стока в Ивановском и Угличском водохранилищах структура циркуляции вод изменяется. При преобладающих ветрах западной четверти со скоростью 4 м/с в Ивановском водохранилище над затопленной поймой формируется до 12 круговоротов разного знака, в Угличском – до 8 вихрей. Антициклонические круговороты развиваются справа относительно оси руслового потока вод (рис. 1.5). Размеры круговоротов по продольной оси изменяются от 0.5 до 12 км в Ивановском и от 1 до 3 км в Угличском водохранилищах, а их суммарная площадь достигает 22 и 6 км² соответственно (табл. 1.7).

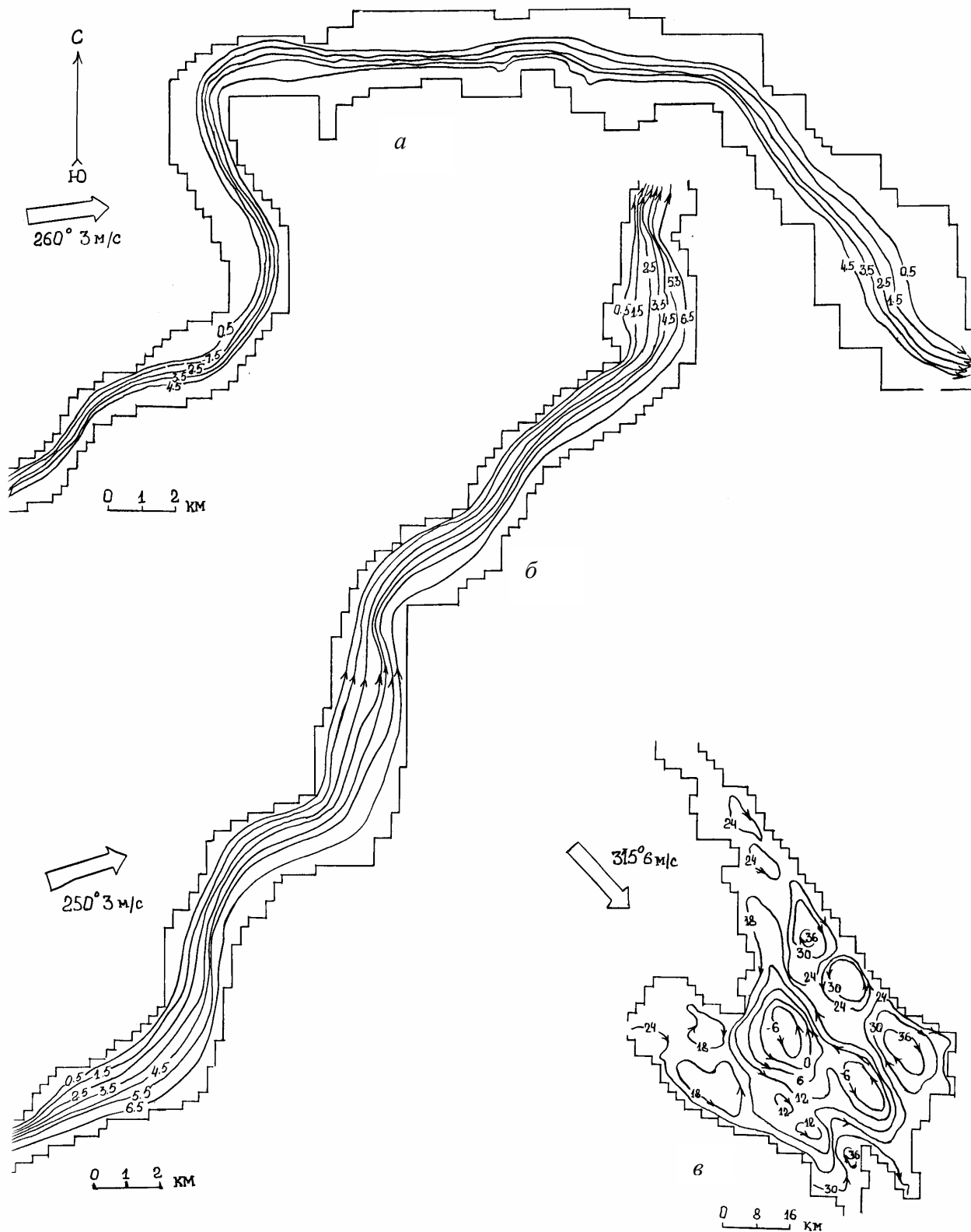


Рис. 1.4. Структура циркуляции вод (изолинии полных потоков) в Ивановском (*a*), Угличском (*b*) и Рыбинском (*v*) водохранилищах в весенний период (май). Большие стрелки – направление преобладающего ветра.

В Рыбинском водохранилище летняя циркуляция водных масс формируется при преобладающем действии ветра и представляет собой 5 циклонических и антициклонических круговоротов с размерами по продольной оси от 5 до 90 км и суммарной площадью 2100 км² (см. рис. 1.5). В Горьковском водохранилище при преобладающих ветрах ЮЗ направления со скоростью до 10 м/с в пределах затопленной поймы также могут возникать локальные циркуляционные зоны. Средние по акватории скорости суммарного течения на поверхности изменяются от 4 до 19 см/с (рис. 1.6).

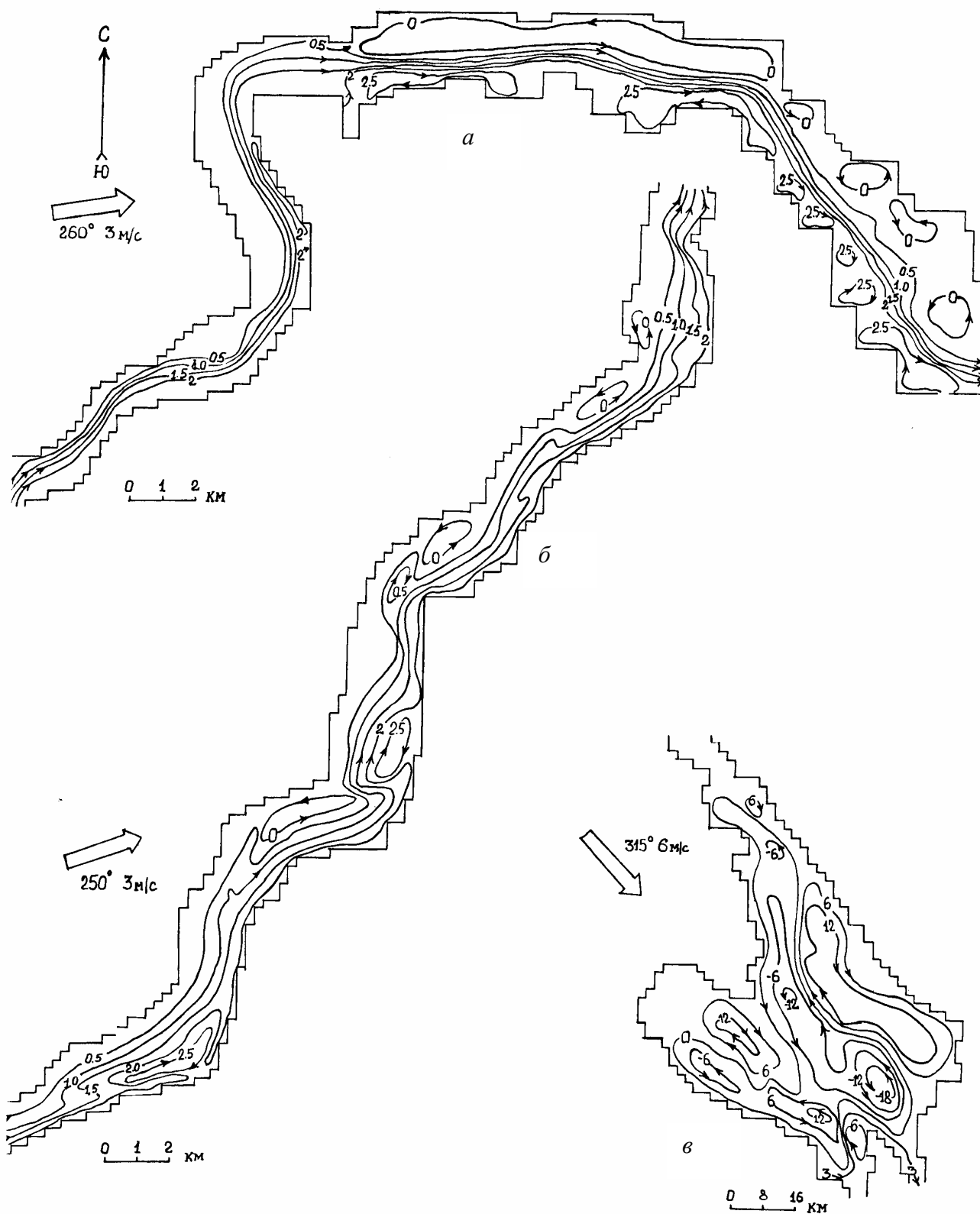


Рис. 1.5. Структура циркуляции вод в Ивановском (а), Угличском (б) и Рыбинском (в) водохранилищах в летний период (июль). Большие стрелки – направление преобладающего ветра.

При усилении скорости ветра до штормовых значений в Ивановском водохранилище структура циркуляции не изменяется. Происходит некоторая интенсификация существующих вихревых образований и увеличение их протяженности по продольной оси. Площадь круговоротов возрастает до 35 км^2 . В Угличском водохранилище общее число круговоротов увеличивается до 14, их наибольшая протяженность по продольной оси – в 2 раза, а площадь – в 4 раза. Русловой поток вод практически блокируется вихревыми образованиями. В Рыбинском водохранилище структура циркуляции остается неизменной с некоторым увеличением общей площади круговоротов.

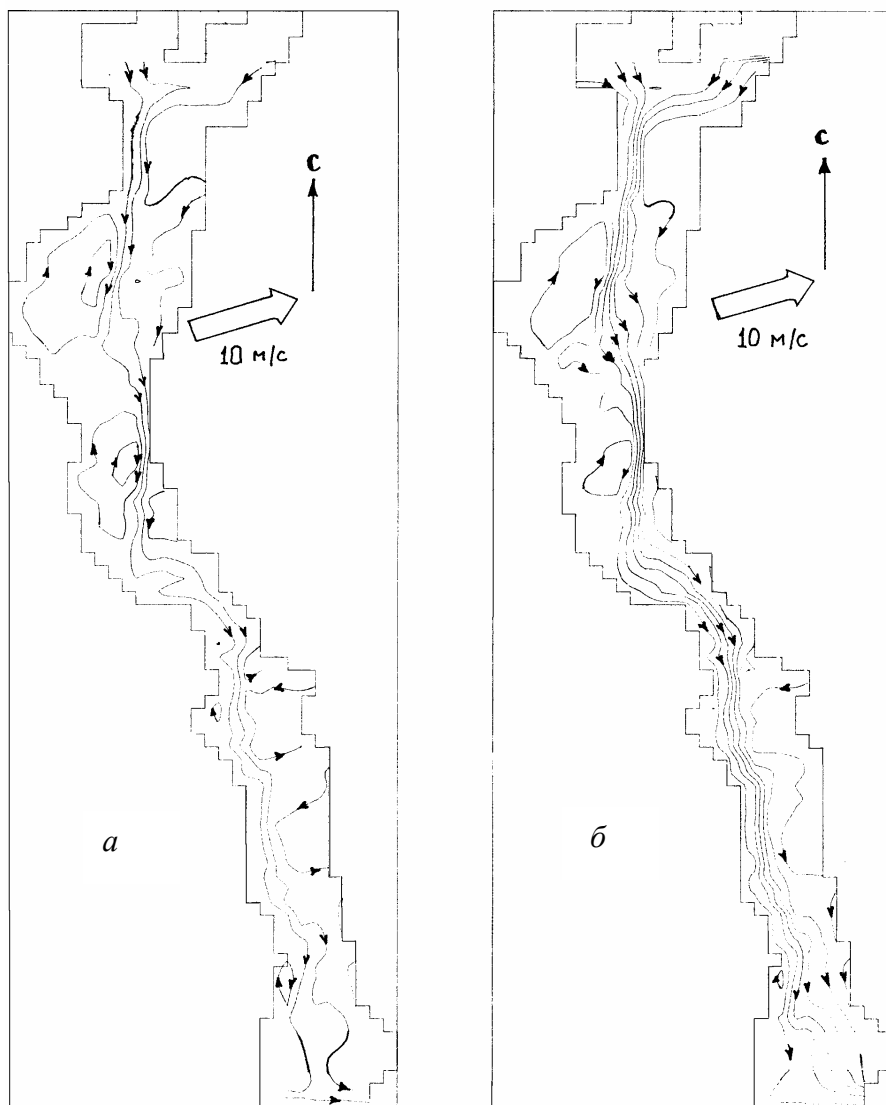


Рис. 1.6. Схема интегральной циркуляции вод (изолинии функции полных потоков) в озеровидной части Горьковского водохранилища: а – расход через ГЭС $1300 \text{ м}^3/\text{с}$, направление ветра 250° , скорость 10 м/с ; б – соответственно $2800 \text{ м}^3/\text{с}$, 250° и 10 м/с

В речных плесах Рыбинского водохранилища при направлениях ветра, противоположных и совпадающих с направлением стоковых течений, однонаправленный перенос вод по ветру наблюдается над затопленной поймой. Круговороты воды формируются в зоне взаимодействия ветровых и стоковых течений (у кромок затопленных русел главных рек). Количество вихревых образований изменяется в зависимости от ширины участка плеса от 4 до 9, а их горизонтальная протяженность – от 0.5 до 4 км.

Средние интегральные скорости течений в весенний период наибольшие в Горьковском (до 20 см/с) и Ивановском, Угличском водохранилищах ($7\text{--}8 \text{ см/с}$), а наименьшие – в Рыбинском (4.3 см/с). В летний период средние интегральные скорости во всех водоемах практически одинаковы ($3.6\text{--}3.8 \text{ см/с}$). Максимальные скорости интегрального переноса вод в водохранилищах отмечаются в прибрежной зоне и достигают $8\text{--}12 \text{ см/с}$.

Рассмотренные особенности горизонтальной циркуляции вод относятся к преобладающим в безледный период условиям гомотермии. Вместе с тем, наличие вертикальной термической стратификации, возникающей в период интенсивного весеннего прогрева водной толщи, может существенно влиять на структуру циркуляции вод в центральных частях крупных водохранилищ. Для оценки такого влияния была выполнена серия диагно-

стических расчетов применительно к Рыбинскому водохранилищу. Результаты вычислений показали, что топография уровня весьма неоднородна и отчетливо связана как с полем температуры, так и с рельефом дна водохранилища (Демин и др., 1991). Структура горизонтальной циркуляции на глубине 1 м отражает топографию уровня. На глубине 5 м структура течений заметно меняется и в ряде районов появляются противотечения, т.е. вертикальная структура циркуляции существенно небаротропна. На глубине 1 м скорость достигает 7.8 см/с, на 5 м – 5.7 см/с. Среднесуточные значения скорости течения по данным измерения на глубине 4–6 м не превышают 8 см/с (обычно 2–4 см/с). Эти величины вполне сопоставимы с полученными на модели, т.е. роль бароклинных эффектов важна и, несмотря на короткий период существования, должна учитываться при расчете течений в весенний период.

Оценка вклада основных факторов при среднесезонных гидрометеорологических условиях показывает, что в Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах преобладающее влияние на формирование общей циркуляции вод оказывает приток. Вклад ветра и рельефа дна примерно одинаков, причем в Ивановском водохранилище он в 2 раза больше, чем в Угличском. В центральной части и озеровидных расширениях речных плесов Рыбинского водохранилища главную роль в формировании течений играет ветер (~ 70%), а вклад притока в два раза меньше вклада рельефа дна. В приплотинном участке Рыбинского водохранилища, отличающемся от других речных плесов наибольшим объемом притока (стока), вклад ветра уменьшается до 41%, а роль стока за счет сработки через агрегаты ГЭС увеличивается до 18%. Усиление ветрового воздействия до штормовых значений и увеличение объема притока приводит соответственно к повышению вклада ветра и притока в Ивановском водохранилище до 60 и 100%, Угличском – до 44 и 100%, Рыбинском – до 92 и 14%.

Важной характеристикой гидродинамического режима является временная изменчивость течений. Наиболее полные сведения об изменчивости течений собраны с использованием автономных измерителей течений БПВ-2р и АЦИТ на протяжении навигационного периода (май–сентябрь) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. На основе спектрального анализа временных рядов скорости течения, ветра и расходов воды через Угличскую ГЭС установлено, что в спектрах скорости ветра отчетливо выделяются колебания с периодами 5–6, 1–3 сут и 3–12 ч, обусловленные соответственно синоптической, суточной и внутрисуточной изменчивостью ветра. В спектрах сбросов воды через ГЭС очевидны колебания с периодами 20–26, 11–17 и 4–6 ч, связанные с неравномерностью работы гидросооружения. Спектры флюктуаций течений имеют полициклический характер. Основными элементами структуры здесь являются: синоптические недельные колебания (5–6 сут), суточные (24 ч), полусуточные (11–13 ч) 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 оказывает неравномерность в работе Угличской ГЭС.

В высокочастотной области спектра течений колебания с периодами ~ 5 ч, вероятно, обусловлены свободными колебаниями водной массы типа сейшевых (Литвинов, 1977; Литвинов, Рощупко, 2000), а колебания с периодом ~ 3–4 ч – внутрисуточной изменчивостью скорости ветра.

Течения мелководной зоны¹. В речных плесах верхневолжских водохранилищ структура течений на мелководьях обусловлена взаимодействием вдольбереговых, ветровых и стоковых течений. При этом первые из указанных в наибольшей степени проявляются только в прибойной зоне при штормовых ветрах

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 отмельным 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. 1.7 а). С увеличением скорости ветра до 5–6 м/с в прибрежье ветровое течение проникает до глубины 2–4 м (рис. 1.7 б), 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. В зависимости от гидрометеорологических условий скорости течений изменяются в поверхностном слое от 4 до 30, на горизонте 1 м – от 1 до 20, на горизонте 2 м – от 1 до 20, на горизонте 4 м – от 3 до 15 см/с соответственно.

При ветрах, действующих в направлении стокового переноса воды со скоростью 1–2 м/с, или в штилевых условиях в пределах мелководья преобладает стоковое течение. С усилением ветрового воздействия на мелководье формируются однонаправленные по глубине суммарные стоковые и ветровые течения. В результате модельных расчетов и натурных наблюдений на примере Волжского плеса Рыбинского водохранилища при расходах воды 50, 10 и 1%-ной 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%-ной 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 увеличивается вдвое, а при расходах 1%-ной обеспеченности возрастает в 3.5–4.0 раза.

¹ Под мелководной зоной верхневолжских водохранилищ имеется в виду полностью или частично осушаемая прибрежная зона, нижняя граница которой выделена по комплексу гидрологических и гидробиологических признаков и проходит по изобате, фиксированной относительно НПУ и соответствующей для Рыбинского водохранилища 4 м, для Угличского и Ивановского – 3 м (Герасимов, Поддубный, 1999).

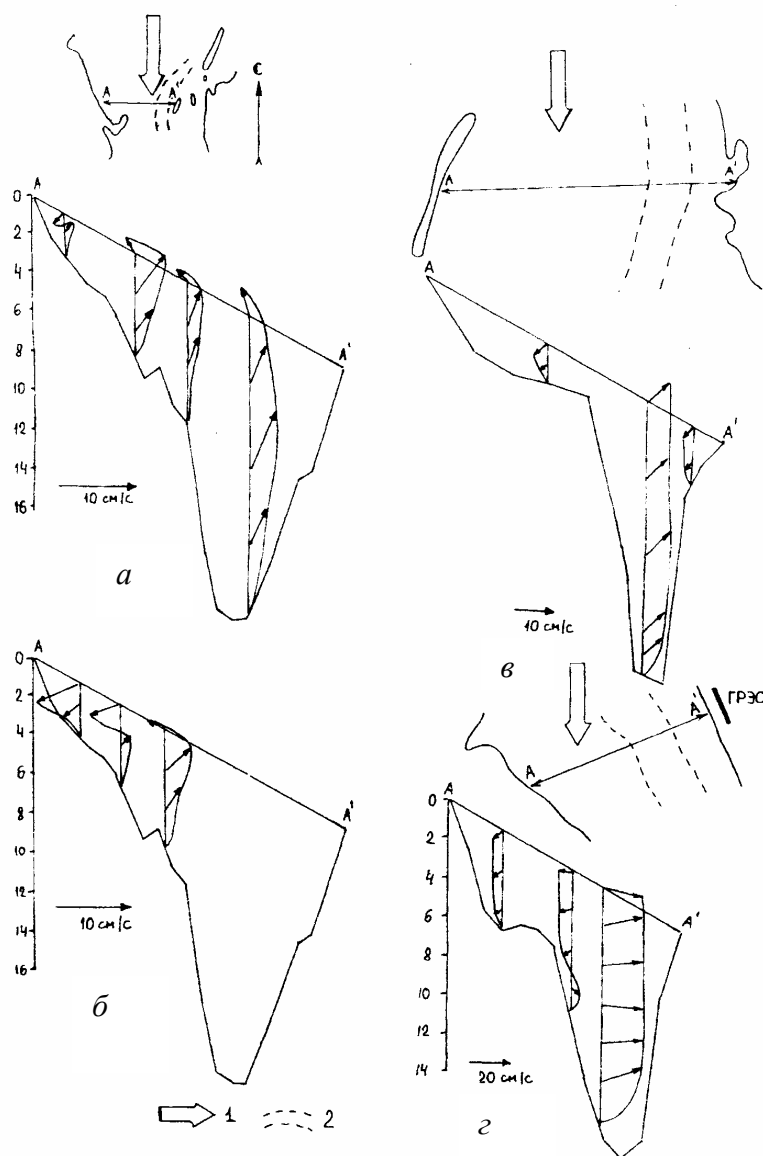


Рис. 1.7. Направление течения на вертикалях в пределах открытых мелководий верхневолжских водохранилищ:
а – в Волжском плесе Рыбинского при ветре 360° 2 м/с; б – там же при ветре 360° 5 м/с; в – в Угличском (район впадения р. Нерли) при ветре 360° 5 м/с; г – в Ивановском (район Конаковской ГРЭС) при ветре 360° 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 зависимости от величины расхода воды вклад ветрового течения в суммарное может изменяться от 55 до 75%.

Пространственная структура течений в пределах защищенных мелководий водохранилищ определяется величинами расхода по затопленному руслу основных притоков и ветрового воздействия на водную поверхность. В зависимости от объема воды, поступающей на мелководье через межостровные проливы, циркуляция может характеризоваться стоковым или ветровым течением, а также вихревыми образованиями, формируемыми взаимодействием стоковых и ветровых течений. 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.

Ветровое волнение. Наиболее существенное воздействие на дно мелководий в водохранилищах оказывают 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 близко от берега (Буторин и др., 1975).

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).

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%-ной обеспеченности при скорости ветра 15 м/с на подходе к мелководью (глубины ~ 4 м) составляет 1.5–1.7 м и 2–2.5 м при скорости ветра 20 м/с. Глубина начала разрушения волн (граница прибойной зоны), определяемая по критерию $H_{кр} \approx 1.3 h_0$ (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, в отдельных случаях могут увеличиваться до 60–80 см/с.

В речных плесах водохранилища высота волн 1%-ной 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 Угличского и Ивановского водохранилищ параметры и динамические характеристики ветрового волнения аналогичны наблюдаемым в речных плесах Рыбинского водохранилища.

В Горьковском водохранилище на среднем и, особенно, на верхних русловых участках размеры волн невелики. Наибольшие размеры волн имеют место в озеровидной части при ветрах северного и южного направлений, достигая 2 м высоты

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

4. Особенности термического режима

Сезонные изменения поступления солнечной радиации и динамики водных масс обусловили в годовом термическом цикле водохранилищ характерные периоды: зимний, весенне-летнего прогрева и осеннего охлаждения. Зимний период на водохранилищах совпадает с началом активной сработки их объема и характеризуется повышенным водообменом. За начало зимнего периода большинством авторов принимается дата полного ледостава на водоеме, за окончание – дата полного очищения ото льда. Начало ледостава на водохранилищах Верхней Волги приходится в основном на третью декаду ноября (табл. 1.8). Максимальная продолжительность периода ледостава (158 сут) отмечена на Верхневолжском, Рыбинском и Шекснинском водохранилищах. Характер изменений температуры зимой определяется прежде всего динамикой вод на отдельных участках и гидрометеорологическими условиями в период их замерзания. На проточных русловых и мелководных участках длинных водохранилищ температура воды по глубине наиболее однородна и близка к диапазонам величин в незарегулированных условиях.

Таблица 1.8

Ледовые явления на водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище, период наблюдений, пункт	Начало ледостава	Продолжительность периода ледостава, сут	Очищение ото льда	Продолжительность безледного периода, сут
Верхневолжское, оз. Пено, 1928–1939, 1941–1980 гг., пос. Пено	15 ноября	<u>158</u> 126–183	28 апреля	<u>194</u> 163–233
Иваньковское, 1950–1980 гг., г. Конаково	23 ноября	<u>140</u> 102–168	19 апреля	<u>214</u> 186–232
Угличское, 1948–1980 гг., г. Калязин	23 ноября	<u>140</u> 98–164	21 апреля	<u>207</u> 183–232
Рыбинское, 1948–1980 гг., пгт. Переборы	20 ноября	<u>152</u> 117–177	22 апреля	<u>195</u> 168–222
Горьковское, 1956–1980 гг., г. Юрьевец	23 ноября	<u>147</u> 118–169	27 апреля	<u>202</u> 178–227
Шекснинское, 1964–1980 гг., д. Речная Сосновка	11 ноября	<u>156</u> 126–174	2 мая	<u>192</u> 163–214

Примечание. Над чертой – средняя величина, под чертой – пределы колебаний.

В глубоководных озеровидных плесах она зависит от количества того тепла, которое водная масса имела к моменту установления ледяного покрова. Водная масса может «уйти под лед» с достаточно большим теплозапасом, если в предледоставный период наблюдалась пониженная ветровая активность. Например, в декабре в придонном слое на отдельных участках Рыбинского водохранилища температура воды составляла 1.5–3.0°C. При интенсивном ветровом перемешивании в период замерзания теплозапас водной массы значительно умень-

шается: даже в озеровидных плесах температура водной толщи в первые месяцы ледостава не превышает 1°C (Буторин и др., 1982а; Литвинов, Рошупко, 1993). В дальнейшем она существенно зависит от теплообмена с грунтами и, как правило, постепенно повышается, что приводит к возрастанию теплозапаса на единицу объема и возникновению обратной температурной стратификации. Так, интенсивность прогрева некоторых участков поверхности грунта в Главном плесе Рыбинского водохранилища в отдельные годы составляла 0.04–0.08°C/сут, и во второй половине марта температура придонного слоя воды достигала 4.6°C.

Период весеннего нагревания на водохранилищах приходится на интенсивный подъем уровня, увеличение объема и площади. Температурные условия определяются как объемом самого водохранилища, так и притоком к нему. В Ивановском и Угличском водохранилищах, объем которых при НПУ в 4 раза меньше среднего многолетнего притока весенних вод, при значительном транзитном расходе в первую фазу половодья наблюдается равномерное распределение температуры по акватории и глубине. Во второй фазе половодья прогрев на водосборе идет интенсивнее, чем в водоеме, что приводит к возникновению горизонтальной неоднородности в распределении температуры, но при сохранении равномерного распределения по вертикали. В приплотинной части Горьковского водохранилища значения температуры в мае полностью определяются объемом более теплых вод рек Немда и Унжа, которые вытесняют холодные зимние воды.

При объеме водохранилища, превышающем объем весеннего притока, контрастность в распределении температуры по акватории существенно увеличивается. За весну в Рыбинском водохранилище аккумулируется в среднем около 12 из поступающих 18 км³, т.е. около половины объема чаши водоема. Различия в температуре по его акватории в мае достигают 8–10°C (Литвинов, Рошупко, 1992, 1993). Наиболее значительные изменения обычно наблюдаются в зоне гидрологических фронтов, возникающих вследствие накопления различных фаз речного стока и их последующей трансформацией. Степень сложности гидрологической структуры в водохранилищах определяется морфометрическими параметрами и интенсивностью водообмена водоема. Наиболее многокомпонентна она в морфологически сложных пойменно-долинных водохранилищах с многолетним регулированием стока.

Параметры гидрологических фронтов определяются морфометрическими особенностями водоема, характером общей циркуляции вод и интенсивностью турбулентного обмена. В весенний период ширина фронтальной зоны в Рыбинском водохранилище изменяется, как правило, от 1 до 5 км, а горизонтальные градиенты температуры в ней составляют около 1°C/км, в отдельные периоды они могут достигать 5–7°C/км. С общим прогревом вод в водохранилищах горизонтальные градиенты во фронтальных зонах уменьшаются. В водохранилищах Верхней Волги наблюдается достаточно широкий спектр макро- и мезомасштабных температурных неоднородностей. Для Рыбинского водохранилища наиболее устойчивые неоднородности имеют масштабы от 0.3 до 16 км. Градиенты температуры воды в крупномасштабных неоднородностях, как правило, составляют 0.3–1.0°C/км, в отдельных случаях могут достигать 2°C/км. С особенностями динамической структуры вод в водохранилищах связаны и мезомасштабные неоднородности в температурном поле. Они обусловлены наличием мезомасштабных циркуляционных зон над различными неровностями рельефа дна, отрывом отдельных пятен «холодной» или «теплой» воды при неравномерном прогреве либо охлаждении вод на мелководных участках водохранилищ. Как и крупномасштабные неоднородности, они довольно устойчивы и наблюдаются практически в течение всего безледного периода. Амплитуда колебаний температуры в таких неоднородностях изменяется от десятых градуса до 2–3°C. Градиенты температуры изменяются также в широких пределах.

На спаде половодья в водохранилищах развивается температурное расслоение водной толщи, характер и степень которого различны на отдельных участках. Основные причины стратификации – натекание более теплых и маломинерализованных вод половодья на более холодные зимние воды с большим содержанием растворенных солей, а также интенсивный прогрев поверхностного слоя.

Разность температур по глубине в водохранилищах Верхней Волги может составлять 10°C, а в отдельных случаях – 15°C. Температурное расслоение характерно для глубоководных озеровидных участков, где скорости стоковых течений малы. В местах сброса вод, подогретых ТЭЦ, термическое расслоение наблюдается практически круглый год. В относительно мелководных равнинных водохранилищах при сильных ветрах формирующий термоклин может быть разрушен в течение нескольких часов. Активное ветровое перемешивание является основным источником поступления тепла в придонные слои. Максимальные градиенты температуры в термоклине наблюдаются в слое 2–4 м и изменяются от 1 до 3°C. В отдельных случаях они могут достигать 7°C/м. В зонах влияния тепловых электростанций градиенты температуры изменяются в среднем от 2.5 до 4.0°C/м. Термическое расслоение в водоеме играет определяющую роль в процессах перемешивания, тепло-массообмена, сказывается на характере движения вод, газовом режиме и влияет на распределение гидробионтов в толще вод.

В период интенсивного прогрева водохранилищ суточный ход температуры воды за счет поступления солнечной радиации в штилевые дни в среднем составлял: в поверхностном слое (0.5 м) – 3°C, на глубине 2 м – 2°C и на глубине 3 м – 1°C. В зависимости от гидрометеорологических условий года на Рыбинском водохранилище среднесуточное повышение температуры может достигать 0.9°C. Кратковременное усиление ветра до 4–7 м/с обуславливает образование квазиоднородного слоя толщиной до 2 м и резкое возрастание градиентов температуры на его нижней границе. Дальнейший прогрев поверхностного слоя приводит к формированию нескольких зон с повышенными градиентами температуры.

В период максимального прогрева водной толщи происходит выравнивание температуры как по акватории, так и по глубине. Максимальная среднемесячная температура поверхностного слоя на верхневолжских водо-

хранилищах наблюдалась в июле, водной массы – в августе (табл. 1.9). Амплитуда их колебаний, в зависимости от гидрометеорологических условий отдельных лет, составляла от 2.3 до 10.4°C.

Таблица 1.9

**Среднемесячная температура поверхностного слоя воды
по акватории водохранилищ Верхней Волги и пределы ее колебаний**

Водохранилище, период	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Иваньковское 1978–1986, 1989–1990 гг.	<u>4.3</u> 2.0–6.9	<u>12.2</u> 8.7–14.4	<u>18.2</u> 15.2–21	<u>20</u> 18.1–23.1	<u>19.5</u> 17.6–21.4	<u>13.6</u> 12–14.7	<u>6.8</u> 4.6–8.9	<u>1.4</u> 0.9–2.2
1951–1980 гг.*	<u>2.4</u> 0–6.8	<u>11.9</u> 6.7–17	<u>18</u> 14.5–20.1	<u>20.3</u> 17.7–24.4	<u>19</u> 16.6–22.1	<u>13.7</u> 10.8–16.9	<u>6.6</u> 3.1–10.6	–
Угличское 1978–1986, 1989–1990 гг.	–	<u>12.3</u> 9.4–14.2	<u>17.9</u> 16–20.7	<u>20.3</u> 18.6–22.2	<u>19.7</u> 18.6–21.6	<u>14.1</u> 12.3–15.2	<u>7.7</u> 5.6–9.8	<u>1.9</u> 0.9–1.9
1950–1980 гг.*	–	<u>11.6</u> 7.6–16.9	<u>17.7</u> 15.3–20.5	<u>20.2</u> 17.9–23.8	<u>19.3</u> 17–22.4	<u>14.5</u> 12.1–17.2	<u>7.6</u> 4.5–11.1	<u>1.8</u> 0.3–4.9
Рыбинское 1978–1986, 1989–1990 гг.	–	<u>8.2</u> 5.6–11.8	<u>15.8</u> 12.7–20.4	<u>19.5</u> 17–22.3	<u>18.7</u> 17.4–20.5	<u>12.6</u> 10.5–13.8	<u>6.1</u> 4.5–8.1	–
1951–1980 гг.*	–	<u>8.1</u> 3.2–15.3	<u>16.2</u> 12.7–19.2	<u>19.3</u> 16.5–24.2	<u>18.4</u> 16.4–20.6	<u>12.8</u> 9.1–15.7	<u>6</u> 3–9.3	–
Горьковское 1978–1986, 1989–1990 гг.	–	<u>9.4</u> 7.7–12.2	<u>16.6</u> 14.1–20.2	<u>20</u> 18.4–23	<u>19.1</u> 17.4–21.1	<u>13.6</u> 12.1–14.4	<u>6.9</u> 5–9.4	–
1957–1980 гг.*	–	<u>9.1</u> 5.9–14.7	<u>16.3</u> 14–18.8	<u>20</u> 17.5–24.1	<u>19.1</u> 17.1–21.7	<u>14</u> 11.1–16.9	<u>6.6</u> 3.3–10.1	–

Примечание. * – приводится по: «Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши, 1986»; над чертой – средняя величина, под чертой – пределы колебаний.

Понижение температуры поверхностного слоя на водохранилищах Верхней Волги начинается со 2-й декады августа и составляет 0.3–0.4°C. При этом в начале периода охлаждения конвективные процессы не играют активной роли. В сентябре интенсивность охлаждения увеличивается, составляя 5.5–6.0°C за месяц. В связи с этим значительно возрастает и роль конвективного перемешивания, что приводит к полной гомотермии и уменьшению теплозапаса водной массы водохранилищ, выражающемуся в снижении ее средней температуры. В октябре снижение температуры водной массы по всему каскаду составляло 6.1–6.9°C (табл. 1.10).

Таблица 1.10

Среднемесячная температура водной массы водохранилищ Верхней Волги и пределы ее колебаний

Водохранилище, период	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Иваньковское 1978–1986, 1988–1992 гг.	–	<u>9.8</u> 5.7–13	<u>16.8</u> 11.6–22	<u>20.5</u> 16.4–24.2	<u>19.9</u> 18.5–23.7	<u>15.0</u> 12.1–18.5	<u>8.5</u> 4.6–14.2	<u>2.0</u> 1.2–3.8	–
Угличское 1978–1985, 1988–1992 гг.	–	<u>9.3</u> 5.9–11.8	<u>16.3</u> 11.6–18.9	<u>20.3</u> 17.6–23.3	<u>20.2</u> 18.6–23.1	<u>16.3</u> 12.4–18.8	<u>9.1</u> 5.9–12.6	<u>2.5</u> 1.3–3.9	–
Рыбинское 1978–1985, 1988–1991 гг.	<u>1.0</u> 0.6–2.5	<u>5.9</u> 1.2–11.1	<u>14.1</u> 11.7–15.9	<u>18.9</u> 15–21.9	<u>19.1</u> 17.4–21.2	<u>13.9</u> 11.1–17.8	<u>8.2</u> 6.2–11.9	<u>2.8</u> 0.4–3.9	<u>0.6</u> 0.2–2.5
Горьковское 1981–1985 гг.	–	<u>8.5</u> 7.3–11.2	<u>15.1</u> 13.5–16.2	<u>19.4</u> 18.1–21.7	<u>19.5</u> 18.3–20.3	<u>14.2</u> 13.5–14.6	<u>7.8</u> 7.1–9.4	–	–

Примечание. Над чертой – средняя величина, под чертой – пределы колебаний.

Одной из важнейших характеристик для биоты водоемов является теплозапас водной массы. Теплозапас водоема определяется объемом водной массы и ее термическим состоянием. В таких водохранилищах, как Иваньковское и Угличское, объем которых после весеннего наполнения существенно не меняется в течение всего безледного периода, аккумулированное водной толщей тепло определяется ее температурой. В водохранилищах со значительными колебаниями уровня в течение безледного периода, объем водной массы может играть решающую роль в величине теплозапаса и, особенно, в его межгодовых колебаниях.

Наиболее интенсивно накапливается тепло в водохранилищах в мае, что обусловлено не только величиной радиационного баланса, но и поступлением тепла с бассейна за счет притока более теплых речных вод. На Верхней Волге приращение тепла за месяц в среднем изменялось от 38 в Угличском до 50% в Рыбинском. Максимальных величин теплозапас достигает к 1 августа. В течение августа происходит его снижение, которое к 1 сентября достигает 17–20%. В сентябре–октябре теплозапас продолжает интенсивно уменьшаться (от 30 до

40% за месяц), и в ноябре его величина составляет от 2–1 в Рыбинском до 3.8% в Горьковском водохранилище от суммарной величины за безледный период. Во второй половине ноября на всех водохранилищах Верхней Волги отмечается начало ледостава.

Влияние тепловых электростанций. Введение в действие тепловых электростанций (Конаковской ГРЭС на Ивановском и Костромской ГРЭС на Горьковском водохранилищах) не привело к кардинальной перестройке термического режима. Зона устойчивого влияния подогретых вод в безледный период ограничена, и ведущая роль в формировании температурных условий принадлежит радиационному фактору. На большей части Ивановского плеса и на речном участке Горьковского водохранилища изменения в температуре воды оказываются в пределах многолетних колебаний ее среднемесячных значений до сооружения ГРЭС.

В то же время, теплосодержание вод на участках, примыкающих к сбросу подогретых вод, несколько повысилось. Особенно это заметно поздней осенью и зимой в Ивановском водохранилище. В январе в Ивановском плесе повышение теплосодержания составляет до 30–40%, а в феврале–марте увеличивается в 3–3.5 раза. Это вызвало изменения в ледовом режиме водохранилища. На прилегающем к сбросу участке лед не образуется на протяжении всей зимы. Размеры полыньи непостоянны и определяются метеорологическими условиями года. Толщина льда уменьшилась на большей части акватории плеса. Аналогичная картина наблюдается и на Горьковском водохранилище. На прилегающей к выходу теплых вод акватории ледовый покров устанавливается на 20–30 дней позже, а вскрытие наступает более чем на месяц раньше.

В безледный период вследствие поступления теплых вод в Ивановском водохранилище усиливается температурная стратификация, а также увеличивается время ее существования. Наиболее резкое расслоение водной толщи отмечается в период интенсивного прогрева водоема. При этом разность между значениями температуры воды у поверхности и у дна может достигать 5–10°C. Появилась температурная стратификация и в районе Костромской ГРЭС. Зона постоянного влияния теплых вод ГРЭС как на Ивановском, так и на Горьковском распространяется на 10–15 км. С поступлением подогретых вод Конаковской ГРЭС связано и некоторое повышение в содержании кислорода в придонном слое в зимний период (Буторин, Литвинов, 1975; Курдина, Буторин, 1971).

В целом, близкий к естественному тепловой режим в Ивановском и Горьковском водохранилищах в условиях поступления дополнительного тепла обеспечивается их гидрологическим режимом. Транзитный пропуск половодья на Ивановском водохранилище полностью освобождает водоем от подогретых зимних вод и тепла, аккумулированного грунтом. Достаточно высокий водообмен в обоих водохранилищах в летний период способствует быстрому распределению поступающего дополнительного тепла в толще воды.

5. Грунты

До зарегулирования р. Волги ее верхнее течение характеризовалось каменистым или крупно-песчанистым дном. От г. Углича вниз по течению дно становилось преимущественно песчаным. В глубоких местах (ямах), в затоках и воложках накапливались песчано-илистые или илисто-глинистые осадки (Волга и ее жизнь, 1978).

Изменение грунтов реки и формирование ложа дна водохранилищ начинается со времени их заполнения. Наиболее важную роль в накоплении донных осадков играет абразионная деятельность водной массы, вызывающая разрушение берегов и размыв ложа, затем следуют взвешенные наносы р. Волги и ее притоков (табл. 1.11). Роль биотических факторов сравнительно невелика.

Таблица 1.11

Седиментационные балансы водохранилищ Верхней Волги, %

Водохранилище, период	П р и х о д			Р а с х о д	
	Абразионные процессы	Сток речных наносов	Продукция фитопланктона и макрофитов	Седиментация	Сброс через гидросооружения
Ивановское 1937–1990 гг.	70	25	5	72	28
Угличское 1940–1991 гг.	55	42	3	55	45
Рыбинское 1941–1992 гг.	83	14	3	95	5
Горьковское 1955–1999 гг.	85	13	2	90	10

Большая часть взвешенного вещества, как поступающего в водохранилища, так и образующегося в них, аккумулируется на дне, образуя вторичные донные отложения. Они являются основной составляющей грунтового комплекса. Меньшая часть, в зависимости от типа водохранилища, сбрасывается через замыкающие гидросооружения (Буторин и др., 1975).

Современная картина распределения донных отложений в водохранилищах Верхней Волги характеризуется следующими закономерностями. На стрежневых участках в верхних частях водохранилищ преобладают пески различной крупности. В местах перехода русловых участков в долинные происходит накопление песчано-илистых отложений. В озерных и приплотинных плесах преимущественно аккумулируются илесто-глинистые отложения. Гранулометрический состав различных типов донных осадков по мере увеличения глубины водоема изменяется от грубо- к тонкодисперсным. Кроме вторичных отложений – песчаных и илистых, грунтовый комплекс включает первичные и трансформированные грунты – материнские породы, торф, обнаженные и заболоченные почвы.

Результаты последних грунтовых съемок указывают на то, что в различных по морфометрии и гидрологическому режиму водохранилищах Верхней Волги специфическим является наличие песков и трансформированных грунтов в мелководной зоне на глубинах от 0 до 4 м в Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах до 8-10 м – в Рыбинском. Вся глубоководная зона (более 14 м), так называемая русловая ложбина, занята серыми глинистыми илами, и только в Рыбинском водохранилище затопленное русло р. Шексны, место слияния рек Волги и Мологи, а также пойменные озера и старицы Молого-Шекснинской низины заполнены илами торфогенного происхождения. На промежуточных отметках дна накапливаются переходные типы осадков – илистый песок и песчанистый ил. В закрытых от волнения заливах, вокруг всплывших торфяных массивов и затопленных болот Ивановского и Рыбинского водохранилищ формируются отложения из отмерших макрофитов и торфянистый ил. Начиная с озерной части Горьковского и далее вниз по каскаду волжских водохранилищ, в местах интенсивного обрушения правого коренного берега, сложенного глинисто-мергелистыми породами, накапливаются бурые илы (рис. 1.8–1.11).

На распределение вторичных отложений оказывают влияние главным образом стоковые течения, особенно в Ивановском, Угличском и на речных участках Рыбинского и Горьковского водохранилищ, а также колебания уровня воды и ветровое волнение в Главном плесе Рыбинского и в озерной части Горьковского водохранилищ. Динамика изменения площадей основных типов первичных и вторичных грунтов имеет следующую тенденцию:

- сокращение площадей, а затем их стабилизация под первичными и трансформированными грунтами (с 99 до 11–21%);
- увеличение площадей, занятых песками (с 0.9 до 46–56%);
- увеличение площадей под илами, а затем их сокращение и стабилизация (с 0.1 до 23–40%).

Характер пространственно-временного распределения грунтового комплекса свидетельствует о том, что интенсивная стадия формирования донных отложений в первом десятилетии существования водохранилищ сменилась пассивной. В отличие от озерных экосистем, характеризующихся относительным постоянством природных процессов, молодые, искусственно управляемые водохранилища в большей степени находятся под влиянием неустоявшихся естественных и антропогенных факторов, и поэтому период стабилизации наступит еще не скоро. Исходя из вышеперечисленных тенденций, распределение основных типов грунтов и донных отложений на ближайшую перспективу будет примерно таким же, как по результатам последних грунтовых съемок (табл. 1.12).

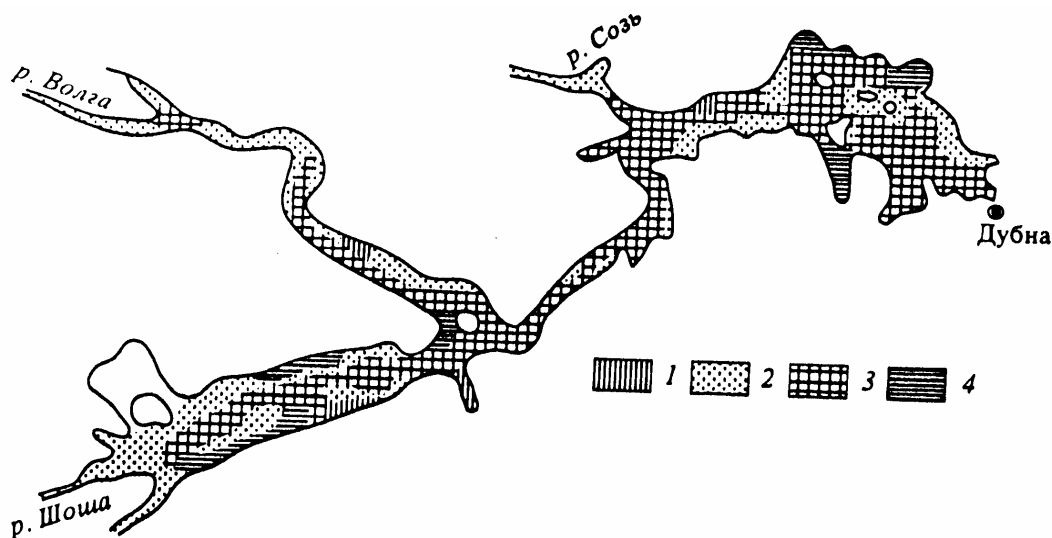


Рис. 1.8. Схема распределения донных отложений в Ивановском водохранилище:

1 – почвы, 2 – песок, илистый песок, 3 – песчанистый серый и серый илы, 4 – торфянистый ил и отложения из макрофитов

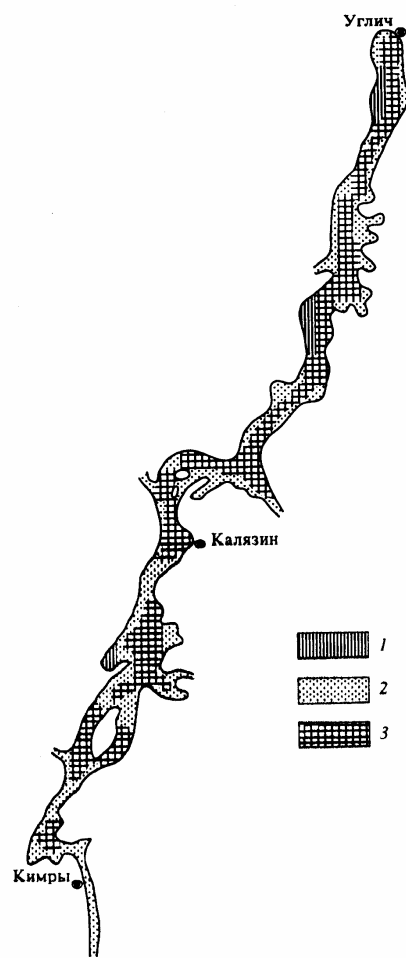


Рис. 1.9. Схема распределения донных отложений в Угличском водохранилище:
1 – почвы, 2 – песок, илистый песок, 3 – песчанистый серый и серый илы

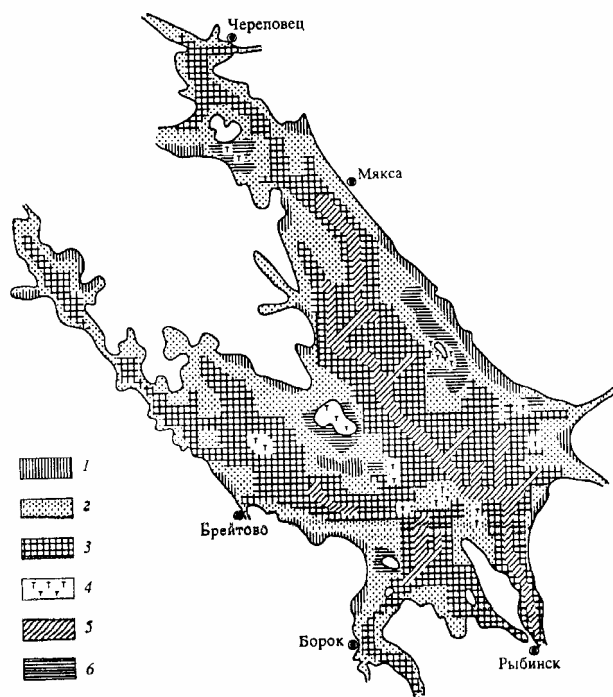


Рис. 1.10. Схема распределения донных отложений в Рыбинском водохранилище:
1 – почвы, 2 – песок, илистый песок, 3 – песчанистый серый и серый илы, 4 – торф, 5 – торфогенный ил, 6 – торфянистый ил

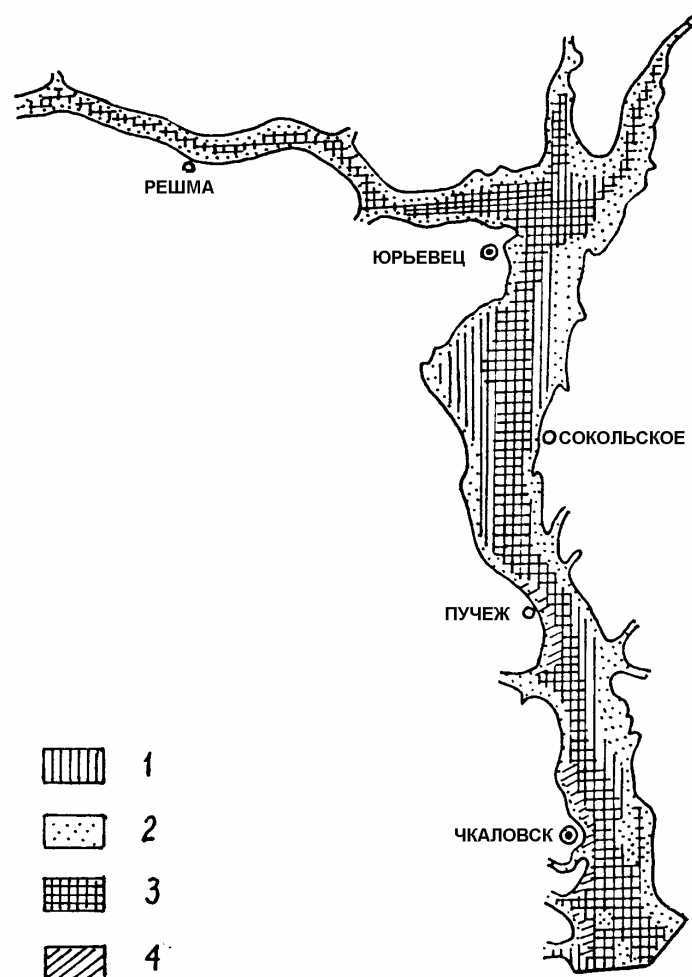


Рис. 1.11. Схема распределения донных отложений в Горьковском водохранилище:
1 – почвы, 2 – песок, илистый песок, 3 – песчанистый серый и серый илы, 4 – бурый ил

Таблица 1.12

Прогноз распределения площадей (%) грунтов и донных отложений к 2010 г.

Водохранилище	Грунты трансформированные	Песчаные отложения	Илистые отложения
Иваньковское	10	50	40
Угличское	20	55	25
Рыбинское	15	55	30
Горьковское	20	45	35

Такое соотношение площадей стало результатом поддержания НПУ (нормальный подпорный уровень), предусмотренного проектами строительства водохранилищ. Однако это правило не всегда соблюдается в последние годы. Донные отложения Рыбинского водохранилища подвергаются значительным изменениям в маловодные годы или во время вынужденного спуска на 2–3 м ниже НПУ, когда в течение нескольких лет отмечается низкий уровень его наполнения, что приводит к началу процесса почвообразования в осушной зоне и сокращению площадей под илистыми отложениями в глубоководной части (Законнов, 1995).

Наличие в кернах маркирующего слоя в виде первичного грунта (дерновины, размытой почвы и руслового песка) позволило определить толщину вторичных отложений. Результаты зондирования толщ осадков использовались для расчетов темпов осадконакопления. Исследования показали, что для всех водохранилищ каскада характерно увеличение темпов седиментации по длине водохранилищ – от места выклинивания подпора к плотине, а также по мере увеличения глубины водоема. Однако максимум отложений (по абсолютной величине) отмечается в прибрежье, так как основное поступление грунтообразующего материала осуществляется за счет абразионных процессов (55–85%). Поэтому на мелководьях накапливается в среднем 45–60% поступающего в водоемы грубодисперсного осадочного материала. Итоги последних грунтовых съемок приведены в таблице 1.13.

Таблица 1.13

Накопление донных отложений в верхневолжских водохранилищах

Водохранилище, период	Число станций	Средняя толщина, см	Объем, км ³	Вес, млн. т
Иваньковское 1937–1990 гг.	333	9.9	0.032	27.5
Угличское 1940–1991 гг.	349	9.8	0.024	18.3
Рыбинское 1941–1992 гг.	1454	11.6	0.526	326.4
Горьковское 1955–1999 гг.	348	9.8	0.154	115.4

В каждом отдельно взятом водохранилище от съемки к съемке идет процесс увеличения объема осадков, но среднегодовое накопление их продолжает оставаться в узких пределах – 1.9–2.3 мм/год и 1.4–1.7 кг/м² (табл. 1.14). На отдельных участках и глубинах эта разница может быть существенной и составлять от 0 (размыв) до 60 мм/год (активная седиментация, обусловленная преобладающими в многолетнем аспекте типами и степенью гидродинамической активности водных масс). Характерным для водохранилищ Верхней Волги является постоянство темпов седиментации или их почти двукратное уменьшение в ходе эксплуатации.

Таблица 1.14

Показатели процесса седиментации по итогам грунтовых съемок (1 и 4)

Водохранилище	Объем отложений, км ³		Среднегодовое накопление,			
			мм		кг/м ²	
	1	4	1	4	1	4
Иваньковское	0.01	0.03	1.8	1.9	1.2	1.6
Угличское	0.01	0.02	3.1	1.9	1.5	1.4
Рыбинское	0.25	0.53	3.9	2.3	2.6	1.4
Горьковское	0.05	0.15	4.9	2.2	4.8	1.7

Примечание. 1-я съемка проведена в период с 1955 по 1962 гг., 4-я - с 1990 по 1999 гг.

Максимальная толщина осадков, зафиксированная в Иваньковском водохранилище, составляет 120, в Угличском – 85, в Рыбинском – 300 и в Горьковском – 96 см (Законнов, 1995; Законнов, Зиминова, 1984б). В целом, темпы седиментации в водохранилищах Верхней Волги низки и исключают проблему их заиления. Уменьшение полного объема водохранилищ за счет накопления донных осадков не превышает 0.07% в год.

Количественная оценка компонентов седиментационных балансов и материалы грунтовых съемок разных лет позволили установить, что формирование ложа дна произошло практически во всех водохранилищах каскада. Изменения в распределении площадей тех или иных донных отложений и темпов седиментации в отдельных водохранилищах носят локальный характер и зависят от гидрометеорологических особенностей периода, предшествующего грунтовой съемке.

6. Гидрохимическая характеристика

Среди факторов, определяющих химические свойства воды в водохранилищах, решающая роль принадлежит поверхностному стоку, за счет которого происходит наполнение и питание водохранилищ. Поверхностный сток талых снеговых вод составляет 60–70% годового притока.

Отличительная особенность вод весеннего поверхностного стока в условиях лесной зоны – малое содержание растворенных минеральных соединений. В бассейне Верхней Волги их концентрация не превышает 100 мг/л; преобладают карбонаты кальция и магния, составляя до 80% суммы солей. Воды весеннего половодья содержат большое количество окрашенного органического вещества гумусовой природы ($C_{орг}$ до 18 мг/л) и имеют соответственно высокую цветность. Поверхностный сток с дерново-подзолистых почв с выраженными признаками заболоченности (что характерно для водосборов северных рек, питающих Рыбинское и Горьковское водохранилища) беден минеральными соединениями азота и фосфора и значительно обогащен железом (табл. 1.15). Содержание перечисленных компонентов в весенних водах существенно изменяется по годам и зависит как от водности года, так и от степени хозяйственного освоения площади водосбора.

По сравнению с бассейном северных рек водосбор Волги, сток которого питает Ивановское и Угличское водохранилища и Волжский плес Рыбинского, более освоен в сельскохозяйственном отношении, что способствует развитию эрозионных процессов и увеличению выноса растворенных минеральных соединений и взвешенных веществ.

Максимальное количество взвесей в весеннем стоке Волги выше Ивановского водохранилища приходится на пик половодья (более 30 мг/л). Сумма растворенных минеральных соединений составляет 175–200 мг/л. По сравнению с весенним стоком северных рек повышается содержание всех компонентов солевого состава и биогенных элементов, концентрация органического вещества снижается. Влияние сельскохозяйственных стоков в пределах бассейна главным образом проявляется в увеличении содержания биогенов в волжской воде. Так, в Волге выше г. Твери содержание $N_{общ.}$ в начале половодья достигает 3.7 мг/л (Иларионова и др., 1986). Воды первой фазы половодья транзитом проходят Ивановское водохранилище, заполняя Угличское водохранилище и Волжский плес Рыбинского водохранилища. В Ивановском водохранилище задерживаются воды второй половины половодья с заметно меньшим содержанием биогенных элементов (табл. 1.15).

Таблица 1.15

Химические свойства весеннего стока рек – притоков водохранилищ Верхней Волги (1980–1987 г.)

Ингредиент	Сток северных рек (Суда, Чагодыща, Унжа, Немда)	Сток Волги выше г. Тверь (спад половодья)
ХПК, мгО/л	32–43.0	18.4–27.8
Цветность, град.	87–170	48–70
Ca^{2+} , мг/л	6.9–12.6	28.3–32.6
Mg^{2+} , мг/л	2.3–3.4	7.7–9.5
Na^{+} , мг/л	0.5–2.0	2.6–3.8
K^{+} , мг/л	0.3–1.0	1.4–2.2
HCO_3^{-} , мг/л	29.6–42.7	111–118
Cl^{-} , мг/л	0.9–2.6	7.0–11.3
SO_4^{2-} , мг/л	7.9–11.0	8.8–15.0
Σ ионов, мг/л	53.8–71.8	175–188
Азот, мг/л		
NH_4^{+}	0.03–0.07	0.02–0.09
NO_2	0.003–0.006	0.000–0.008
NO_3	0.09–0.15	0.40–0.85
$N_{общ.}$	0.79–1.0	1.21–1.38
Фосфор, мг/л		
PO_4^{3-}	0.012–0.019	0.015–0.028
$P_{общ.}$	0.045–0.055	0.051–0.059
Кремний, мг/л	2.1–3.7	1.6–1.8
$Fe_{общ.}$, мг/л	0.91–1.60	0.27–0.51

Более полное представление о влиянии окультуренности почв волжского водосбора на весенний сток биогенов дают данные, охватывающие все фазы половодья. Так, в среднем за 80-е годы концентрация $N_{общ.}$ и $P_{общ.}$ в весеннем поверхностном стоке Волги составила 2.09 и 0.10 мг/л, тогда как в весеннем стоке северных рек – 0.98 и 0.056 мг/л соответственно (Разгулин, 1985).

Итак, расположение водосбора в лесной зоне обусловило общность ряда показателей химического состава поверхностного стока – основы водного питания водохранилищ Верхней Волги. Дальнейшая трансформация химических свойств воды в водохранилищах зависит от биохимических процессов в условиях замедленного

водообмена и абиотических факторов, среди которых к важнейшим следует отнести особенности морфометрии, гидрологического режима и влияние локальных источников загрязнения, расположенных на береговой полосе водохранилищ.

Прозрачность. Мелководность и интенсивный водообмен в Ивановском и Угличском водохранилищах, большая площадь водного зеркала Рыбинского и озерного плеса Горьковского водохранилищ способствуют размыву берегов и частому взмучиванию донных отложений при ветровом волнении. В результате в период вегетации прозрачность воды во всех водохранилищах в среднем не превышает 150 см (табл. 1.16). В Ивановском водохранилище ее значения изменяются в 2–3 раза, особенно велики колебания в мелководном Шошинском плесе. В Угличском водохранилище – водоеме руслового типа, прозрачность воды изменяется меньше. В Главном плесе Рыбинского водохранилища, составляющем его большую часть, значения прозрачности максимальны (в среднем 145 см). Здесь в результате замедленного водообмена наиболее отчетливо проявляется отстойный эффект: весной содержание взвешенных веществ в этом плесе примерно на порядок ниже по сравнению с незарегулированным речным стоком. Седиментация взвесей несколько замедляется под влиянием ветровых и стоковых течений. Сравнительно низкая прозрачность воды верхневолжских водохранилищ, преимущественно обусловленная терригенной взвесью и в меньшей степени – фитопланктоном, является характерным признаком, отличающим их от крупных глубоководных озер и водохранилищ.

Таблица 1.16

Прозрачность воды в водохранилищах Верхней Волги в период вегетации (май–октябрь 1980–1990 гг.)

Водохранилище, плес	Прозрачность по диску Секки, см		Взвесь, мг/л	
	число проб	<u>пределы изменений</u> среднее	число проб	<u>пределы изменений</u> среднее
Ивановское				
Волжский	21	<u>70–180</u> 105	15	<u>3.1–23.5</u> 11.0
Шошинский	12	<u>50–165</u> 90	7	<u>13.2–19.5</u> 16.9
Иваньковский	20	<u>75–185</u> 115	12	<u>4.5–15.5</u> 9.6
Угличское				
Верхний	9	<u>90–155</u> 127	5	<u>2.5–8.2</u> 6.2
Приплотинный	9	<u>100–190</u> 140	5	<u>6.0–8.2</u> 7.1
Рыбинское				
Волжский	15	<u>85–155</u> 119	16	<u>4.8–43.6</u> 10.0
Моложский	9	<u>85–145</u> 116	–	–
Шекснинский	19	<u>50–140</u> 90	23	<u>7.2–24.7</u> 11.6
Главный	16	<u>105–190</u> 145	13	<u>3.2–25.5</u> 7.9
Горьковское				
Волжский	22	<u>70–135</u> 100	22	<u>4.4–19.0</u> 11.7
Озерный	15	<u>75–100</u> 99	14	<u>4.3–14.0</u> 8.7

Органическое вещество. Для всех водохранилищ Верхней Волги характерно высокое содержание окрашенного органического вещества (ОВ) гумусовой природы (табл. 1.17), что в основном определяется природными свойствами водосбора. Межгодовые и сезонные колебания цветности и содержания $C_{орг}$ в значительной степени зависят от водности года.

В Ивановском и Угличском водохранилищах при нормальном распределении водного стока Волги максимальные величины цветности и ХПК приходятся на весенний период (см. табл. 1.17, верхний предел). От весны к осени по мере увеличения роли грунтового питания цветность воды снижается примерно на 30–40%. Летом снижение цветности происходит в результате распада растворенного органического вещества под воздействием ультрафиолета, микробных процессов и седиментации. В этот период увеличивается содержание легкоусвояемого органического вещества (см. табл. 1.17, верхний предел БПК₅). В Ивановском водохранилище наибольшее повышение автохтонной органики имеет место в обширном мелководном Шошинском плесе

(см. табл. 1.17), а также в некоторых заливах приплотинного плеса и на многих участках литоральной зоны. Однако в силу малой проточности эти воды оказывают небольшое влияние на содержание органического вещества в основной русловой части водохранилища. В среднем многолетнем балансе органического вещества продукция фитопланктона и высшей водной растительности в Ивановском водохранилище составляет 36%, в Угличском – 17% от годового прихода (Законнов, Зиминова, 1984а).

Таблица 1.17

**Показатели содержания органического вещества в водохранилищах Верхней Волги
в период вегетации (май–октябрь 1980–1990 гг.)**

Водохранилище, плес	Цветность,		ХПК, мг О/л		С _{орг.} , мг/л		БПК ₅ , мг О/л		ПО, мг О/л	
	число проб	<u>пределы</u> среднее	число проб	<u>пределы</u> среднее	число проб	<u>пределы</u> среднее	число проб	<u>пределы</u> среднее	число проб	<u>пределы</u> среднее
Иваньковское										
Волжский	27	<u>32–120</u> 65	19	<u>14.3–49.6</u> 27.4	19	<u>5.4–18.6</u> 10.3	15	<u>0.53–3.30</u> 1.63	12	<u>11.3–19.8</u> 14.5
Шошинский	18	<u>40–135</u> 82	10	<u>19.5–60.5</u> 36.7	10	<u>7.9–22.7</u> 13.6	6	<u>2.96–5.12</u> 4.02	8	<u>9.8–22.0</u> 13.9
Иваньковский	30	<u>35–140</u> 71	15	<u>14.1–47.5</u> 28.4	15	<u>5.3–17.8</u> 10.6	12	<u>0.64–2.36</u> 1.54	14	<u>7.4–20.2</u> 14.0
Угличское										
Верхний	12	<u>45–116</u> 68	6	<u>20.1–45.5</u> 31.2	6	<u>7.1–17.1</u> 11.7	5	<u>0.46–2.31</u> 1.44	7	<u>10.6–20.1</u> 14.5
Приплотинный	15	<u>45–110</u> 67	6	<u>19.3–50.8</u> 31.9	6	<u>7.2–19.0</u> 11.9	5	<u>0.55–2.86</u> 1.44	7	<u>8.9–17.1</u> 13.1
Рыбинское										
Волжский	28	<u>33–73</u> 51	52	<u>20.1–40.2</u> 29.9	16	<u>7.5–15.0</u> 10.9	41	<u>0.47–6.37</u> 2.72	7	<u>8.3–17.3</u> 13.3
Моложский	13	<u>47–120</u> 71	21	<u>22.7–61.9</u> 35.0	11	<u>9.3–23.2</u> 11.7	–	–	–	–
Шекснинский	40	<u>30–145</u> 69	21	<u>21.2–36.3</u> 30.2	9	<u>10.3–13.6</u> 11.5	20	<u>0.60–5.72</u> 1.72	–	–
Главный	23	<u>32–68</u> 52	84	<u>17.2–41.7</u> 30.0	13	<u>7.5–12.3</u> 10.2	42	<u>0.08–4.80</u> 2.13	3	<u>8.5–11.8</u> 10.4
Горьковское										
Речной	22	<u>40–75</u> 60	188	<u>16.6–50.4</u> 29.5	188	<u>6.2–18.9</u> 11.1	184	<u>0.14–6.76</u> 2.09	22	<u>8.6–16.0</u> 12.1
Озерный	43	<u>34–188</u> 81	49	<u>11.1–64.5</u> 36.1	49	<u>4.2–24.2</u> 13.5	53	<u>0.50–5.92</u> 2.38	16	<u>12.0–17.8</u> 15.5

Примечание. Таблица составлена по материалам лаборатории гидрохимии ИБВВ РАН и ряда работ (Бикбулатов, Бикбулатова, 1993; Былинкина и др., 1993; Былинкина, Трифонова, 1982, 1987; Ежегодные данные ..., 1985–1986; Минеева, 1993). ПО – перманганатная окисляемость. В Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах С_{орг.} определяли расчетным методом по бихроматной окисляемости.

Увеличение содержания органического вещества в результате сброса сточных вод г. Твери, расположенного в верховьях Ивановского водохранилища, обнаружить не удастся. Это связано как с большим разбавлением стоков, так и с относительно невысоким содержанием в них органического вещества (Былинкина и др., 1993). То же относится и к менее крупному локальному источнику – г. Конаково с находящейся в его пределах теплоэлектростанцией.

На берегах Угличского водохранилища нет крупных городов. Объем сточных вод малых городов (Кимры, Калязин) незначителен. Некоторые притоки водохранилища подвержены значительному антропогенному воздействию (рр. Дубна и Кашинка). В их водах преобладает органическое вещество с повышенным содержанием легкоусвояемых соединений (Былинкина, Трифонова, 1987). Однако в период вегетации вследствие небольших расходов воды их влияние носит локальный характер.

Характер питания и особенности морфометрии Рыбинского водохранилища определяют пространственную и сезонную неоднородность содержания органического вещества в его водных массах. Весной Моложский плес заполняют талые воды р. Мологи, сток которой не зарегулирован. Этим объясняется высокая цветность и наиболее высокий по сравнению с другими плесами максимум содержания суммарного органического вещества (см. табл. 1.17). Высокие концентрации ОВ и цветности воды наблюдаются и в Шекснинском плесе, несмотря на обедненный ОВ зарегулированный сток Шексны. Пополнение этого плеса природным водным гумусом происходит за счет крупных (р. Суда) и малых правобережных притоков, водосборы которых отличаются высокой заболоченностью и лесистостью. На таком высоком природном уровне содержания ОВ влияние сточных вод г. Череповца, расположенного в верхней части плеса, обнаружить по суммарным показателям не представляется

возможным (табл. 1.18). Однако вследствие сброса промышленных стоков в малые притоки (рр. Ягорба и Кошта) в устьях данных рек в пределах города наблюдается увеличение количества взвесей и более высокие значения БПК₅.

Таблица 1.18

Некоторые показатели качества воды Шекснинского плеса (продольный разрез, 1987 г.)

Район наблюдений	Май		Июль			Октябрь		
	Взвесь, мг/л	Цветность, град.	Взвесь, мг/л	Цветность, град.	БПК ₅ , мг О/л	Взвесь, мг/л	Цветность, град.	БПК ₅ , мг О/л
Выше г. Череповца	10.3	45	13.3	53	1.27	6.0	47	0.66
Устье р. Ягорбы	11.0	45	14.3	—	2.85	9.8	53	2.26
Залив в устье р. Кошты	15.1	30	15.6	55	0.76	14.0	45	1.13
Расширение в устье р. Суды	8.0	112	10.8	100	1.65	7.0	70	0.94
р. Суды, до моста	6.9	110	8.1	145	1.22	5.2	80	0.57
Каргач	9.2	98	11.1	99	1.52	8.8	80	0.88
Любец	10.5	90	10.1	95	2.00	9.2	83	0.88
Васильево	9.1	55	8.2	85	1.68	8.5	80	0.79
Мякса	7.2	55	9.1	87	2.46	8.8	75	0.76
Средний Двор (Главный плес)	4.2	32	6.6	—	1.16	11.3	65	1.00

Волжский плес относится к наиболее проточным участкам водохранилища. В связи с этим содержание ОВ существенно зависит от водности года. В многоводный год здесь задерживаются трансформированные весенние воды с относительно высоким содержанием ОВ, но меньшей цветностью, чем в выше расположенном водохранилище (см. табл. 1.17). В летне-осенний период показатели содержания ОВ близки к таковым в Угличском водохранилище.

Влияние замедленного водообмена отчетливо отражается на качестве воды Главного плеса. Весной здесь присутствуют зимние малоцветные воды с очень низким содержанием легкоусвояемого ОВ (см. табл. 1.17, нижний предел БПК₅). Затем они постепенно смешиваются с весенними цветными водами, поступающими из речных плесов. Летом во всех плесах, особенно на мелководных участках, защищенных от волнобоя, в результате обильного развития фитопланктона значительно увеличивается содержание легкоусвояемой органики (см. табл. 1.17, верхний предел БПК₅). Соответственно меняется соотношение количества труднодоступного аллохтонного ОВ гумусовой природы и легко усвояемого ОВ, синтезируемого в водоеме. В балансе органического вещества эти статьи составляли 54 и 34% от годового поступления (Законнов, Зиминова, 1984а). Годовая продукция фитопланктона существенно меняется по годам (Романенко, 1984). В отдельные годы она может превышать поступление органического вещества с речным стоком (Бикбулатова, 1993).

Особенности гидрологического режима, а также расположение крупных городов в верхнем речном плесе обуславливают неоднородность химического состава водных масс речной и озерной частей Горьковского водохранилища. Различия наиболее отчетливо проявляются весной, когда крупные незарегулированные реки, впадающие в озерный плес, несут окрашенные воды, обогащенные гумусовым ОВ (см. табл. 1.17, верхний предел). В Волжский плес в это время поступают зимние воды из Рыбинского водохранилища с относительно малой цветностью и низким содержанием ОВ (табл. 1.17, нижний предел). Летом различия по содержанию суммы ОВ (ХПК) между речным и озерным плесами сглаживаются, но концентрации легкоусвояемой органики (БПК₅) значительно выше в озерном плесе в результате обильного развития здесь организмов фитопланктона.

В речном плесе, наиболее подверженном антропогенному воздействию, высокие значения БПК₅, превышающие санитарную норму, наблюдаются в местах выпуска сточных вод у городов Рыбинска, Тутаева, Ярославля. Однако в основной водной массе плеса в результате сильного разбавления стоков волжской водой (не менее чем в 100 раз) величины БПК₅ не превышают 2 мг О₂/л (табл. 1.19). Эти данные хорошо согласуются с результатами обследования водохранилищ Верхней Волги, проведенного летом 1996 и 1997 гг. (Лукияненко, 1998).

Таблица 1.19

Некоторые показатели качества воды речной части Горьковского водохранилища в летний период

Район наблюдений	Взвесь, мг/л	Цветность, град.	ХПК, мг О/л	С _{орг.} , мг/л	БПК ₅ , мг О/л
Нижний бьеф Рыбинской ГЭС	4.4	45	30.7	11.5	1.92
Залив в устье р. Черемухи	10.2	115	47.5	17.8	3.88
20 км ниже г. Рыбинска	5.8	50	39.3	14.7	1.17
23 км ниже г. Ярославля	10.6	55	29.2	10.9	1.24
20 км ниже г. Костромы	9.8	65	28.3	10.6	1.59
Залив в устье р. Шачи	12.4	60	64.4	24.2	2.31
20 км ниже г. Кинешмы	7.5	50	24.4	9.2	2.22

Солевой состав. Общность условий водного питания определяет однородность солевого состава водохранилищ Верхней Волги. Преобладают бикарбонаты кальция – около 70% мг-экв. (табл. 1.20).

Т а б л и ц а 1.20

Солевой состав (мг/л) вод водохранилищ Верхней Волги в период вегетации (май–октябрь 1980–1990 гг.)

Водохранилище, плес	Число проб	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Σ ионов
Иваньковское									
Волжский	23	<u>26.0–49.3</u> 35.6 (31.6)	<u>6.3–12.9</u> 8.4 (12.3)	<u>3.0–8.2</u> 6.6 (5.0)	<u>1.5–3.3</u> 2.2 (1.1)	<u>97.6–151.4</u> 127 (37.8)	<u>5.0–14.2</u> 8.8 (4.5)	<u>13.0–35.5</u> 20.2 (7.6)	<u>164–225</u> 211
Шошинский	11	<u>28.1–55.2</u> 39.9 (31.8)	<u>6.3–13.4</u> 10.4 (13.7)	<u>2.6–7.2</u> 4.9 (3.4)	<u>1.9–3.3</u> 2.8 (1.2)	<u>100–190.3</u> 150 (39.2)	<u>6.7–18.8</u> 10.1 (4.6)	<u>6.4–39.9</u> 18.4 (6.1)	<u>188–304</u> 236
Иваньковский	20	<u>27.2–44.1</u> 33.2 (31.6)	<u>6.0–13.5</u> 8.5 (13.4)	<u>2.6–8.2</u> 5.8 (4.8)	<u>1.7–2.8</u> 2.3 (0.6)	<u>92.1–146.4</u> 119 (37.4)	<u>6.3–13.1</u> 8.9 (4.8)	<u>11.7–25.4</u> 18.5 (7.4)	<u>127–238</u> 193
Угличское									
Верхний	21	<u>20.7–43.7</u> 33.0 (31.5)	<u>4.6–11.3</u> 7.8 (12.7)	<u>2.6–9.2</u> 6.1 (4.6)	<u>2.1–6.0</u> 3.0 (1.3)	<u>86.6–160</u> 131 (37.5)	<u>6.0–16.0</u> 8.9 (7.6)	<u>7.8–21.5</u> 18.2 (4.9)	<u>142–252</u> 209
Приплотинный	21	<u>22.5–42.5</u> 31.5 (31.2)	<u>5.0–10.4</u> 7.5 (12.9)	<u>2.6–8.3</u> 7.2 (4.7)	<u>1.8–4.2</u> 3.8 (1.2)	<u>80.5–157</u> 127 (38.4)	<u>6.0–16.0</u> 8.9 (6.5)	<u>9.9–28.2</u> 16.5 (5.1)	<u>141–250</u> 205
Рыбинское									
Волжский	21	<u>21.3–41.7</u> 31.2 (29.0)	<u>4.3–11.2</u> 7.5 (11.6)	<u>4.0–21.2</u> 12.5 (9.4)		<u>75.6–165</u> 125 (39.4)	<u>2.7–16.0</u> 8.3 (4.4)	<u>11.6–22.0</u> 15.6 (6.1)	<u>126–260.7</u> 201
Моложский	13	<u>13.1–45.1</u> 27.0 (30.4)	<u>3.7–12.4</u> 6.5 (11.8)	<u>3.2–16.2</u> 8.6 (7.7)		<u>73.2–155</u> 109 (40.6)	<u>2.0–6.8</u> 4.1 (2.7)	<u>6.8–22.2</u> 13.8 (6.6)	<u>99–240</u> 170
Шекснинский	15	<u>15.1–29.6</u> 20.6 (29.0)	<u>3.4–9.0</u> 5.5 (12.8)	<u>2.5–9.8</u> 7.5 (7.7)		<u>53.7–109</u> 81.3 (37.4)	<u>1.3–5.4</u> 3.3 (2.5)	<u>9.0–27.0</u> 17.5 (10.1)	<u>98–181</u> 137
Главный	60	<u>14.1–39.1</u> 25.7 (28.1)	<u>3.3–10.6</u> 6.7 (11.8)	<u>2.0–22.5</u> 12.8 (10.1)		<u>67.7–160</u> 109 (39.0)	<u>2.9–10.6</u> 6.1 (3.7)	<u>7.7–26.4</u> 15.8 (7.2)	<u>132–272</u> 180
Горьковское									
Речной	74	<u>11.6–41.6</u> 26.1 (28.1)	<u>4.3–14.0</u> 7.1 (12.6)	<u>4.8–25.0</u> 10.5 (9.1)		<u>58.0–171</u> 107 (36.9)	<u>3.8–20.1</u> 7.1 (4.2)	<u>10.9–36.4</u> 20.0 (8.9)	<u>107–279</u> 179
Озерный	41	<u>6.4–30.9</u> 19.0 (26.8)	<u>2.7–10.8</u> 6.2 (14.4)	<u>2.0–21.5</u> 7.7 (8.7)		<u>24.4–116</u> 77.5 (35.1)	<u>2.3–8.0</u> 5.2 (4.1)	<u>6.7–35.8</u> 18.8 (10.8)	<u>46.4–203</u> 134

Примечание. Таблица содержит преимущественно данные 1981–1982 и 1984–1985 гг. и составлена по материалам работ: Былинкина и др., 1993; Былинкина, Трифонова, 1982, 1987; Ежегодные данные ..., 1985–1986; Разгулин, 1985. Над чертой – пределы значений, под чертой – среднее, в скобках – % мг-экв. Для Рыбинского и Горьковского водохранилищ приведены суммарные данные по содержанию ионов Na⁺ и K⁺.

Содержание растворенных солей и их состав в Иваньковском водохранилище весной аналогичны стоку Волги на незарегулированном участке. Увеличение минерализации наблюдается от весны к зиме за счет усиления роли грунтового питания. Зимой сумма солей изменяется в пределах 300–400 мг/л.

Влияние сточных вод г. Твери на солевой состав проявляется в основном в меженный период, когда резко снижается объем речного стока. Сумма ионов в городских сточных водах составляет в среднем 1.4 г/л, что в 5–6 раз превышает минерализацию волжских вод. Среди макрокомпонентов солевого состава в большом количестве содержатся щелочные металлы и анионы сильных кислот, особенно серной кислоты (Былинкина и др., 1993). Выполненные летом 1990 г. наблюдения и расчеты, учитывающие разбавление сточных вод, показали, что по сравнению с речной водой выше города содержание сульфатов в пункте полного смешения увеличилось с 10.1 до 19 мг/л, натрия – с 4.0 до 7.7 мг/л. Расчетные концентрации хорошо совпали с наблюдаемыми.

Сточные воды г. Конакова, объем которых примерно в 10 раз меньше стоков г. Твери, вследствие интенсивного разбавления не вызывают изменений солевого состава основного волжского потока.

В период открытой воды Иваньковский плес по сумме солей почти не отличается от Волжского, ближе к плотине наблюдается незначительное снижение сульфатов и натрия. То же происходит и в расположенном ниже Угличском водохранилище и Волжском плесе Рыбинского (см. табл. 1.20). Однако концентрация этих ионов находится на более высоком уровне по сравнению с волжской водой выше г. Твери.

Состав главных ионов и сезонные их изменения в Угличском водохранилище такие же, как и в Иваньковском (см. табл. 1.20). Сумма солей повышается от весны к осени. В период половодья вклад боковых притоков в водный баланс водохранилища довольно велик. Однако местный сток не вносит изменений в солевой состав, что, по-видимому, обусловлено формированием его на водосборе, аналогичном по своим условиям водосбору Иваньковского водохранилища. Влияние загрязненных притоков (рр. Дубна и Кашинка) носит локальный характер (Былинкина, Трифонова, 1987).

В Волжском плесе Рыбинского водохранилища сезонные изменения суммы солей и их состава идентичны таковым в приплотинном плесе Угличского (табл. 1.20). В Моложском плесе колебания минерализации воды

максимальны. Более широкий диапазон изменений суммы ионов от весны к зиме соответствует естественному повышению роли грунтового питания.

Для центральной части Главного плеса характерны малая амплитуда колебаний минерализации и нарушение обычного хода сезонных изменений. Здесь весной сохраняются зимние воды, отличающиеся относительно высоким содержанием солей, и только в летне-осенний период происходит незначительное их снижение по мере смешения с трансформированными весенними водами речных плесов. Так, в 1980 г. сумма ионов в центре Главного плеса составляла весной, летом, осенью и зимой соответственно 208, 180, 182 и 202 мг/л (Разгулин, 1985).

Для солевого состава Шекснинского плеса характерно более высокое содержание сульфатов по сравнению с другими плесами. Это обусловлено двумя основными факторами: во-первых, природными свойствами р. Шексны, водосбор которой отличается большой заболоченностью и повышенным содержанием гипса в почвообразующих породах (Воронков, 1963), во-вторых – влиянием сточных вод г. Череповца. Данные табл. 1.20 по Шекснинскому плесу представлены главным образом результатами наблюдений в пункте, расположенном в средней части плеса (ст. Мякса, 40 км ниже г. Череповца). Здесь изменение солевого состава под воздействием сточных вод выражено относительно слабо вследствие смешения и большого разбавления чистыми водами, поступающими из Шекснинского водохранилища. Исследования, охватывающие весь Шекснинский плес, наглядно свидетельствуют о повышении концентрации сульфатов за счет городских стоков (табл. 1.21).

Таблица 1.21

Некоторые компоненты солевого состава воды в Шекснинском плесе (август 1997 г.)

Место отбора проб и расстояние от г. Череповца, км	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Na ⁺	K ⁺	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Na ⁺	K ⁺
	мг/л				% мг-экв.			
Выше города	15.1	3.1	2.7	0.0	8.1	2.4	2.4	0.5
Торово (5)	42.4	5.5	3.5	1.8	14.7	2.5	3.3	0.8
Любец (20)	33.7	4.6	4.6	1.3	13.9	2.7	3.1	0.6
Мякса (40)	26.8	3.8	2.0	1.2	13.5	2.7	2.9	0.7

По составу и соотношению ионов Горьковское водохранилище фактически не отличается от расположенных выше водохранилищ. Здесь также преобладают карбонаты кальция (см. табл. 1.20). В речном плесе содержание сульфатов несколько выше, чем в Главном плесе Рыбинского водохранилища. Это обусловлено поступлением большого количества сточных вод городов Рыбинска, Тутаева, Ярославля. В 80-е годы сброс сточных вод только г. Ярославля составлял 300 млн. м³ в год (Авакян и др., 1994). В результате зарегулирования стока Волги минимальный сброс воды через Рыбинский гидроузел осуществляется весной в период заполнения Рыбинского водохранилища. Поэтому разбавление сточных вод в речном плесе Горьковского водохранилища в апреле–мае несколько ниже, чем в другое время года. Весной в маловодные годы тенденция к повышению содержания сульфатов довольно отчетливо прослеживается ниже крупных городов (табл. 1.22).

Таблица 1.22

Содержание сульфатов в речном плесе Горьковского водохранилища

Место отбора проб	Май 1981 г.		Май 1982 г.	
	мг/л	% мг-экв	мг/л	% мг-экв
Нижний бьеф Рыбинской ГЭС	14.1	6.9	15.4	6.2
Ниже г. Рыбинска	13.7	6.8	17.8	7.0
Ниже г. Тутаева	15.4	7.0	24.1	8.9
Ниже г. Ярославля	16.9	7.4	35.9	11.6

Примечание. Средние расходы воды в створе Рыбинской ГЭС весной в 1981 и 1982 гг. – 755 и 403 м³/с соответственно.

Летом влияние сточных вод установить не удастся из-за их высокого разбавления. Солевой состав и минерализация основной водной массы речного плеса почти не отличаются от озерного, на берегах которого отсутствуют большие города.

Для речного плеса Горьковского водохранилища, химические свойства которого определяют воды, поступающие из Рыбинского водохранилища, свойственно смещение календарных сроков прохождения весенних вод с пониженной минерализацией и сглаживание сезонных различий в соотношении и содержании главных ионов. Здесь сумма ионов максимальна весной (см. табл. 1.20, верхний предел).

В озерном плесе, в питании которого роль крупных боковых незарегулированных притоков велика, отчетливо прослеживается весенний минимум (см. табл. 1.20, нижний предел). Летом по мере смешения с волжскими водами и уменьшения в водном балансе местного стока минерализация в озерном плесе увеличивается, достигая максимума зимой.

Биогенные элементы. Для водных масс Ивановского и Угличского водохранилищ характерен относительно высокий уровень содержания азота и фосфора (табл. 1.23), что обусловлено влиянием антропогенных факторов. Весной в водохранилище поступают талые воды с водосбора, значительно освоенного в сельскохо-

зайственным отношении. Среди минеральных форм азота преобладают нитраты, растворенный минеральный фосфор составляет заметную долю от $P_{\text{общ.}}$. Весенние воды второй фазы половодья с относительно небольшим содержанием биогенов задерживаются в водохранилищах примерно до середины лета. В этот период высокие концентрации общего азота и фосфора поддерживаются за счет сброса сточных вод г. Твери и, отчасти, выделения из донных отложений. Сезонные изменения минеральных форм биогенных элементов (БЭ) носят типичный характер. В период интенсивной вегетации, часто при высоком уровне развития фитопланктона, содержание аммонийного и нитратного азота, фосфатного фосфора и кремния минимально (см. табл. 1.23, нижний предел). По мере отмирания фитопланктона их концентрации увеличиваются.

Т а б л и ц а 1.23

**Содержание биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги
в период вегетации (май–октябрь 1980–1990 гг.)**

Водохранилище, плес	Число проб	NH_4^+ , мг N/л	NO_2^- , мг N/л	NO_3^- , мг N/л	$N_{\text{общ.}}$, мг N/л	PO_4^{3-} , мкг P/л	$P_{\text{общ.}}$, мкг P/л	Si, мг/л	$\text{Fe}_{\text{общ.}}$, мг/л
Иваньковское									
Волжский	22	<u>0.03–0.52</u> 0.20	<u>0.001–0.017</u> 0.009	<u>0.27–1.40</u> 0.55	<u>1.00–2.18</u> 1.49	<u>24–150</u> 69	<u>63–155</u> 95	<u>0.1–2.2</u> 1.42	<u>0.30–1.25</u> 0.54
Шошинский	11	<u>0.01–0.16</u> 0.08	<u>0.001–0.030</u> 0.009	<u>0.01–0.60</u> 0.26	<u>0.85–1.83</u> 1.32	<u>10–49</u> 36	<u>50–126</u> 91	<u>0.2–2.5</u> 1.2	<u>0.31–0.87</u> 0.48
Иваньковский	20	<u>0.01–0.29</u> 0.16	<u>0.003–0.025</u> 0.009	<u>0.16–1.22</u> 0.55	<u>0.91–2.04</u> 1.44	<u>29–87</u> 49	<u>60–104</u> 84	<u>0.1–3.0</u> 1.5	<u>0.19–0.82</u> 0.49
Угличское									
Верхний	20	<u>0.00–0.43</u> 0.18	<u>0.000–0.025</u> 0.013	<u>0.25–1.12</u> 0.52	<u>1.00–3.16</u> 1.63	<u>16–97</u> 52	<u>39–136</u> 81	<u>0.0–3.7</u> 1.4	<u>0.26–0.59</u> 0.40
Приплотинный	21	<u>0.02–0.66</u> 0.24	<u>0.000–0.019</u> 0.008	<u>0.29–1.45</u> 0.54	<u>0.89–2.43</u> 1.55	<u>0–85</u> 46	<u>15–125</u> 68	<u>0.3–3.0</u> 2.0	<u>0.22–0.46</u> 0.31
Рыбинское									
Волжский	30	<u>0.00–0.50</u> 0.23	<u>0.001–0.025</u> 0.009	<u>0.14–1.26</u> 0.43	<u>0.87–2.60</u> 1.50	<u>0–88</u> 35	<u>16–120</u> 70	<u>0.2–2.5</u> 1.0	<u>0.20–0.65</u> 0.50
Моложский	38	<u>0.00–0.64</u> 0.15	<u>0.000–0.003</u> 0.001	<u>0.000–0.37</u> 0.09	<u>0.43–2.64</u> 1.08	<u>0–66</u> 14	<u>10–93</u> 45	<u>0.2–5.4</u> 1.4	<u>0.23–0.72</u> 0.44
Шекснинский	27	<u>0.07–1.00</u> 0.34	<u>0.000–0.022</u> 0.007	<u>0.02–0.74</u> 0.24	<u>0.83–3.00</u> 1.42	<u>0–106</u> 26	<u>14–137</u> 55	<u>0.0–1.7</u> 0.6	<u>0.20–2.15</u> 0.60
Главный	123	<u>0.00–0.54</u> 0.09	<u>0.000–0.046</u> 0.006	<u>0.02–0.85</u> 0.36	<u>0.52–2.54</u> 1.11	<u>0–80</u> 19	<u>14–128</u> 54	<u>0.0–8.0</u> 1.2	<u>0.11–1.25</u> 0.41
Горьковское									
Речной	137	<u>0.00–0.89</u> 0.34	<u>0.000–0.129</u> 0.013	<u>0.00–0.76</u> 0.28	<u>0.49–4.76</u> 1.38	<u>0–74</u> 12	<u>11–350</u> 69	<u>0.0–3.8</u> 0.8	<u>0.14–0.82</u> 0.44
Озерный	67	<u>0.02–0.78</u> 0.36	<u>0.000–0.090</u> 0.008	<u>0.00–0.93</u> 0.18	<u>0.40–1.95</u> 0.96	<u>0–75</u> 12	<u>18–100</u> 53	<u>0.0–4.0</u> 0.8	<u>0.20–0.70</u> 0.40

Примечание. Таблица составлена по материалам лаборатории гидрохимии ИБВВ РАН и ряда работ (Бикбулатов, Бикбулатова, 1993; Былинкина, 1993; Былинкина, Трифонова, 1982, 1987; Ежегодные данные ..., 1985–1986; Разгулин, 1985).

В соответствии с высокой обеспеченностью биогенами Иваньковское водохранилище относится к эвтрофным водоемам. Главная приходная статья в балансе азота и фосфора в Иваньковском водохранилище – речной сток – около 70% от суммарного годового поступления, приход $N_{\text{общ.}}$ и $P_{\text{общ.}}$ со сточными водами составляет 16 и 12% соответственно (Законнов, Зиминова, 1984а). Исходя из этих данных, основным путем к снижению процесса эвтрофирования представляется проведение мероприятий на водосборе, ограничивающих смыв БЭ. Однако биогенный сток с водосборной площади (41 тыс. км²) обусловлен как природными, так и антропогенными факторами. Различие БЭ в речном стоке Волги и стоке северных рек, водосбор которых расположен в той же ландшафтной зоне и сохранил природный облик, позволило ориентировочно оценить антропогенную прибавку за счет окультуренности почв и освоенности волжского водосбора. Так, в 80-е годы в створе Угличской ГЭС дополнительная аграрная нагрузка азота и фосфора составила соответственно 38 и 36% от годового поступления с речным стоком. Сброс городских сточных вод г. Твери существенно увеличивает антропогенный вклад биогенов (табл. 1.24).

Таким образом, выполненные расчеты показывают, что среди внешних антропогенных источников, сброс биогенов из которых поддается учету и регулированию, роль городских стоков весьма значительна. Следует отметить, что азот и фосфор в сточных водах в основном представлен доступными минеральными формами (Былинкина и др., 1993), и соотношение $N_{\text{мин.}}/P_{\text{мин.}}$ в них благоприятно для развития фитопланктона. С поверхностным же стоком большая часть массы азота поступает в виде трудноусвояемых органических соединений, а фосфор преимущественно связан с терригенными частицами – продуктами эрозии почв. Сброс биогенов со

сточными водами охватывает весь период вегетации, тогда как с речным стоком основное количество БЭ поступает весной. Все вышесказанное свидетельствует о том, что наиболее эффективный путь борьбы с эвтрофированием рассматриваемых водохранилищ – это применение методов доочистки стоков от азота и, особенно, фосфора на очистных сооружениях г. Твери.

Таблица 1.24

Суммарный годовой приход биогенных элементов из внешних источников в Ивановское водохранилище

Источник	N _{общ.} , тыс. т N/год	%	P _{общ.} , т P/год	%	N/P
Речной сток	9.98	51	524	49	19
Аграрная прибавка в речном стоке	6.20	32	299	28	21
Сточные воды г. Твери	3.36	17	248	23	13

Различия в источниках питания и условиях формирования водных масс Рыбинского водохранилища определяют уровень содержания и сезонные изменения концентраций БЭ в его плесах. Характер площади водосбора и незарегулированный сток р. Мологи обуславливают относительную бедность биогенами Моложского плеса и значительные колебания их концентрации в течение года. Кратковременный максимум N, P и Si наблюдается весной, а низкие концентрации, особенно минеральных форм, – в период межени. Из минеральных форм азота преобладает аммонийный азот (см. табл. 1.23).

В Волжском плесе весенний максимум довольно продолжителен, сравнительно высокие концентрации БЭ сохраняются в течение всего периода вегетации. Большую часть соединений азота и фосфора составляют минеральные формы, среди форм азота преобладают нитраты. В Главном плесе весной в силу замедленного водообмена присутствуют зимние воды – в основном бедный биогенами меженный сток северных рек. Постепенное продвижение весенних трансформированных вод из плесов водохранилища не вызывает заметного изменения концентраций. В основной водной массе Главного плеса содержание общего азота составляет около 1 мг/л, общего фосфора – 0.050 мг/л. Летом под воздействием фотосинтетических процессов резко снижается содержание минеральных форм азота и фосфатного фосфора. Высокие концентрации кремния (4–6 мг/л), наблюдаемые весной, в летний период снижаются до десятых долей мг в литре. Заметные колебания содержания БЭ в летне-осенний период обусловлены также частым взмучиванием донных отложений в результате ветровых и стоковых течений.

На формирование режима азота и фосфора в Шекснинском плесе главным образом оказывают влияние два фактора – зарегулированный сток Шексны с низким содержанием биогенов и сброс промышленных и бытовых вод г. Череповца. В основном влияние сточных вод проявляется в местах выпуска стоков и на расстоянии 5–8 км ниже города, до впадения р. Суды, сток которой удваивает расходы воды (табл. 1.25). Однако в маловодные годы высокие концентрации БЭ могут наблюдаться на расстоянии 40 км ниже г. Череповца (Былинкина, 1993), а в период зимней межени – даже на станциях Главного плеса, прилегающих к затопленному руслу р. Шексны. По данным С.М. Разгулина (1985), годовой сброс общего азота со сточными водами г. Череповца почти в 2 раза превышает, а сброс фосфора соизмерим с количеством, поступающим с шекснинскими водами.

Таблица 1.25

Содержание биогенных элементов (мг/л) в воде Шекснинского плеса

Район наблюдений	Июль 1987 г.				Октябрь 1987 г.				Август 1997 г.	
	N _{общ.}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	P _{общ.}	N _{общ.}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	P _{общ.}	N _{общ.}	P _{общ.}
Выше г. Череповца	0.62	0.09	0.02	0.046	–	–	–	–	0.63	0.060
Устье р. Ягорбы	2.42	0.30	0.74	–	1.90	0.54	0.40	0.096	–	–
Залив в устье р. Кошты	0.93	0.16	0.06	0.088	1.72	0.56	0.13	0.106	–	–
Расширение в устье р. Суды	1.02	–	–	0.082	0.83	0.19	0.22	0.078	0.83	0.124
р. Суды	0.91	0.22	0.24	0.049	0.75	0.08	0.35	0.038	–	–
Каргач	1.03	0.12	0.22	0.078	0.83	0.19	0.22	0.078	–	–
Любец	0.93	0.12	0.24	0.068	0.93	0.15	0.24	0.050	0.66	0.063
Васильево	0.90	–	–	0.044	0.87	0.11	0.38	0.057	–	–
Мякса	0.96	0.08	0.23	0.046	1.00	0.07	0.40	0.048	0.95	0.044
Средний Двор (Главный плес)	0.87	–	–	0.040	0.83	0.04	0.17	0.042	0.68	0.040

Для Рыбинского водохранилища также выполнена оценка антропогенной нагрузки БЭ от внешних источников – речного стока и городских сточных вод (табл. 1.26). Аграрная прибавка, обусловленная большей освоенностью волжского водосбора, рассчитывалась для Волжского плеса по той же методике, что и для выше расположенных водохранилищ. Она составила для азота примерно 15% и для фосфора 13% от годового поступления из внешних источников, поддающихся регулированию. Сброс сточных вод Твери и Череповца увеличивает антропогенную нагрузку до 30% как для азота, так и для фосфора.

Таблица 1.26

Суммарный годовой приход биогенных элементов из внешних источников в Рыбинское водохранилище

Источник	N _{общ.} , тыс. т N/год	%	P _{общ.} , т P/год	%	N/P
Речной сток	33.60	69.3	1842	66.2	18
Аграрная прибавка в речном стоке	7.39	15.3	357	12.8	21
Сточные воды Твери и Череповца	7.46	15.4	584	21.0	13

В годовом балансе азота в Рыбинском водохранилище речной сток остается главной приходной составляющей – 60-70%, в балансе фосфора приход по этой статье снижается до 38% от суммарного поступления, примерно такую же величину дает вклад от абразионных процессов – размыва берегов, ложа и торфяных сплавин (Законнов, Зимина, 1984а; Разгулин, 1985). Взвесь, образующаяся при размыве, состоит из промытых почвенных частиц, песка и глины, т.е. из минеральных соединений недоступных для водных организмов. Содержание N и P в них составляет в среднем 0.2 и 0.05% сухого веса (Разгулин, 1985) и характеризуется узким интервалом значений N_{общ.}/P_{общ.}. В результате в годовом суммарном приходе биогенов соотношение N/P снижается до 11–12 и дает неправильное представление о поступлении доступных соединений азота и фосфора и их соотношении. Это следует учитывать при определении нагрузки БЭ как фактора эвтрофирования.

Режим азота и фосфора в речном плесе Горьковского водохранилища в основном формируют обедненные биогенами воды, поступающие из Рыбинского водохранилища, а также сточные воды крупных городов. Влияние последних наиболее отчетливо проявляется весной, когда разбавление стоков снижается вследствие малого сброса воды через Рыбинский гидроузел (см. табл. 1.23, верхний предел); среди соединений азота преобладают минеральные формы, в значительных количествах содержится фосфатный фосфор. В это время при благоприятных погодных условиях здесь может иметь место массовое развитие диатомовых водорослей. Летом при увеличении кратности разбавления стоков наблюдается слабая тенденция к повышению концентраций азота и фосфора ниже крупных городов (табл. 1.27).

Таблица 1.27

Содержание азота (мг N/л) и фосфора (мкг P/л) в воде Горьковского водохранилища в летний период

Район наблюдений; расстояние от города (км)	Июль 1982 г.					Август 1997 г.	
	N _{общ.}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	P _{общ.}	PO ₄ ³⁻	N _{общ.}	P _{общ.}
Речной плес:							
Нижний бьеф Рыбинской ГЭС	1.01	0.06	0.48	45	10	0.71	40
Ниже г. Рыбинска (20)	1.05	0.12	0.54	53	16	0.92	48
Ниже г. Ярославля (23)	1.21	0.12	0.60	68	41	0.84	50
Ниже г. Костромы (20)	1.27	0.15	0.44	74	40	0.95	54
Ниже г. Волгореченска (20)	1.36	0.19	0.48	88	47		
Ниже г. Кинешмы (20)	1.40	0.12	0.56	98	24	0.86	60
Озерный плес:							
с. Сокольское	0.81	0.07	0.19	51	13	1.01	70
г. Пучеж	1.12	0.04	0.10	32	4	–	–
г. Чкаловск, ближе к левому берегу	0.74	0.06	0.11	42	5	–	–
г. Чкаловск, ближе к правому берегу	1.16	0.07	0.15	67	4	–	–

Весной в озерном плесе более низкий уровень содержания БЭ обусловлен влиянием крупных боковых притоков, незарегулированный сток которых беден азотом и фосфором в силу малой освоенности водосбора. Летом различия между речным и озерным плесами по содержанию N_{общ.} и P_{общ.} сглаживаются. Однако в озерном плесе, в отличие от речного, заметно преобладают органические соединения азота и фосфора взвесей. В разгар вегетации количество минеральных форм азота и фосфора часто снижается здесь до аналитического нуля. Развитие водорослей носит характер «цветения», в поверхностном слое воды константа скорости оборота PO₄, установленная с применением изотопа ³²P, достигает 2–3 ч⁻¹ (Былинкина, 1989), дефицит фосфатов в условиях отсутствия внешних источников пополняется за счет ферментативного гидролиза фосфорорганических соединений (Трифорова, 1990).

Кислородный режим. Зарегулирование стока Верхней Волги в целом положительно сказалось на кислородном режиме. Содержание растворенного кислорода в водной массе водохранилищ остается на уровне, благоприятном для существования и развития водных организмов. В период открытой воды концентрация O₂ составляет обычно 8–9 мг/л, что отвечает 75–90% насыщения. Недонасыщенность воды кислородом обусловлена характерным для волжских водохранилищ преобладанием деструкционных процессов над продукционными. Во время массового развития водорослей (конец июля–начало августа) в верхних слоях водохранилищ может иметь место перенасыщение воды кислородом (см. табл. 1.28, верхний предел) и снижение его количества в придонном слое до 3–4 мг/л. Однако в силу активных гидродинамических процессов расслоение воды по вертикали – явление редкое и кратковременное. Более длительный период перенасыщения воды O₂ характерен для приустьевых заливов малых рек и мелководных участков прибрежья, защищенных от волнобоя.

Содержание кислорода в водохранилищах Верхней Волги (1980–1990 гг.)

Водохранилище, плес	Период наблюдений (месяцы)	Слой	Число проб	Кислород				рН
				мг/л		% насыщения		
				пределы	среднее	пределы	среднее	
Иваньковское								
Волжский	I–IV	поверхн.	8	8.39–11.00	10.29	58–76	71	7.40–7.42
		придон.	8	8.84–10.60	10.35	62–73	70	7.38–7.40
	V–X	поверхн.	35	5.49–11.60	8.15	55–126	76	7.00–7.95
		придон.	19	3.66–9.50	6.74	41–81	66	7.00–8.00
Шошинский	I–IV	поверхн.	8	5.08–7.17	6.70	36–49	46	6.80–7.40
		придон.	8	2.21–7.17	4.84	15–49	35	7.00–7.20
	V–X	поверхн.	23	5.93–12.62	8.43	60–136	80	7.35–8.45
		придон.	16	2.20–10.20	6.67	24–88	64	7.00–8.00
Иваньковский	I–IV	поверхн.	8	10.10–12.70	11.44	70–87	79	7.20–7.50
		придон.	8	9.44–11.60	10.48	62–86	76	7.30–7.40
	V–X	поверхн.	32	5.90–11.90	8.36	63–106	85	7.00–8.05
		придон.	22	3.70–11.20	6.67	38–94	72	6.90–7.65
Угличское								
Верхний	I–IV	поверхн.	16	8.38–13.80	10.93	58–96	76	7.05–7.60
		придон.	9	8.18–11.60	10.00	57.82	71	7.20–7.60
	V–X	поверхн.	33	5.10–11.30	8.29	58–103	80	7.00– 8.00
		придон.	28	4.69–11.10	7.60	53–94	75	7.20–7.85
Приплотинный	I–IV	поверхн.	8	9.69–13.70	11.59	67–95	80	7.22–7.65
		придон.	7	8.24–13.40	10.92	57–93	76	7.20–7.60
	V–X	поверхн.	21	6.65–11.44	8.76	67–136	85	7.00–8.10
		придон.	18	6.29–10.90	7.82	63–96	78	7.00–7.90
Рыбинское								
Волжский	I–IV	поверхн.	16	9.60–13.30	11.88	66–96	81	7.20–7.60
		придон.	16	8.13–13.90	11.17	57–97	79	7.20–7.60
	V–X	поверхн.	54	6.00–14.20	8.76	57–130	85	7.00–8.70
		придон.	33	3.38–11.50	7.82	37–108	75	7.00–8.20
Моложский	I–IV	поверхн.	8	2.27–6.27	4.35	16–65	30	6.80–7.20
		придон.	8	1.80–9.39	4.01	14–65	28	6.80–7.10
	V–X	поверхн.	19	7.12–12.70	8.89	74–114	91	6.70–8.50
		придон.	16	6.63–12.20	8.51	72–102	86	6.80–7.40
Шекснинский	I–IV	поверхн.	8	8.64–13.00	11.28	65–89	78	6.80–7.20
		придон.	8	8.20–12.40	10.90	57–86	76	6.80–7.20
	V–X	поверхн.	38	4.44–13.40	9.53	43–126	91	6.80–8.20
		придон.	21	4.06–13.60	8.50	44–129	83	7.00–8.00
Главный	I–IV	поверхн.	41	10.00–13.6	12.30	69–95	85	6.80–7.62
		придон.	17	9.54–13.30	11.91	70–95	84	6.80–7.40
	V–X	поверхн.	85	6.33–13.80	9.27	61–117	90	7.00–8.90
		придон.	47	4.23–14.10	8.63	45–137	81	7.00–8.20
Горьковское								
Речной	I–IV	поверхн.	104	5.01–14.60	11.8	43–100	76	6.85–8.40
	V–X	поверхн.	197	5.72–16.30	9.12	65–155	89	7.05–9.25
Озерный	I–IV	поверхн.	49	6.01–12.40	10.06	41–84	69	7.25–7.75
		придон.	32	9.66–12.40	10.05	60–89	75	6.35–7.65
	V–X	поверхн.	100	5.33–12.90	9.06	59–150	89	7.20–8.95
		придон.	66	2.70–12.50	8.02	29–108	77	7.25–8.05

Примечание. Данные для зимнего периода приведены только по материалам наблюдений Гидрометеослужбы за 1984–1985 гг. в следующих пунктах: в Иваньковском водохранилище – г. Конаково, с. Безбородово, г. Дубна; в Угличском водохранилище – г. Кимры, Калязин и Углич; в Рыбинском водохранилище – г. Мышкин, пп. Переборы, Борок, Мякса, с. Брейтово, Наволок, Мыс Рожновский, Центральный мыс, Рыбинская ГЭС; в Горьковском водохранилище – выше и ниже городов: Рыбинск, Тутаев, Ярославль, Кострома, Кинешма, Чкаловск, д. Урково, Нижний бьеф Горьковской ГЭС.

Зимой, когда питание водохранилищ происходит за счет обедненного кислородом грунтового стока, на отдельных участках дефицит O_2 бывает весьма существенным. В Иваньковском водохранилище к таким участкам относятся Шошинский плес и многочисленные заливы в районе приплотинного плеса. По мере сработки уровня водные массы с малым содержанием O_2 могут перемещаться в расширенную часть плеса. Благоприятные ки-

слородные условия в основной водной массе Иваньковского плеса (см. табл. 1.28) обусловлены влиянием сбросных вод Конаковской ГРЭС. Насыщение кислорода в отводном канале и ниже водослива достигает 88% и более (Пан, 1969). Отсутствие ледяного покрова на выходе подогретых вод в водохранилище также способствует поступлению O_2 из атмосферы. Благополучие зимнего кислородного режима в Угличском водохранилище, по-видимому, также связано с работой Конаковской ГРЭС.

В Рыбинском водохранилище в зимнюю межень наиболее напряженные кислородные условия характерны для Моложского плеса (см. табл. 1.28, нижний предел). В маловодный год воды с низким содержанием O_2 занимают не только Моложский плес, но и могут распространяться в район Главного плеса, прилегающего к руслу Мологи. В целом зимний кислородный режим Главного плеса вполне удовлетворителен (см. табл. 1.28). В Шекснинском плесе, в его средней части, где проводились наблюдения (ст. Мякса), нижний предел насыщения воды O_2 составлял около 60%.

Зимой речной плес Горьковского водохранилища заполняют воды Главного плеса Рыбинского водохранилища, содержащие достаточно большое количество растворенного кислорода. Это способствует снижению отрицательного воздействия сточных вод больших городов (табл. 1.29) и обеспечивает сравнительно благоприятный кислородный режим в основной русловой части Горьковского водохранилища (см. табл. 1.28).

Таблица 1.29

Содержание кислорода в воде Горьковского водохранилища в конце зимы (1984 г.)

Речной плес			Озерный плес		
Район наблюдений	O_2 , мг/л	% насыщения	Район наблюдений	O_2 , мг/л	% насыщения
1 км ниже г. Рыбинска	13.10	90	у г. Чкаловска	8.02	54
6.5 км ниже г. Тутаева	10.50	72	у д. Урково	9.01	61
10 км выше г. Ярославля	11.30	77	Нижний бьеф Горьковской ГЭС	8.04	58
10 км ниже г. Ярославля	10.30	70			
1 км ниже г. Костромы	5.00	34			
0.5 км выше г. Кинешмы	9.63	66			
5.1 км ниже г. Кинешмы	9.36	64			

Примечание. Приводится по: «Ежегодные данные ..., 1985–1986»

Более низкие концентрации кислорода в озерном плесе обусловлены влиянием грунтовых вод боковых притоков и пойменных вод. Однако дефицит кислорода в застойных зонах мелководий вследствие замедленного водообмена носит локальный характер (Волга и ее жизнь, 1978).

Таким образом, общность условий водного питания, заключающаяся в преобладании весеннего поверхностного стока с водосбора лесной зоны, определяет однородность природных химических свойств воды водохранилищ Верхней Волги. К ним относятся: малое содержание растворенных солей, среди которых преобладают бикарбонаты кальция; низкие концентрации минеральных форм азота и фосфора; высокое содержание органического вещества гумусовой природы и, как следствие последнего, большая цветность воды. Изменение этих свойств происходит в результате внутриводоемных биохимических процессов, характерных для водоемов с замедленным водообменом, и воздействия антропогенных факторов.

Иваньковское и Угличское водохранилища, а также Волжский и Шекснинский плесы Рыбинского наиболее подвержены антропогенному влиянию. В них, за исключением Шекснинского плеса, оно проявляется в повышенном содержании биогенных элементов, обусловленном высоким сельскохозяйственным освоением волжского водосбора и сбросом сточных вод г. Твери.

В Шекснинском плесе в результате сброса промышленных и бытовых сточных вод г. Череповца в районе города и в пределах его границ наблюдаются относительно высокие концентрации хлоридов, сульфатов, легкоусвояемого органического вещества (BPK_5) и биогенных элементов. Последние способствуют развитию активных процессов самоочищения воды от органических примесей. Изменение макрокомпонентов солевого состава воды и содержания биогенных веществ не распространяется на всю водную массу плеса, что главным образом обусловлено разбавлением сточных вод чистыми водами р. Шексны и ее крупного притока р. Суды. Однако в маловодные годы и в период зимней межени изменение ряда химических показателей воды под воздействием стоков может иметь место по продольному разрезу плеса и достигать района Главного плеса, прилегающего к затопленному руслу Шексны.

В Главном плесе в результате замедленного водообмена происходит трансформация речных вод в сторону улучшения их качества. Этим водам свойственно относительно низкое содержание взвешенных веществ, суммарного органического вещества и, соответственно, менее высокая цветность, малая амплитуда сезонных колебаний минерализации и солевого состава, бедность биогенами. В речном плесе Горьковского водохранилища отрицательное воздействие сточных вод крупных городов – Рыбинска, Тутаева и Ярославля заметно снижается за счет высокой степени их разбавления водами, поступающими из Рыбинского водохранилища.

Значительное содержание растворенного кислорода в основном водном потоке верхневолжских водохранилищ в зимний период свидетельствует о его более высокой кислородной мощности по сравнению с окислительной способностью реки в условиях незарегулированного стока. Относительно высокие концентрации O_2 в придонном слое зимой снижают отрицательное влияние на качество воды такого мощного фактора, как донные отложения.

Глава 2

Биологическое разнообразие водохранилищ Верхней Волги

1. Водоросли

В составе флоры планктона в водохранилищах Верхней Волги к настоящему времени обнаружено 1236 видов водорослей, а включая разновидности и формы – 1485 (Приложение). Список водорослей содержит сведения различных авторов и неопубликованные данные собственных наблюдений, проведенных в 1977–1999 гг. (Балонов, 1972, 1976а, б, 1977, 1978, 1980а, б; Балонов, Кузьмин, 1974, 1975; Генкал, 1992; Генкал, Корнева, 1998, 2001; Корнева, 1993; Корнева и др., 1999; Кузьмин, Девяткин, 1975; Охапкин и др., 1997; Рыбинское водохранилище..., 1972). Порядок расположения таксонов и их эколого-географические характеристики представлены согласно предыдущим публикациям (Корнева, 1993; Корнева, Генкал, 2000; Корнева и др., 1999). Наибольшим таксономическим богатством характеризуются отделы зеленых (Chlorophyta) и диатомовых (Bacillariophyta) водорослей (табл. 2.1). На втором месте по числу таксонов рангом ниже рода стоят синезеленые (Cyanophyta), на третьем – жгутиковые: золотистые (Chrysophyta) и эвгленовые (Euglenophyta).

Самым высоким видовым и внутривидовым богатством характеризуется фитопланктон Рыбинского водохранилища, которое отличается глубоким сезонным регулированием и наиболее высоким морфометрическим коэффициентом – 75.7 (Корнева, 1999а). В остальных водохранилищах данный коэффициент не превышает 19.8–45.6. Помимо Волги, Рыбинское водохранилище принимает сток еще двух крупных рек – Мологи и Шексны, последняя из которых также зарегулирована. Рыбинское водохранилище отличается самой высокой боковой приточностью (48%) в сравнении с остальными водоемами, где она варьирует от 16 до 36% (Вуглинский, 1991). Для Рыбинского водохранилища характерны низкий коэффициент водообмена (1.4) и соответственно невысокий коэффициент удельного водосбора (33), а также наибольшая площадь мелководий (Волга и ее жизнь, 1978). Все это способствует высокому биотопическому разнообразию водоема и таксономическому разнообразию водорослей. Фитопланктон Рыбинского водохранилища отличается также наибольшим богатством жгутиковых форм из отделов золотистых (Chrysophyta) и эвгленовых (Euglenophyta) водорослей.

Таблица 2.1

Число таксонов фитопланктона в различных рангах альгофлоры водохранилищ Верхней Волги

Ранг флоры планктона	В о д о х р а н и л и щ а				
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Всего
	Г о д ы н а б л ю д е н и й				
	1967–1997	1977–2000	1953–1995	1956–1992	1953–2000
1	2	3	4	5	6
Cyanophyta					
Порядок	3	3	3	3	3
Род	14	10	25	21	27
Вид	51	33	97	78	124
Внутривидовые таксоны	14	3	40	16	48
Идентифицированные до рода	–	2	3	–	4
Общее число таксонов рангом ниже рода	65	38	140	94	176
Chrysophyta					
Порядок	3	2	3	3	4
Род	8	4	15	13	19
Вид	30	9	91	41	110
Внутривидовые таксоны	3	–	20	5	22
Идентифицированные до рода	–	1	–	–	1
Общее число таксонов рангом ниже рода	33	10	111	46	133
Bacillariophyta					
Порядок	4	5	6	6	6
Род	38	25	43	38	43
Вид	155	83	232	194	330
Внутривидовые таксоны	31	14	51	40	69
Идентифицированные до рода	–	–	–	1	1
Общее число таксонов рангом ниже рода	186	97	283	235	400

1	2	3	4	5	6
Xanthophyta					
Порядок	2	2	2	2	2
Род	6	3	7	11	12
Вид	8	3	22	16	29
Внутривидовые таксоны	—	—	—	—	—
Идентифицированные до рода	—	—	—	—	—
Общее число таксонов рангом ниже рода	8	3	22	16	29
Cryptophyta					
Порядок	1	1	1	1	1
Род	4	3	3	3	4
Вид	14	8	8	17	22
Внутривидовые таксоны	—	—	—	—	—
Идентифицированные до рода	—	1	—	1	1
Общее число таксонов рангом ниже рода	14	9	8	18	23
Dinophyta					
Порядок	2	2	2	2	2
Род	4	4	4	4	4
Вид	8	9	14	22	29
Внутривидовые таксоны	—	—	—	2	—
Идентифицированные до рода	3	2	—	1	2
Общее число таксонов рангом ниже рода	11	9	14	25	31
Raphidophyta					
Порядок	—	—	—	1	1
Род	—	—	—	1	1
Вид	—	—	—	—	—
Внутривидовые таксоны	—	—	—	—	—
Идентифицированные до рода	—	—	—	1	1
Общее число таксонов рангом ниже рода	—	—	—	1	1
Euglenophyta					
Порядок	1	1	1	1	2
Род	7	5	8	7	9
Вид	42	24	55	32	77
Внутривидовые таксоны	7	8	19	5	30
Идентифицированные до рода	—	1	1	—	1
Общее число таксонов рангом ниже рода	49	33	75	37	108
Chlorophyta					
Порядок	10	7	8	10	13
Род	88	53	113	106	151
Вид	231	195	354	324	515
Внутривидовые таксоны	11	10	34	24	58
Идентифицированные до рода	2	4	6	3	11
Общее число таксонов рангом ниже рода	244	209	394	351	584
В с е г о :					
Порядок	26	23	26	29	34
Род	169	107	218	204	271
Вид	539	364	873	724	1236
Внутривидовые таксоны	67	35	164	92	227
Идентифицированные до рода	5	11	10	7	22
Общее число таксонов рангом ниже рода	610	410	1047	823	1485

Показатели систематического разнообразия флоры планктона в водохранилищах, например число таксонов в составе более крупных систематических групп, варьировали в различной степени. Так, отношение числа порядков к числу родов во всех водоемах изменялось в узких пределах – от 0.1 до 0.2 (табл. 2.2). Отношение числа родов к числу видов во всех конкретных флорах приблизительно равнялось 0.3. Наиболее изменчивым показателем было соотношение видов и внутривидовых таксонов (5.3–10.4). Это означает, что данное соотношение в большей степени зависит от своеобразия экологических условий каждого водоема, а

в большей степени зависит от своеобразия экологических условий каждого водоема, а уникальность флоры планктона каждого из водохранилищ проявляется на уровне низших таксонов (вида и ниже).

Таблица 2.2

Соотношение различных таксономических рангов альгофлоры в водохранилищах Верхней Волги

Соотношение рангов	Водохранилища			
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
Порядок / род	0.15	0.21	0.12	0.14
Род / вид	0.31	0.29	0.25	0.28
Вид / внутривидовые таксоны	8.00	10.40	5.30	7.90

Большинство обнаруженных таксонов представлено видами-космополитами, широко распространенными в континентальных водах (табл. 2.3). Практически все они – типичные планктеры. Обитатели бентоса и обрастаний в основном принадлежат к диатомовым водорослям. По отношению к солёности воды большая часть видов – индифференты, а по отношению к рН среды – индифференты и алкалифилы. Доля видов - индикаторов сапробности составляет 47% от общего списка водорослей. Большинство из них – β -мезосапробы и олиго- β -мезосапробы.

Таблица 2.3

Распределение числа видов и внутривидовых таксонов водорослей по эколого-географическим группам в водохранилищах Верхней Волги

Характеристика	Число таксонов	Характеристика	Число таксонов
Местообитание		Отношение к рН	
Планктонные	822	Ацидофилы	47
Бентосные	161	Индифференты	256
Обрастатели	84	Алкалифилы	231
Литоральные	362	Сапробность	
Эпибионтные	24	Ксеносапробы	2
Обрастатели-планктонные	6	Ксено-олигосапробы	6
Бентосные-планктонные	3	Ксено- β -мезосапробы	1
Обрастатели-бентосные	1	Олиго-мезосапробы	3
Географическое распространение		Олиго- β -мезосапробы	124
Космополитные	884	Олиго- α -мезосапробы	2
Альпийские	4	Олигосапробы	143
Северо-альпийские	49	Мезосапробы	2
Бореальные	128	β -мезосапробы	312
Субтропические	8	β - α -мезосапробы	39
Малоизученные	233	β -мезо-полисапробы	1
Глобность		α -мезосапробы	55
Олигогалофы	262	α -мезо-полисапробы	10
Галофобы	103	Полисапробы	4
Индифференты	787		
Галофилы	108		
Мезогалофы	22		

Флористическое сходство планктона (по индексу Сёренсена) водохранилищ Верхней Волги значительно варьировало (табл. 2.4) – от 34 до 60%. Наиболее близки в этом отношении Иваньковское и Рыбинское водохранилища, от которых незначительно отличается фитопланктон Горьковского. Самое высокое своеобразие альгофлоры свойственно планктону Угличского водохранилища.

Число таксонов (190), присутствующих во всех водохранилищах, не превышало 13% от общего списка водорослей. Среди них главную часть альгофлоры составляли: из **синезеленых** – *Aphanothece clathrata* f. *brevis* (Bachm.) Elenk., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *M. wesenbergii* Kom., *M. viridis* (A.Br.) Lemm., *M. holsatica* Lemm., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs; из **диатомовых** – *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge, *Stephanodiscus agassizensis* Håk. et Kling, *S. binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. hantzschii* Grun., *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller, *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth, *Melosira varians* Ag., *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma tenue* Ag., *Fragillaria crotonensis* Kitt., *Synedra acus* Kütz., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W.Sm.; из **криптофитовых** – *Chroomonas acuta* Uterm. и *Cryptomonas marssonii* Skuja. Представленные 26 таксонов из числа диатомовых, синезеленых и криптофитовых водорослей чаще всего достигают значительного обилия и относятся к группе доминирующих или структурообразующих видов в сообществах.

Флористическое сходство фитопланктона водохранилищ Верхней Волги (по индексу Сёрсенена)

Водохранилища	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
Иваньковское	0			
Угличское	48%	0		
Рыбинское	60%	34%	0	
Горьковское	56%	41%	57%	0

В процессе создания водохранилищ, которое продолжалось около 18 лет на Верхней Волге (1937–1955 гг.) и 44 лет по всей Волге (1937–1981 гг.), а также последующей лимнизации ее стока происходила постепенная трансформация структуры сообществ фитопланктона. После зарегулирования резко возросло относительное обилие синезеленых водорослей, особенно *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Участились случаи «цветения» воды (Приймаченко, 1965). В середине 70-х годов в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища среди доминирующих таксонов начинает упоминаться *Oscillatoria agardhii* Gom. (Кузьмин, 1978; Тарасенко, 1982). Дальнейшие исследования показали, что этот вид прочно закрепился в составе ценозообразующих компонентов фитопланктона Иваньковского водохранилища (Корнева, 1998, 1999а; Ляшенко, 1999). Более того, он продолжает все сильнее распространяться и в Угличском водохранилище (Корнева, 1999а; Ляшенко, 2000).

Трансформация водообмена Волги отразилась также на составе сообществ диатомовых водорослей. Сразу же значительно увеличилась представленность лимнофильного вида *Stephanodiscus binderanus*, обитателя озерного планктона северных регионов (Приймаченко, 1973). В 60-е годы среди диатомовых водорослей в составе доминантов начали прогрессировать *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, показатели органического загрязнения, и солоноватоводный вид *Skeletonema subsalsum* (Волга и ее жизнь, 1978). В 70-е годы в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1996, 1999б) и в 80-е годы в Горьковском (Охапкин и др., 1997) после весеннего максимума диатомовых водорослей стал наблюдаться подъем биомассы криптонад. В 80-е годы в доминирующих комплексах фитопланктона Рыбинского водохранилища зафиксировано присутствие *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (Митропольская, 1992). В этот же период началась экспансия представителя каспийской флоры *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Генкал и др., 1999; Корнева, 2001). На Верхней Волге данный вид достигал наибольшего развития в Рыбинском водохранилище, в то время как в Угличском он пока не обнаружен. В конце 90-х годов в фитопланктоне Рыбинского водохранилища в существенном количестве зарегистрирована *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm. (Syn.: *C. comta* (Ehr.) Kütz.) (Корнева, Соловьева, 2000), обитатель более северного Шекснинского водохранилища (Белое озеро). Представляется, что сооружение водохранилищ тройственным образом отразилось на флорогенезе Верхней Волги и Волги в целом. Во-первых, лимнизация стока привела к увеличению роли лимнических компонентов флоры. Во-вторых, с изменением внутриводоемных процессов и увеличением антропогенного эвтрофирования нарастала значимость видов, выдерживающих высокий уровень органического загрязнения. И в-третьих, значительно увеличился поток видов-вселенцев – как с севера, так и с юга.

В целом же, разнообразие альгофлоры планктона водохранилищ Верхней Волги продолжает увеличиваться за счет поступления и нарастающего участия перечисленных таксонов. По крайней мере, пока нет свидетельств обратного – исчезновения отдельных видов планктонных водорослей. Процесс увеличения богатства альгофлоры, очевидно, будет нарастать, так как строительство каналов и водохранилищ окончательно соединило сток рек северных и южных регионов. Вопрос состоит лишь в том, каким способом может осуществляться обогащение новыми таксонами. Причиной тому могут быть явления как природного, в частности климатического, так и антропогенного порядка.

2. Высшие водные растения

В настоящей работе к флоре водоемов и водотоков территории отнесены все виды высших растений, закономерно встречающиеся в условиях водной среды или водопокрытого грунта; в нее включены не только водные, но и заходящие в воду береговые виды. По своему отношению к водной среде это: **1) гидрофиты** – погруженные в воду или плавающие на ее поверхности настоящие водные растения, для прохождения полного жизненного цикла которых необходима водная среда; **2) гелофиты** – воздушно-водные растения, типичные представители прибрежных мелководий с глубиной до 1 (2) м, надземные побеги которых чаще всего лишь частично погружены в воду; **3) гигрогелофиты** – растения окраин сплавин, низких уровней береговой зоны затопления и прибрежных отмелей с глубиной воды до 20 (40) см; **4) гигрофиты** – растения сырых местообитаний; **5) гигромезо- и мезофиты** – растения местообитаний с повышенной и нормальной влажностью почвы. Первые три экотипа обычно называют водными растениями. Вторые два – представляют собой группу береговых растений, способных переносить длительное затопление, а потому, хотя и в небольших количествах, но постоянно встречающихся на водопокрытом грунте. Многочисленные представители гигрофитов занимают средние уровни береговой зоны затопления и часто встречаются в воде у низких топких берегов в сообществах ге-

ло- и гигрогелофитов. Гигромезо- и мезофиты характерны для высоких уровней береговой зоны затопления и для зоны заплеска и изредка встречаются в водной среде.

Материалом для данной работы послужили результаты многолетних исследований авторов на водохранилищах, озерах, реках и ручьях Верхнего Поволжья (Бобров, 1999; Лисицына, 1979, 1990а, б; Лисицына, Экзерцев, 1987; Лисицына и др., 1993; Папченков, Лисицына, 1992, 1993; Папченков и др., 1996, 1997, 1998).

В состав флоры водоемов и водотоков Верхнего Поволжья нами включены 402 таксона видового ранга (видов и гибридов, далее объединяемых в категорию вида) (табл. 2.5). Они принадлежат 144 родам 65 семейств 5 отделов: Bryophyta (26 видов, 16 родов, 9 семейств), Lycopodiophyta (2, 1, 1), Equisetophyta (7, 1, 1), Polypodiophyta (2, 2, 2) и Magnoliophyta (365 видов, 124 рода и 52 семейства). Полный список видов приведен в Приложении. Среди цветковых 152 вида, 76 родов и 38 семейств являются двудольными растениями и соответственно 113, 48 и 14 – однодольными. Такое преобладание двудольных, в большей степени свойственное флоре сырых, чем водных местообитаний, обусловлено большой долей береговых растений, которых только во флоре водораздельных озер меньше (48%), чем водных видов, в речной же и водохранилищной флоре их доля равна 55–60% (табл. 2.5).

Иное соотношение двудольных и однодольных наблюдается в водной составляющей анализируемой флоры, то есть во флоре высших водных растений региона, насчитывающей 180 видов из 71 рода и 43 семейств (табл. 2.6). В этой флоре из 156 видов цветковых растений (55 родов и 32 семейства), к однодольным относятся 109 видов и гибридов (29 родов и 14 семейств), а к двудольным – лишь 47 видов (26 родов и 18 семейств).

Следует отметить, что всей флоре водоемов и водотоков бассейна Верхней Волги свойственны более высокие средние числа видов в расчете на род и на семейство, чем водной флоре (табл. 2.5, 2.6). Связано это с соотношением крупных семейств. Хотя в водной флоре представлено самое большое по числу видовых таксонов семейство Potamogetonaceae (50 таксонов), вся флора включает как это, так и другие крупные семейства, которые либо выпадают из водной флоры (Salicaceae – 35 и Asteraceae – 21 таксон), либо входят в нее небольшой своей частью (Cyperaceae – 40 и Poaceae – 38 видовых таксонов).

Таблица 2.5

Структура флоры высших растений водоемов и водотоков Верхнего Поволжья

Показатели	Водные объекты							
	Все типы	Реки	Озера	Водохранилища				
				все	И	У	Р	Г
Число семейств	65	58	57	58	55	50	53	52
Число родов	144	114	113	127	110	99	118	109
Число видовых таксонов	402	295	231	327	227	202	260	243
в т.ч. гибридных	68	47	6	51	11	12	23	22
Видов на семейство	6.2	5.1	4.1	5.6	4.1	4.0	4.9	4.7
Видов на род	2.8	2.6	2.0	2.6	2.1	2.0	2.2	2.2
Число видов по экотипам:								
гидрофиты	99	64	62	76	52	41	51	49
гелофиты	30	18	22	22	15	17	19	16
гигрогелофиты	51	43	37	40	30	29	39	33
гигрофиты	168	128	92	144	98	87	114	108
гигромезо- и мезофиты	54	42	18	45	32	28	37	37
Всего:	402	295	231	327	227	202	260	243
в т.ч.: водные	180	125	121	138	97	87	109	98
заходящие в воду	222	170	110	189	130	115	151	145
Частота встречаемости:								
очень редко	158	132	59	108	41	23	53	48
редко	97	79	60	85	73	68	85	78
умеренно	77	50	52	66	45	44	56	50
часто	41	24	43	39	38	37	37	37
обычно	29	10	17	29	30	30	29	30
Всего:	402	295	231	327	227	202	260	243

Примечание. Водохранилища: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское.

Структура флоры высших водных растений Верхнего Поволжья

Показатели	Водные объекты							
	Все типы	Реки	Озера	Водохранилища				
				все	И	У	Р	Г
Число семейств	43	35	40	37	34	31	35	33
Число родов	71	52	66	60	53	50	57	51
Число видовых таксонов	180	125	121	138	97	87	109	98
в т.ч. гибридных	33	25	4	24	8	5	12	9
Видов на семейство	4.2	3.6	3.0	3.7	2.9	2.8	3.1	3.0
Видов на род	2.5	2.4	1.8	2.3	1.8	1.7	1.9	1.9
Частота встречаемости:								
очень редко	73	47	36	46	14	10	24	15
редко	33	28	26	24	24	19	29	24
умеренно	28	28	15	24	14	13	15	15
часто	23	16	30	21	21	21	18	20
обычно	23	6	14	23	24	24	23	24
Всего:	180	125	121	138	97	87	109	98

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 2.5.

Анализ видового богатства флоры водоемов и водотоков региона по экотипам растений показывает, что наибольшим числом представлены гигрофиты (см. табл. 2.5), доля которых варьирует в пределах 40 (флора озер) – 44% (флора водохранилищ). Настоящие водные растения, или гидрофиты, занимают вторую позицию: их доля составляет от 23% на водохранилищах до 27% в озерах. Далее идут гигрогелофиты, гигромезо- и мезофиты, имеющие сходные показатели разнообразия в реках и водохранилищах, однако различающиеся во флоре озер: первых здесь в 2 раза больше, чем вторых (см. табл. 2.5). Число же видов гелофитов самое низкое и особенно их мало во флоре рек и отдельных водохранилищ.

Этот цифровой материал недвусмысленно говорит о том, что флора озер наиболее естественна и сформирована, поэтому даже в условиях ныне существующих антропогенных нагрузок в ее составе водные растения преобладают над заходящими в воду береговыми (соотношение 52 и 48%). Во флорах же водохранилищ, имеющих слишком короткую историю и обилие свободных экологических ниш (особенно на Рыбинском и Горьковском водохранилищах, отличающихся переменным уровнем наполнения), очень много случайных, временных элементов, проникающих в воду на обнаженные, незанятые растительностью мелководья. По обилию таких растений с флорой водохранилищ сходна флора рек (и в той, и в другой доля водных растений равна 42%). Это сходство обусловлено как интенсивным антропогенным воздействием на речные русла (сплав леса, сброс сточных вод, создание прудов), так и постоянно идущими естественными русловыми процессами.

По частоте встречаемости все виды изучаемой флоры можно подразделить на 5 классов: 1) очень редко встречаемые, известные по одной или нескольким находкам; 2) виды редкие, встречающиеся лишь в немногих пунктах или изредка встречаемые в разных частях региона в небольшом числе экземпляров; 3) умеренно распространенные, изредка отмечаемые по всей территории или нередкие в какой-то ее части и редкие в других; 4) часто встречаемые, широко распространенные, но обычно не очень обильные; 5) обычные виды, встречающиеся очень часто или повсеместно и обильные в местах обитания.

Поскольку рассматриваемая флора относится лишь к определенному типу местообитаний, то для редких и очень редких видов необходимо использовать следующие понятия: «**истинно редкий**», (т.е. редкий на данной территории) и «**редкий в данном типе местообитаний**» (т.е. в водной среде). К последней категории относятся почти все гигромезо- и мезофиты, а также большинство гигрофитов, за счет чего так велика группа очень редких и редких растений (см. табл. 2.5). Достаточно большой, хотя и в 1.5–3 раза меньшей, она остается, если рассматривать только водную ее компоненту (см. табл. 2.6), в которой истинно редкие виды составляют подавляющее большинство (исключением являются немногие гигрогелофиты, больше свойственные болотным, а не водным местообитаниям). Иными словами, действительно редких видов растений в водоемах и водотоках территории очень много. Не в последнюю очередь это связано с большим разнообразием в верхневолжской водной флоре таксонов, имеющих гибридную природу (см. табл. 2.6).

Всего на водоемах и водотоках Верхнего Поволжья отмечено 68 гибридов и гибридогенных видов высших растений. Наиболее обильны они во флоре водохранилищ (51) и рек (47), наименее – во флоре водораздельных озер (всего 6). В водохранилищах с переменным уровнем наполнения гибридных таксонов в 2 раза больше, чем в водохранилищах со стабильным уровнем режимом (см. табл. 2.5). Распределение числа гибридов по типам водных объектов имеет сходный характер и в случае водной флоры, но здесь лидирующую позицию занимают уже реки (см. табл. 2.6).

Список гибридных растений и их встречаемость приведены в табл. 2.7, из которой видно, что основная часть гибридов встречается очень редко. Однако некоторые из них имеют довольно высокую частоту встречаемости. Это, прежде всего, гибридогенные виды: кувшинка северная *Nymphaea* x *borealis* E. Camus и кубышка Спеннера *Nuphar* x *spenneriana* Gaudin. Гибридная природа их отчетливо видна по многим морфологическим признакам, но эти растения имеют нормальное семенное размножение и в типичных для них местообитаниях преобладают над родительскими видами. Кувшинка северная широко распространилась по верхневолжским водохранилищам, явно потеснив кувшинку чисто-белую. Кубышка Спеннера в больших количествах встречается на ручьях и малых реках региона, на которых почти не встречается кубышка желтая, типичная для средних рек, стариц и озер.

Таблица 2.7

Список гибридных растений, отмеченных в водоемах и водотоках Верхнего Поволжья

Таксоны	Реки	Озера	Водохранилища					Всего
			Все	И	У	Р	Г	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Equisetum</i> x <i>litorale</i> Kuhl. ex Rupr. (<i>E. arvense</i> x <i>fluviatile</i>)	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>E.</i> x <i>torgesianum</i> Rothm. (<i>E. arvense</i> x <i>palustre</i>)	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>Nuphar</i> x <i>spenneriana</i> Gaudin (<i>N. lutea</i> x <i>pumila</i>)	3	—	2	2	2	—	2	3
<i>Nymphaea</i> x <i>borealis</i> E. Camus (<i>N. alba</i> x <i>candida</i>)	2	2	4	4	4	4	4	4
<i>N. candida</i> x <i>tetragona</i>	—	—	1	—	—	—	1	1
<i>Batrachium</i> x <i>felixii</i> Soó (<i>B. circinatum</i> x <i>trichophyllum</i>)	2	—	2	2	2	2	—	2
<i>B. kauffmannii</i> x <i>trichophyllum</i>	4	—	—	—	—	—	—	2
<i>Persicaria</i> x <i>figertii</i> (Beck) Soják (<i>P. hydropiper</i> x <i>lapathifolia</i>)	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>Rumex</i> x <i>fallacinus</i> Hausskn. (<i>R. crispus</i> x <i>maritimus</i>)	—	—	1	1	—	—	—	1
<i>R.</i> x <i>salicetorum</i> Rech. (<i>R. crispus</i> x <i>pseudonatronatus</i>)	—	—	1	—	—	—	—	1
<i>Rorippa</i> x <i>anceps</i> (Wahlenb.) Reichenb.	—	—	2	—	—	2	2	2
(<i>R. amphibia</i> x <i>sylvestris</i>)								
<i>R.</i> x <i>armoracioides</i> (Tausch) Fuss (<i>R. austriaca</i> x <i>sylvestris</i>)	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>R.</i> x <i>sodalis</i> Zapal (<i>R. amphibia</i> x <i>sylvestris</i>)	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>Salix</i> x <i>alopecuroides</i> Tausch. (<i>S. fragilis</i> x <i>triandra</i>)	—	—	1	—	1	1	—	1
<i>S. aurita</i> x <i>phylicifolia</i>	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S.</i> x <i>bicolor</i> Sm. (<i>S. caprea</i> x <i>phylicifolia</i>)	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>S. burjatica</i> x <i>aurita</i>	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. burjatica</i> x <i>cinerea</i>	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S. burjatica</i> x <i>myrsinifolia</i>	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S. burjatica</i> x <i>pentandra</i>	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. burjatica</i> x <i>triandra</i>	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S.</i> x <i>coriacea</i> Schleich. (<i>S. aurita</i> x <i>myrsinifolia</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S.</i> x <i>hexandra</i> Ehrh. (<i>S. alba</i> x <i>fragilis</i> x <i>pentandra</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S.</i> x <i>laurina</i> Sm. (<i>S. cinerea</i> x <i>phylicifolia</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S.</i> x <i>livescens</i> Döll (<i>S. aurita</i> x <i>starkeana</i>)	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>S.</i> x <i>multinervis</i> Döll (<i>S. aurita</i> x <i>cinerea</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> x <i>phylicifolia</i>	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> x <i>triandra</i>	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>S.</i> x <i>myrtoides</i> Döll (<i>S. myrsinifolia</i> x <i>starkeana</i>)	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>S.</i> x <i>reichardtii</i> A. Kern. (<i>S. caprea</i> x <i>pentandra</i>)	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S.</i> x <i>rubens</i> Schrank (<i>S. alba</i> x <i>fragilis</i>)	1	—	3	3	3	3	3	3
<i>S.</i> x <i>schumanniana</i> Seenren (<i>S. pentandra</i> x <i>triandra</i>)	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>S.</i> x <i>smithiana</i> Hart (<i>S. caprea</i> x <i>viminialis</i>)	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S.</i> x <i>stipularis</i> Sm. (<i>S. burjatica</i> x <i>viminialis</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>S.</i> x <i>vaudensis</i> Schleich. (<i>S. cinerea</i> x <i>myrsinifolia</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>Bidens frondosa</i> x <i>radiata</i>	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>B.</i> x <i>garumnae</i> Jeaniean et Debray (<i>B. frondosa</i> x <i>tripartita</i>)	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>Potamogeton</i> x <i>babingtonii</i> A. Benn (<i>P. lucens</i> x <i>praelongus</i>)	2	—	1	1	—	—	—	2
<i>P.</i> x <i>cadburyae</i> Dandy et G. Taylor (<i>P. crispus</i> x <i>lucens</i>)	1	—	1	—	—	—	1	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>P. x cognatus</i> Aschers. et Graebn. (<i>P. perfoliatus</i> x <i>praelongus</i>)	1	1	1	1	–	–	–	1
<i>P. x cooperi</i> (Fryer) Fryer (<i>P. perfoliatus</i> x <i>crispus</i>)	–	–	1	–	1	–	1	1
<i>P. x decipiens</i> Nolte (<i>P. lucens</i> x <i>perfoliatus</i>)	3	–	1	–	1	–	1	1
<i>P. x falcatus</i> Fryer (<i>P. graminifolius</i> x <i>perfoliatus</i>)	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x fluitans</i> Roth (<i>P. lucens</i> x <i>natans</i>)	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x griffithii</i> A. Benn. (<i>P. alpinus</i> x <i>praelongus</i>)	1	–	1	–	–	–	–	1
<i>P. x involutus</i> (Fryer) H. et J. Groves (<i>P. coriaceus</i> x <i>perfoliatus</i>)	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x lanceolatifolius</i> (Tiselius) C.D. Preston (<i>P. gramineus</i> x <i>polygonifolius</i>)	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x meinshausenii</i> Juz. (<i>P. filiformis</i> x <i>vaginatus</i>)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x nerviger</i> Wölg. (<i>P. alpinus</i> x <i>lucens</i>)	1	–	2	–	–	2	1	2
<i>P. x nitens</i> Web. (<i>P. heterophyllus</i> x <i>perfoliatus</i>)	2	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x olivaceus</i> Baagöe (<i>P. alpinus</i> x <i>crispus</i>)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x prussicus</i> Hagstr. (<i>P. alpinus</i> x <i>perfoliatus</i>)	2	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x pseudofriesii</i> Dandy et Taylor (<i>P. acutifolius</i> x <i>friesii</i>)	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. pusillus</i> x <i>bercholdii</i>	–	–	1	–	–	–	2	1
<i>P. x serrulatus</i> Schrad. ex Opiz (<i>P. crispus</i> x <i>gramineus</i>)	1	–	1	1	–	–	–	1
<i>P. x sparganiifolius</i> Laest. ex Beurl. (<i>P. gramineus</i> x <i>natans</i>)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x torssanderii</i> (Tiselius) Hagstr. (<i>P. heterophyllus</i> x <i>lucens</i> x <i>perfoliatus</i>)	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x undulatus</i> Wölg. (<i>P. crispus</i> x <i>praelongus</i>)	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>P. x vilnensis</i> Galinis (<i>P. gramineus</i> x <i>praelongus</i>)	–	–	1	1	–	–	–	1
<i>P. x zizii</i> Mert. et Koch (<i>P. gramineus</i> x <i>lucens</i>)	1	1	2	2	–	2	–	2
<i>C. acuta</i> x <i>aquatilis</i>	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>C. x bogstadensis</i> Kük. (<i>C. rhynchophysa</i> x <i>vesicaria</i>)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>C. x elytroides</i> Fries (<i>C. acuta</i> x <i>nigra</i>)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>C. x friesii</i> Blytt. (<i>C. rhynchophysa</i> x <i>rostrata</i>)	1	–	1	–	–	–	2	1
<i>C. x pannewitziana</i> Figert. (<i>C. rostrata</i> x <i>vesicaria</i>)	2	1	1	–	–	–	1	1

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 2.5.

На малых реках часто встречающимся и обильным является гибрид шелковника Кауфмана и шелковника волосистого (*Batrachium kauffmannii* x *trichophyllum*), в условиях рек нередок также гибрид рдеста блестящего и рдеста пронзеннолистного (*P. x decipiens* Nolte), а с берегов водохранилищ в воду нередко заходит гибрид ивы белой и ивы ломкой *S. x rubens* Schrank. Не очень редкими являются *Batrachium x felixii* Soó – гибрид шелковников жестколистного и волосистого, *Rorippa x anceps* (Wahlenb.) Reichenb. – гибрид жерушников земноводного и лесного, а также ряд гибридных рдестов: *Potamogeton x babingtonii* A. Benn. (рдест блестящий на рдест длиннейший), *P. x nerviger* Wölg. (рдест альпийский на рдест блестящий), *P. x zizii* Mert. et Koch (рдест блестящий на рдест злаковый) и некоторые другие (табл. 2.7).

Однако большинство гибридов рдестов – это очень редкие растения, местонахождения которых единичны. Часто они образуют небольшие по площади вегетативно размножающиеся клоны, реже эти клоны могут занимать значительные площади дна водоема или водотока, как это, например, имеет место в случае *P. x meinshausenii* Juz., сплошные заросли которого местами занимают всю ширину русла (р. Реня, Тверская обл.).

Помимо гибридов рдестов к числу истинно редких водных растений Верхнего Поволжья относятся: **озерные** *Isoetes lacustris* L., *I. setacea* Durieu, *Salvinia natans* (L.) All., *Subularia aquatica* L., *Hottonia palustris* L., *Trapa natans* L. s. l., *Lobelia dortmanna* L., *Sagittaria natans* Pall., *Potamogeton filiformis* Pers., *P. rutilis* Wölg., *Caulinia flexilis* Willd., *C. tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel., *Najas major* All., *Juncus bulbosus* L., *Sparganium angustifolium* Michx., *S. gramineum* Georgi; **речной вид** *Potamogeton interruptus* Kit., а также **водохранилищные** и **водохранилищно-речные** *Elatine triandra* Schkuhr, *Alisma lanceolatum* With., *Vallisneria spiralis* L., *Potamogeton acutifolius* Link, *P. coriaceus* (Nolte) Fryer, *P. gramineus* L. s. str., *P. graminifolius* (Fries) Fryer, *P. henningii* A. Benn., *P. lacunatus* Hagstr., *P. wolfgangii* Kihlm., *Eleocharis austriaca* Hayek, *E. uniglumis* (Link) Schult., *Sparganium neglectum* Beeby.

На фоне большого разнообразия редких видов, обычных на водоемах и водотоках растений сравнительно немного (см. табл. 2.5). К их числу относятся наиболее часто встречающиеся на всех типах водных объектов **гидрофит** *Lemna minor* L.; **гелофиты** *Alisma plantago-aquatica* L., *Equisetum fluviatile* L. и *Sparganium emersum* Rehm.; **гигрогелофит** *Carex acuta* L., **гигрофиты** *Galium palustre* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert и *Salix triandra* L. В этот класс встречаемости также входят обычные на водохранилищах и несколько менее рас-

пространенные на озерах и реках (особенно в малых реках и многочисленных ручьях) **гидрофиты** *Ceratophyllum demersum* L., *Elodea canadensis* Michx., *Lemna trisulca* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton lucens* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.; гелофиты *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Stachys palustris* L., *Typha latifolia* L.; **гигрогелофиты** *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Rorippa amphibia* (L.) Bess.; **гигрофиты** *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *Scutellaria galericulata* L.

Сравнивая исследуемую флору с флорой средневожских водоемов и водотоков, следует отметить, что она несколько беднее последней, насчитывающей 473 вида макрофитов из 159 родов 69 семейств (Папченко, 1999), причем это свойственно и флорам каждого из типов водных объектов. В то же время, верхневолжская флора богаче гибридами (68 против 51 на Средней Волге), распространение которых в значительно большей степени связано с реками, чем в Средне-Волжском регионе (где основным поставщиком гибридов является Куйбышевское водохранилище).

3. Простейшие

3.1. Гетеротрофные жгутиконосцы и саркодовые

Современные взгляды на систему природы предусматривают существование простейших в качестве отдельного царства Protista, в пределах которого выделяется до 45 типов организмов (Corliss, 1984), причем многие из них играют существенную роль в водных экосистемах. Почти все простейшие – космополиты: одни и те же виды встречаются во всех географических зонах, на всех континентах мира, включая Антарктиду и острова Арктики. Некоторые из них обитают как в пресных водоемах, так и в морях, хотя существуют целые таксоны, характерные только для морей и океанов или только для пресных вод.

Таксономическое разнообразие гетеротрофных жгутиконосцев и саркодовых в водохранилищах Верхней Волги, а также в малых реках и озерах региона представлено в табл. 2.8 и 2.9. Список видов простейших указан в Приложении.

Таблица 2.8

Таксономическое разнообразие гетеротрофных жгутиконосцев (тип SARCOMASTIGOPHORA, подтип MASTIGOPHORA) в водохранилищах, малых реках и озерах Верхней Волги

Таксоны	Число таксонов					
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Шекснинское	Горьковское	Малые реки и озера
Класс ZOOMASTIGOPHOREA						
Отряд	10	7	11	3	4	10
Семейство	7	4	7	3	4	8
Род	26	17	31	9	10	23
Класс RHYTOMASTIGOPHOREA (гетеротрофные беспластидные виды)						
Отряд	3	3	3	2	3	3
Семейство	2	1	3	1	1	3
Род	11	5	16	4	5	12

Говоря о биологическом разнообразии жгутиконосцев, в частности гетеротрофных, следует отметить, что для региона Верхней Волги, как, впрочем, и всего Волжского бассейна, характерны одни и те же виды, хотя их число может варьировать в зависимости от сезона и гидрологической или экологической обстановки. Общность видового состава наиболее ярко проявляется при изучении планктонных форм жгутиконосцев. У бентосных форм или обрастателей это единообразие выражено не столь ясно, поскольку для них характерна мозаичность распределения. Биотоп некоторых бентосных форм может быть ограничен несколькими квадратными миллиметрами (и даже менее). В этой связи необходимо упомянуть, в первую очередь, анаэробных жгутиконосцев из отрядов Diplomonadida и Trichomonadia, распространение которых тесно связано с присутствием или отсутствием кислорода. В водохранилищах Верхней Волги на весьма значительной площади дефицит кислорода отмечается в Иваньковском водохранилище, в частности под сплавами. В этих условиях активно развиваются и представители выше названных отрядов. Кроме того, анаэробные условия могут возникать в илах, трупах животных и разлагающихся растениях. Те же виды жгутиконосцев в массе развиваются в трупах инфузорий, коловраток, дафний. В данном случае можно говорить о микробиотопе, существующем сравнительно короткое время. Присутствие кислорода в окружающей среде не мешает жизнедеятельности жгутиконосцев внутри тел погибших животных.

Большинство встречающихся в Волжских водохранилищах жгутиконосцев – эврибионтные виды с широким спектром экологической валентности. Некоторые виды жгутиконосцев способны усваивать растворенное органическое вещество непосредственно из воды. При увеличении содержания органических веществ резко возрас-

тает также численность бактерий (основной пищи жгутиконосцев) и одновременно – численность целого ряда таксономических группировок гетеротрофных жгутиконосцев.

Таким образом, с увеличением сапробности растет и видовое разнообразие, но только до определенного предела, а затем происходит выпадение из биоценоза большинства видов с сохранением α -мезосапробов, достигающих высокой численности. Наибольшее же видовое разнообразие (при прочих равных условиях) наблюдается в биоценозах обрастаний мезосапробных зон.

Таблица 2.9

Таксономическое разнообразие саркодовых (тип SARCOMASTIGOPHORA, подтип SARCODINA) в водохранилищах, малых реках и озерах Верхней Волги

Таксоны	Число таксонов					
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Шекснинское	Горьковское	Малые реки и озера
Надкласс RHIZOPODA						
Класс LOBOSEA						
Подкласс Gymnamoebia						
Отряд	1	1	2	–	–	2
Семейство	1	1	2	–	–	2
Род	1	1	4	–	–	4
Подкласс Testacealobosia						
Отряд	1	1	1	–	1	1
Семейство	5	2	4	–	2	6
Род	5	2	5	–	2	7
Класс FILOSEA						
Подкласс Testaceaifilosia						
Отряд	1	1	1	–	1	1
Семейство	1	1	2	–	1	3
Род	1	1	2	–	1	4
Надкласс ACTINOPODA						
Класс HELIOZOEAE						
Отряд	–	–	2	–	–	3
Семейство	–	–	2	–	–	3
Род	–	–	5	–	–	10

3.2. Инфузории

Наиболее эволюционно продвинутой и морфологически сложной группой свободноживущих простейших являются инфузории. Они широко распространены во всех природных зонах земного шара - от Антарктики до экваториальной Африки. С одинаковым успехом инфузории освоили как морские (Бурковский, 1984), так и пресноводные водоемы (Мамаева, 1979; Чорик, 1968), где встречаются в составе всех известных экологических групп – бентоса, планктона, перифитона, нейстона и др.

В водохранилищах Верхней Волги фауна инфузорий представлена 187 видами, относящимися к 100 родам, 63 семействам, 17 отрядам, 3 классам. Инфузории принадлежат к различным сообществам: 51 вид – к планктону, 33 – к бентосу, 55 – к перифитону. Кроме того, 45 видов отнесены к группе функционально переходных, поскольку могут развиваться сразу в нескольких биотопах. Установлено, что видовое разнообразие инфузорий в составе биотопов снижается в направлении: перифитон – планктон – бентос. В своем сезонном развитии они могут переходить из одного биотопа в другой, поддерживая необходимый уровень трофических взаимоотношений. Большинство инфузорий обладает широким диапазоном толерантности к изменению различных параметров среды. Присутствие в планктоне водохранилищ большого количества типично бентосных (по морфологии и экологии) или перифитонных видов, как правило, указывает на повышенную турбулентность водной среды, а не на принадлежность видов к данному биотопу (Жариков, 1999). Среди инфузорий можно выделить группу звритермных форм, которые в большом количестве развиваются в течение всего года: *Tintinnidium fluviatile*, *Codonella cratera*, *Strombidium viride*, *Strobilidium velox*. Среди инфузорий немало эфемерных форм, развивающихся в течение короткого периода, однако дающих очень высокую численность. К ним относятся многие весенние виды: *Stokesia vernalis*, *Bursellopsis spumosa*, *Cyclotrichium viride*, *Paradileptus elephantinus*.

К настоящему времени наиболее полно изучена фауна свободноживущих инфузорий Иваньковского (103 вида), Рыбинского (158), Куйбышевского (155) и Саратовского (152) водохранилищ. Поэтому представленные данные (табл. 2.10) отражают не столько биоразнообразие, сколько степень изученности инфузорий в подавляющем большинстве водохранилищ волжского каскада.

**Таксономическое разнообразие инфузорий (тип CILIOPHORA)
в водохранилищах, малых реках и озерах Верхней Волги**

Таксоны	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Малые реки и озера
Класс KINETOFRAGMINOPHOREA				
Отряд	8	4	10	4
Семейство	18	4	25	8
Род	30	5	46	13
Вид	42	5	71	15
Класс OLIGOHYMENOPHOREA				
Отряд	2	2	3	3
Семейство	10	3	17	7
Род	16	3	26	7
Вид	33	3	45	8
Класс POLYHYMENOPHOREA				
Отряд	3	1	3	3
Семейство	14	4	16	9
Род	17	5	22	11
Вид	28	6	36	12

4. Беспозвоночные

4.1. Зоопланктон

Фауна беспозвоночных пресных водоемов традиционно рассматривается по сообществам, приуроченным к основным биотопам: водной толще – зоопланктон, дну водоема – мейобентос и макрозообентос, прибрежным зарослям – фауна зарослей (зоофитос) и различным погруженным в водоем твердым субстратам – зооперифитон. Это подразделение водных беспозвоночных во многом условно, поскольку обитатели биотопов меняют их в зависимости от стадий развития, сезона года, изменений самого биотопа. Так, планктонные беспозвоночные имеют покоящиеся стадии, опускающиеся на дно и зимующие в наилке, среди наиболее легких органических детритных частиц. Это зимние яйца коловраток, ветвистоусых и т.д., копепоидитные стадии циклопов в диапаузе. Гетеротопные организмы (тендипедиды, ручейники, поденки) меняют два–три биотопа: наземный и воздушный (взрослые особи), толщу воды (кладки яиц, личинки первых возрастов), дно водоема и погруженные субстраты (личинки старших возрастов). Наиболее сложна по биотопическим группировкам фауна зарослей. Здесь присутствуют: пелагический, литоральный зоопланктон (роды *Ceriodaphnia*, *Bosmina*, *Simocephalus* и т.д.); придонные ветвистоусые – макротрициды, илиокрипты и хидориды (роды *Alona*, *Eurycercus*, *Acroperus* и т.д.), остракоды, циклопы, а также эпибионты – губки, мшанки, гидроиды. Последние совместно с обрастателями – водорослями образуют дополнительный субстрат для поселения ползающих и бегающих беспозвоночных: клещей, клопов, наидид, гарпактицид, гаммарид и т.д. Большое количество детрита, осаждающегося на макрофитах (и между ними), создает биотоп для донных животных. Макрофиты служат субстратом для прикрепления покоящихся яиц, а отмирая – предохраняют зимующие стадии и самих животных в диапаузе или анабиозе от промерзания.

Зоопланктон представлен тремя крупными группами водных беспозвоночных: коловратками, веслоногими и ветвистоусыми. Соотношение этих групп меняется в зависимости от типа водоема и его проточности. До зарегулирования Волги в зоопланктоне по числу видов преобладали коловратки (~32), а ракообразные (~19 видов) играли подчиненную роль. Веслоногие родов *Cyclops*, *Eucyclops*, *Diacyclops* встречались чаще и в большем количестве, чем ветвистоусые. Последние развивались в левобережных заливах и старицах (Волга и ее жизнь, 1978). После образования водохранилищ и резкого снижения скоростей течения на их озерных участках (в Главном плесе Рыбинского, приплотинных плесах Иваньковского и Горьковского) огромные акватории приобрели лимнические черты, что создало благоприятные условия для распространения и интенсивного развития озерного зоопланктона.

Речной участок верховьев Волги в районе г. Ржева населен в основном коловратками рода *Brachionus*. Из Верхневолжских озер (оз. Волго) поступают лимнические ракообразные родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Mesocyclops*, а также *Leptodora* и *Heteroscope*. Однако они быстро погибают на речном участке. Рачковый зоопланктон выносятся также р. Селижаровкой из оз. Селигер, но распространяется только на несколько километров по течению.

Речной участок Иваньковского водохранилища беден зоопланктоном; здесь присутствуют коловратки, копепоидитные стадии циклопов, донные хидориды, увлекаемые течением. Ниже г. Тверь вдоль правого берега вместе с городским стоком распространяются виды, обычные для очистных сооружений: коловратки родов *Brachionus*, *Lecane bulla* и т.д. Вдоль левого берега из чистых притоков попадают реофильные виды, в том чис-

ле рачок *Bosminopsis deitersi*. Рачковый планктон с высокой численностью и биомассой занимает нижневолжский участок от Шошинского плеса до края зоны влияния теплых вод Конаковской ГРЭС (Иваньковское водохранилище..., 1978). Весной здесь многочисленны коловратки родов *Synchaeta*, *Keratella*, *Brachionus*, ракообразные *Bosmina longirostris*, развивающаяся молодь родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Eudiaptomus*. Летом массового развития достигают: *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma*, *Leptodora*, *M. leuckarti*, *Th. crassus* и *Th. oithonoides*. Более разнообразен зоопланктон приплотинного участка. Здесь встречается *Limnosida*, *Heteroscope appendiculata*, *Bythotrephes*. Последние два вида в связи с эвтрофированием водоема стали относительно редки.

Зоопланктон Рыбинского водохранилища не однороден по его акватории. Волжский плес населен комплексом организмов, сходным по составу видов с зоопланктоном Иваньковского и сохраняющимся на протяжении Угличского водохранилища. Здесь основу численности и биомассы образуют виды, характерные для более эвтрофных вод и относящиеся к центральному лимнофаунистическому региону – представители родов *Brachionus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, *Mesocyclops*, р. *Thermocyclops* и т.д. (Ривьер, 1988). На участке бывшего устья р. Мологи, при впадении ее в Волгу, проходит граница между центральным и северным регионами. Большая часть Рыбинского водохранилища населена видами, принесенными с водами р. Шексны из оз. Белого, а затем из Шекснинского водохранилища, зоопланктон которого образовался из «белозерских» форм. В Рыбинском водохранилище Главный плес наиболее сходен по составу зоопланктона с оз. Белым. Здесь доминируют: роды *Keratella* и *Kellicottia*, виды *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis lucksiana*, *Daphnia longispina* и *D. galeata*, *Bosmina longispina*, а также род *Eudiaptomus*; более часто встречаются роды *Limnosida*, *Heteroscope*, *Bythotrephes* – лимнические формы, обычные для крупных озер Северо-Запада. Шекснинский плес в настоящее время подвергается антропогенному влиянию (бытовые и промышленные стоки г. Череповца, нефтепродукты, интенсивное судоходство, рекреация). Зоопланктон в верховьях и средних участках плеса представлен многими формами, поступающими сюда не со стоком из приплотинного участка вышележащего Шекснинского водохранилища, а из загрязненных малых рек в пределах г. Череповца (Ягорба, Кошта и др.). В пределах города и ниже его на 7–10 км распространены коловратки р. *Brachionus*, в жаркие годы расселяются *Moina*, обычна *Bosmina longirostris*. Зоопланктеры, вносимые стоком р. Шексны, в пределах г. Череповца заметно уменьшают свою численность (Ривьер, 1993).

Моложский плес в настоящее время менее всего подвержен эвтрофированию и загрязнению. Расположенное в его верховьях Восьегонское расширение отличается самой высокой плотностью рачка битотрефа, который проник в Рыбинское водохранилище из оз. Белое, заселил сначала Шекснинский плес, затем Главный и позднее, распространяясь против течения р. Мологи, – Моложский плес.

Планктонное население беспозвоночных толщи воды Горьковского водохранилища, при наполнении его водами Рыбинского, сформировалось быстро, в течение первых 2–3 лет (Волга и ее жизнь, 1978). Наибольшее сходство с зоопланктоном Рыбинского водохранилища имеет нижний озерный участок Горьковского, где формы водоема-донора нашли наиболее благоприятные условия обитания. Здесь многочисленны представители родов *Keratella*, *Kellicottia*, *E. lucksiana*, род *Eudiaptomus*, *Daphnia galeata* и *D. longispina*, *Bosmina longispina* и *B. coregoni*; обычны *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Diaphanosoma*.

В верхнем речном участке Горьковского водохранилища сходство планктонного населения с зоопланктоном приплотинной части Рыбинского уменьшается по мере продвижения воды вниз по реке и воздействия течения. Быстрее всего выпадают крупные лимнофильные формы: *Conochilus hippocrepis*, *Limnosida*, *Heteroscope*, *Bythotrephes*. Зоопланктон пополняется многими видами, поступающими из малых рек – боковых притоков. Весной вместе с их стоком в водохранилище поступают коловратки рода *Brachionus*, летом – рачки: *Bosmina longirostris*, виды рода *Ceriodaphnia*. Большое влияние на состав зоопланктона района г. Костромы оказывают два основных фактора: во-первых, сток р. Костромы, несущей свои воды из Костромского расширения, а во-вторых – сточные воды г. Костромы. На участке наибольшего влияния Костромской ГРЭС зоопланктон значительно обедняется, многие ветвистоусые и даже панцирные коловратки, например *Euchlanis lucksiana*, отмирают.

Весной (в мае 1992 г.) на речном участке Горьковского водохранилища (до г. Костромы и зоны влияния теплых вод) в зоопланктоне по численности доминировали коловратки: *Synchaeta oblonga* (до 59.4%), *S. pectinata* (до 14%), *Brachionus calyciflorus* (до 19%), *B. angularis* (до 14%), *Polyarthra dolychoptera* (до 14%); *Euchlanis dilatata* (до 9.4%). В весенний период коловратки значительно превосходили ракообразных как по числу видов (18), так и по численности. Среди последних было несколько больше видов веслоногих (7), чем ветвистоусых (6). Наибольшую численность имели *Cyclops kolensis* (до 5%) и *C. vicinus* (до 3%), встречались первые особи *Mesocyclops* (до 2.8%) и *Thermocyclops oithonoides* (до 1.4%). Среди ветвистоусых доминировал *Chydorus sphaericus* (до 11.3%), попадающий сюда из Волжского плеса Рыбинского водохранилища и хорошо переносящий влияние проточности. Представители рода *Bosmina* – *B. longirostris*, *B. longispina*, *B. coregoni*, *B. crassicornis* – составляли в сумме около 1% численности.

Летом (август 1992 г.) в речной части Горьковского водохранилища 100%-ную встречаемость среди ветвистоусых имела только *Daphnia galeata*; более чем в половине наблюдений регистрировались *Leptodora* (61%) и *Limnosida* (55%), затем следовали массовые виды: *Diaphanosoma* (44%), *Daphnia cucullata* и *Bosmina longispina* (по 33%), *Bythotrephes* (38%) и *Chydorus* (22%). В нижних районах речного участка (район городов Плеса и Кинешмы) разнообразие зоопланктона возрастало, особенно за счет ветвистоусых, увеличивалась их роль в биомассе (табл. 2.11).

**Число видов основных групп зоопланктона на участке
Ярославль–Кинешма в августе 1990–1992 гг.**

Основные группы	Верхний речной участок		Нижний речной участок		г. Юрьевец	Верхний бьеф ГЭС
	г. Ярославль	г. Кострома	г. Плес	г. Кинешма		
Rotatoria	3	4	4	4	4	1
Copepoda	3	4	8	5	3	8
Cladocera	3	5	8	8	6	6

Примечание. Пробы брались выше и ниже городов, а также у левого и правого берегов.

В видовом составе зоопланктона малых рек Верхней Волги зарегистрированы почти все виды, характерные для региона. В целом, биоразнообразие формируется в зависимости от характера истока реки, связи речного русла с пойменными водоемами, а также от наличия различных мозаичных структур речной системы – плесов, затонов, слепых рукавов, бобровых прудов и т.д. В пределах любой речной системы выделяются три основных комплекса зоопланктона: открытой воды, фитофильный и придонный. В зоопланктоне участков открытой воды наблюдается высокое видовое разнообразие в результате попадания сюда организмов, вымываемых из придонного и прибрежного комплексов. В зарослевой зоне зоопланктон имеет наибольшие показатели качественного развития.

Биоразнообразие зоопланктона малых рек представлено на всех основных биотопах неравномерно, подчиняясь следующим закономерностям. Так, число видов увеличивается от истоков к устью; максимальное число видов регистрируется на участках с пониженными скоростями течения; при увеличении проточности зарослевая и стрежневая зоны находятся в наиболее тесном контакте; восстановление видового состава зоопланктона после тех или иных воздействий (например, дождевых паводков) происходит за счет поступления видов из биотопов, выступающих в роли рефугиумов¹.

Список видов основных групп мезофауны водохранилищ Верхней Волги (на участке от верховьев Волги до верхнего бьефа Горьковской плотины, а также в малых реках этого региона) приводится в Приложении.

4.2. Макрозообентос

До зарегулирования Волги ее бентос был представлен типичными для равнинной реки макробеспозвоночными. Их состав, распределение и обилие во многом зависели от населяемого ими грунта. На Верхней Волге до образования водохранилищ дно реки было покрыто каменистыми крупно-песчаными грунтами, поросшими водяным мхом, зарослями элодеи и роголистника (Волга и ее жизнь, 1978). На песках встречались единичные особи хирономид, моллюсков, наидид и нематод, с очень низкой суммарной биомассой. Несколько богаче была фауна заросших камней, где основную роль играли мшанки, наидиды, личинки поленок, хирономид и ручейников. Каспийские ракообразные, широко распространенные на Средней и Нижней Волге, в верховьях практически не встречались, и только недалеко от устья р. Мологи была отмечена мизиды *Paramysis ullskyi*.

Создание водохранилищ вызвало чрезвычайно сильные изменения в бентосе Волги. Главной причиной этого было значительное падение скоростей течения на месте образовавшихся водоемов и последовавшее за этим заиливание русла реки, что, в свою очередь, привело к образованию пелофильных биоценозов. Доминировавшие ранее псаммо- и литофильные биоценозы остались только на тех участках Волги, где сохранилось, хотя и в ослабленном виде, речное течение. Однако и здесь эти биоценозы претерпели значительные изменения.

Пресноводный зообентос – наиболее разнообразная группа водных животных Верхней Волги, включающая 8 типов и 17 классов. Только из числа насекомых здесь обитают представители 12 отрядов, включающих в себя 78 семейств (Волга и ее жизнь, 1978; Щербина и др. 1997). Подавляющее большинство обнаруженных в составе макрозообентоса видов (табл. 2.12) принадлежит к сем. Chironomidae – гетеротопным беспозвоночным, большую часть жизни проводящим в водной среде. Среди гомотопных беспозвоночных, наиболее широко представлены две группы – олигохеты и моллюски. В настоящее время в рассматриваемых водохранилищах на долю трех указанных групп приходится 71–85% от общего числа зарегистрированных видов (Щербина и др., 1997).

Обнаружение нового для водохранилища вида вовсе не означает, что ранее его здесь действительно не было. Вероятнее всего, его не находили из-за редкой встречаемости или не определяли. Значительное видовое богатство Рыбинского водохранилища связано, в первую очередь, с хорошей изученностью данного водоема, который является базовым для Института биологии внутренних вод РАН. Подавляющее большинство видов здесь было обнаружено в периодически осушаемом закрытом и полужакрытом прибрежье, где наряду с фитофильными беспозвоночными, хорошо переносящими длительные периоды осушения и промораживания (Луферов, 1965; Митропольский, 1965, 1978), обитают массовые короткоциклового гетеротопные виды – хирономиды, мокрецы, поленки, успевающие даже за столь короткий водный период завершить полный цикл

¹ Материалы по зоопланктону малых рек представлены А.В. Крыловым

мокрецы, поденки, успевающие даже за столь короткий водный период завершить полный цикл своего развития. На остальных трех водохранилищах (Иваньковском, Угличском и Горьковском) макрозообентос собирали значительно реже и на меньшем числе станций, расположенных, как правило, в глубоководной зоне водохранилищ, где фауна существенно беднее, чем в закрытом прибрежье, заросшем макрофитами.

Таблица 2.12

Видовое разнообразие донных макробеспозвоночных в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Общее число видов
Иваньковское	101	54	46	256
Рыбинское	216	76	48	476
Горьковское	87	42	60	235

Структура донных сообществ, в том числе и видовая, зависит от многих абиотических факторов, среди которых наиболее важными являются характер грунта, глубина водоема, кислородный режим и трофические условия. Как известно, для каждого типа грунтов характерны свои доминирующие виды и сообщества. В то же время, на одинаковых грунтах с увеличением глубины одни биоценозы заменяются другими, что хорошо было показано при изучении годовой динамики макрозообентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Щербина, 1993).

В первые годы существования водохранилищ характерной особенностью донных сообществ являлось отсутствие в мелководной и глубоководной зонах доминирующих видов и стабильных комплексов, которые наблюдаются здесь в последние 15–20 лет.

Сразу после заполнения водохранилищ и начавшегося их заиления, происходило разрушение реофильных биоценозов. При этом элементы пелофильных биоценозов из слабопроточных участков русла и затонов стали расселяться по заиленному руслу, постепенно выходя за его пределы на затопленную сушу. После достижения проектной отметки уровня и замедления течений, наступала стадия «временного биоценоза мотыля» (Мордухай-Болтовской, 1961). Основу макрозообентоса в этот период составляли хирономиды, из которых около 90% по биомассе приходилось на личинок и куколок *Chironomus* f. l. *plumosus*. В дальнейшем вклад личинок мотыля в суммарную биомассу зообентоса постепенно снижался, и через 2–3 года наступала третья, наиболее длительная стадия образования постоянных биоценозов. Дальнейшее формирование доминирующих видов и комплексов в различных зонах происходило по-разному.

В глубоководной зоне (глубина 4.5 м и более) в начале третьей стадии основу макрозообентоса по биомассе составляли моллюски из сем. *Pisidiidae*. Это было ярко выражено в Иваньковском (Митропольский, 1973) и Горьковском (Митропольский, Бисеров, 1982) водохранилищах, где на долю этих моллюсков приходилось около 50% от общей биомассы макрозообентоса. Начиная с середины 60-х годов доминирующие виды и комплексы в глубоководной зоне сформировались, и дальнейшие изменения связаны с возрастанием их роли по мере повышения трофического статуса водоемов и увеличения толщины иловых отложений. В настоящее время более 90% численности и биомассы макрозообентоса глубоководной зоны верхневолжских водохранилищ образуют 5 видов тубифицид – *Tubifex newaensis*, *T. tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenis hammoniensis*, *P. moldaviensis*, 3 вида хирономид – *Chironomus plumosus*, *Procladius choreus*, *Cryptochironomus obreptans* и моллюски – *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*. В верховьях всех плесов водохранилищ, где существует слабое течение, а заиление на песках не столь значительно, по биомассе и численности доминируют представители пелопсаммо-реофильного комплекса – *Tubifex newaensis*, *Potamothenis moldaviensis*, *Chironomus muratensis*, *Cryptochironomus obreptans*. По мере замедления течения и увеличения толщины ила на первое место выходят представители пелофильного комплекса – *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenis hammoniensis*, *Tubifex tubifex*, *Chironomus plumosus*, *Procladius choreus*.

В мелководной зоне водохранилищ формирование доминирующих видов и комплексов протекало значительно дольше и сложнее, чем в глубоководной. В первые годы наводнения водоемов интенсивно разрушались затопленные ландшафты, разлагалась наземная растительность. В этот период доминировали гетеротопные беспозвоночные – личинки из родов *Glyptotendipes* и *Chironomus*. Последующие изменения в составе бентоса на мелководьях различного типа происходили по-разному.

В закрытом и, отчасти, в полужакрытом прибрежье вследствие быстрого заиления и развития зарослей макрофитов сформировалась фауна, способная выдерживать длительные безводные периоды и промораживание. Ее основу составляли фитофильные представители моллюсков и хирономид – массовые обитатели временных водоемов. Здесь, среди зарослей, развился богатый фитофильный биоценоз, состоящий из легочных брюхоногих моллюсков, хирономид, стрекоз, ручейников, поденок и т.д. Непосредственно в грунтах преобладали моллюски из родов *Valvata* и *Euglesa*, способные выдерживать длительные периоды осушения (Митропольский, 1978), а также хирономиды родов *Polypedilum*, *Chironomus*, *Psectrocladius*, *Procladius*, *Cladotanytarsus* и некоторых других родов, имеющие короткий жизненный цикл или устойчивые к высыханию стадии развития. Как показал сравнительный анализ, с начала 70-х годов и по настоящее время доминирующие виды и комплексы остались неизменными, и преобладание какого-либо вида тесно связано с его многолетними циклами.

Наиболее длительный процесс формирования донных сообществ наблюдался в открытом мелководье, где

интенсивно шло разрушение затопленных биотопов и образование новых. В настоящее время почти все открытое мелководье волжских водохранилищ представлено песчаными отмелями; здесь в наибольшей степени проявляется действие прибойной волны и практически отсутствуют заросли. В верхнем горизонте прибрежной зоны Рыбинского и озерной части Горьковского водохранилищ до 90% численности и биомассы макрозообентоса составляют личинки *Lipiniella araneicola* (ранее отсутствовавшие здесь) и *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*. В нижнем горизонте по численности преобладают хирономиды *Polypedilum bicrenatum*, *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*, *Stictochironomus crassiforceps*, а по биомассе – *Chironomus muratensis* и олигохета *Tubifex newaensis*. В зоне возможного осушения и на склоне речных участков плесов, наряду с двумя последними видами, большой вклад в биомассу бентоса вносят олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*, а в наименее загрязненных зонах – байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*. По численности, помимо указанных олигохет, доминируют мелкие представители хирономид из родов *Polypedilum* и *Cladotanytarsus*.

Ранее не отмеченные или считавшиеся редкими и малочисленными в водоемах бассейна Верхней Волги *Potamothrix bedoty* и *Ilyodrilus templetoni* в настоящее время широко распространены и (по обилию) могут входить в число доминантных или субдоминантных видов олигохет (Щербина и др. 1997). К числу мигрантов, активно заселяющих водохранилища с конца 60-х – середины 80-х годов принадлежат *Psammoryctides moravicus*, *Potamothrix heuseri* и *P. vej dovskiyi*. Последний из этих видов на русловых участках Рыбинского и Горьковского водохранилищ образует устойчивые, размножающиеся популяции и по численности входит в состав доминирующих видов. В середине 80-х годов произошло самовселение байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* в Рыбинское водохранилище и каспийской полихеты *Hypania invalida* в Ивановское и Горьковское водохранилища, а также в верховья Волжского плеса Рыбинского. В середине 90-х годов в речных плесах Рыбинского и Горьковского водохранилищ и на значительной площади Угличского появилась бугская дрейссена – *Dreissena bugensis*, которая в 2000 г. не была обнаружена только в Ивановском водохранилище. Вселение указанных видов сопровождалось «взрывом» численности, который характерен для некоторых аутоакклиматизантов (Карпевич, 1975).

Список видов основных групп макробеспозвоночных водохранилищ Верхней Волги, обнаруженных в зоне зарослей, а также на различных донных биотопах и субстратах, приводится в Приложении. При составлении списка обнаруженных видов за основу был принят вариант, опубликованный ранее (Волга и ее жизнь, 1978) и дополненный материалами за последующий период изучения различных водоемов бассейна Верхней Волги. В общий список видов сем. Chironomidae авторами не были включены особи, идентифицированные только по имаго.

5. Ихтиофауна

5.1. Таксономическое разнообразие ихтиофауны

На исходе второго тысячелетия в бассейне Верхней Волги отмечено присутствие 69 видов рыб и рыбообразных, относящихся к 52 родам, 23 семействам, 12 отрядам и 2 классам. Наибольшее число таксонов приходится на долю карпообразных (36 видов, 26 родов, 4 семейства), окунеобразных (9 видов, 7 родов, 4 семейства) и лососеобразных (8 видов, 6 родов, 5 семейств). До зарегулирования стока ихтиофауна региона была представлена 38 видами жилых рыб и 6 видами мигрантов (каспийская минога, русский осетр, белуга, севрюга, белорыбица – каспийские мигранты и речной угорь – балтийский мигрант). Уже в начале XX века отмечается уменьшение числа проходных каспийских видов в бассейне Средней и Верхней Волги. Так, например, только отдельные особи каспийских мигрантов поднимались выше устья р. Камы (Берг, 1949). До постройки Горьковского гидроузла (1958 г.) на Верхней Волге ежегодно вылавливалось не более 20–30 экз. белорыбицы (Васильев, 1955). Наличие остальных каспийских видов в регионе подтверждалось только ссылками на работы прошлого века. Присутствие угря в бассейне преимущественно обусловлено неоднократными выпусками его молоди в оз. Селигер и Верхневолжском водохранилище (Никаноров, Баранова, 1989). Кроме того, существует мнение, что отдельные особи угря могут проникать в Верхнюю Волгу из балтийского бассейна через судоходные каналы (Берг, 1949а). Аборигенная фауна бассейна была представлена широко-ареальными европейскими и евро-сибирскими видами и не имела в своем составе региональных эндемиков видового ранга. Зоогеографическая специфика Верхней Волги определялась наличием реликтовых популяций ряпушки и снетка в некоторых озерах бассейна, присутствием хариуса в русле Волги и притоках от истока до г. Рыбинска и ручьевой форели в отдельных притоках верховьев, а также отсутствием каспийских сельдевых. В экологическом отношении ихтиофауна собственно русла Верхней Волги не имела существенных отличий от фауны ее притоков и содержала одни и те же реофильные виды, присущие бассейну.

После зарегулирования Верхней Волги каспийские мигранты полностью выбыли из состава ихтиофауны бассейна. Численность таких жилых видов, как хариус, волжский подуст и голавль, катастрофически снизилась, и в настоящее время они представлены малочисленными локальными популяциями в бассейнах отдельных крупных притоков и малых реках (Кострома, Молога, Суда, Шексна, Юхоть, Нерль и др.), а в русле Волги – только выше г. Тверь. Отсутствуют достоверные сведения о существовании самовоспроизводящихся популяций ручьевой форели. Присутствие форели главным образом обусловлено случайным ее проникновением с рыбободных заводов. В основном, это не ручьевая форель (*Salmo trutta*), а радужная (*Salmo gairdneri*), в значительной степени вытеснившая ручьевую в качестве объекта товарного выращивания (Кудерский, 2001). Един-

ственный жилой вид осетровых бассейна Верхней Волги – стерлядь, которая до зарегулирования стока имела популяции промысловых размеров, а в настоящее время сохранила немногочисленную самоподдерживающуюся популяцию только в Горьковском водохранилище и ряде его притоков, а также, вероятно, в р. Молога (Стрельникова и др., 1997). Редкое обнаружение единичных экземпляров стерляди в других водохранилищах и водоемах бассейна связано с искусственным воспроизводством. Тем не менее, ни один из жилых аборигенных видов не выпал полностью из состава ихтиофауны, а некоторые виды существенно увеличили свою численность и расширили зону обитания. Популяции белозерских видов – ряпушки и снетка – расселились не только по всем водохранилищам Верхней Волги, но и по всем водохранилищам волжского каскада. Существенно возросла численность популяций таких озерно-речных видов рыб, как лещ, плотва, синец, густера, чехонь, окунь и судак. В связи с колонизацией бассейна Верхней Волги дрейссеной в водохранилищах (преимущественно в Рыбинском и Горьковском) сформировалась ходовая моллюсковая экоформа плотвы. Многие реофильные виды, исчезнувшие из зоны водохранилищ на первом этапе их формирования, сохранились в притоках. В результате сокращения антропогенной нагрузки на водосборе в 90-х годах численность этих видов возросла и продолжает возрастать (голец, белоперый и обыкновенный пескари, обыкновенный голянь, быстрянка, верховка). Некоторые реофильные виды в настоящее время освоили или осваивают устьевые участки и защищенные литорали водохранилищ (язь, елец, обыкновенная и сибирская щиповки, бычок-подкаменщик), а белоперый пескарь – даже русловую часть Ивановского водохранилища. В последние годы в водохранилищах, особенно в Рыбинском, наблюдается расширение зоны обитания сома и жереха.

Начиная с 30-х годов в бассейне Верхней Волги неоднократно предпринимались попытки акклиматизации, зарыбления и разведения целого ряда видов, большинство из которых исторически чужды бассейну (Веригин, 1956; Виктор, 1992; Кудерский, 1973; 2001; Никольский, 1956; Никаноров, Баранова, 1989; Поддубный, 1978; Шатуновский и др., 1988):

Сибирский осетр – *Acipenser baeri* (Brandt);
 Веслонос – *Polyodon spathula* (Walbaum);
 Форель радужная – *Salmo gairdneri* (Richardson, 1856);
 Кижуч – *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792);
 Обыкновенный сиг – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus);
 Пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin);
 Угорь – *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758);
 Сазан – *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758);
 Белый амур – *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes);
 Пестрый толстолобик – *Aristichthys nobilis* (Richardson);
 Белый толстолобик – *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes);
 Малоротый буффало – *Ictiobus bubalus* (Rafinesque);
 Большеротый буффало – *I. cyprinellus* (Valenciennes);
 Черный буффало – *I. niger* (Rafinesque);
 Канальный сомик – *Ictalurus punctatus* (Rafinesque);
 Большеротый окунь – *Micropterus salmoides* (Lacepede);
 Змеголов – *Channa argus* (Cantor, 1842);
 Гамбузия – *Gambusia affinis* (Baird et Girard).

Большинство этих видов изредка встречается в уловах в естественных водоемах, однако только сазан в некоторых водохранилищах, в частности Рыбинском и Горьковском, представлен немногочисленными самовоспроизводящимися популяциями.

Более результативной оказалась случайная акклиматизация ротана и гуппи. Ротан освоил ряд естественных водоемов на водосборе и в настоящее время обнаруживается даже в литоральной зоне Ивановского и Горьковского водохранилищ, а также в небольших искусственных водоемах вблизи больших городов. Многочисленные популяции гуппи появились в прудах-отстойниках очистных сооружений бытовых стоков ряда крупных городов региона (Тверь, Рыбинск, Ярославль) и в местах сброса техногенных теплых вод.

С 80-х годов в бассейне Верхней Волги появляются саморасселяющиеся беломоро-балтийские (девятиглая колюшка) и эвригалинные понто-каспийские виды (черноморско-каспийская тюлька, малая южная колюшка, бычок-кругляк, бычок-головач, звездчатая пугловка). Большинство этих видов обнаруживается редко. По-видимому, немногочисленные популяции образовали девятиглая колюшка в бассейне оз. Белое и бычок-кругляк – в бассейне Ивановского водохранилища. Ареал тюльки в бассейне Волги за 50 лет расширился от южного Каспия до Ивановского и Шекснинского водохранилищ включительно, его северная граница по состоянию на 2001 г. проходит по 60° с.ш. В настоящее время в Горьковском и Рыбинском водохранилищах тюлька образовала многочисленные популяции и вошла в состав видов-доминантов пелагического комплекса рыб-планктофагов. Кроме того, в бассейне Ивановского водохранилища появился такой широкоареальный, но ранее не представленный в регионе Верхней Волги вид, как горчак.

В целом, таксономическое, равно как и экологическое разнообразие Верхней Волги, возросло за счет распространения мелких короткоциклового видов. Фактически исчезли зоогеографические различия между фаунами Верхней и Средней Волги. Промысловые потери ихтиофауны Верхней Волги оказались значительно мень-

шими, чем на нижележащих участках, где проходные виды осетровых и сельдевых были одними из основных объектов промысла еще в 50-х годах. Более того, численность аборигенных промысловых популяций рыб Верхней Волги выросла в 5–10 раз и сохраняется на достаточно высоком уровне, обеспечивая рентабельность промысла. Перспективы сохранения современного генофонда ихтиофауны бассейна, включая поддержание численности редких видов, достаточно оптимистичны, при условии своевременного проведения комплекса природоохранных и воспроизводственных мероприятий.

Аналогичные процессы, связанные с расселением короткоциклового эстуарного вида и случайных вселенцев из других зоогеографических регионов наблюдаются во всех крупных реках Европы (Рейн, Дунай, Днепр). Особенности волжского процесса расселения видов состоят в том, что гидростроительство восстановило некогда существовавшие в позднем плейстоцене связи Каспийского бассейна с Черноморским и Беломоро-Балтийским бассейнами. А само сооружение водохранилищ смоделировало в реальных условиях систему чет-вертичных приледниковых озер и озеровидных водоемов Хвалынской трансгрессии Каспия. В этой системе осуществляется взаимопроникновение северных и южных фаунистических потоков. Рыбинское водохранилище играет роль важнейшего вторичного центра расселения как беломоро-балтийской, так и понто-каспийской фауны. Освоившие его организмы получают в дальнейшем возможность эффективного продолжения экспансии по всем направлениям.

5.2. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги

Таксономическое разнообразие ихтиофауны водоемов бассейна Верхней Волги характеризует приведенный ниже аннотированный каталог круглоротых и рыб. Каталог содержит описания тех видов рыбообразных и рыб, для которых водоемы бассейна Верхней Волги являются в настоящее время или являлись ранее частью их ареалов. Помимо них в каталог внесены виды рыб, самостоятельно расселяющиеся в бассейне, – независимо от наличия данных об их самовоспроизводстве в естественных условиях. Основанием к включению таких видов послужил ряд прецедентов, когда некоторые виды рыб проникали в бассейн и впоследствии закреплялись в нем (каспийская тюлька, белозерская ряпушка, снеток, ротан, бычок-кругляк и др.). В каталог не вошли виды-акклиматизанты, не достигшие натурализации в естественных водоемах бассейна.

К Л А С С CEPHALASPIDOMORPHI (PETROMYZONTES) – МИНОГИ

О Т Р Я Д PETROMYZONTIFORMES – МИНОГООБРАЗНЫЕ

С Е М. PETROMYZONTIDAE BONAPARTE, 1832 – МИНОГОВЫЕ

Р о д LAMPETRA Bonnatere, 1788 – обыкновенные миноги

1. Lampetra planeri (Bloch, 1784) – европейская ручьевая минога.

Широко распространенный по всему бассейну (но редко встречающийся) пресноводный немигрирующий вид. В водохранилищах не обнаружен. Населяет как верховья самой Волги, так и большинство малых рек бассейна. Предпочитает районы песчаных и мелко-галечных перекатов. Нерестится в мае–июне на каменистых перекатах. Самец прикрепляется ротовой воронкой к камню и расчищает гнездо овальной формы. Самка откладывает в него до 1500 икринок. После нереста производители погибают. Личинки ведут скрытый образ жизни, зарываясь в песчаный грунт, питаются растительными остатками. На пятом году жизни личинка претерпевает метаморфоз и превращается во взрослую миногу. Длина тела при этом сокращается. Взрослые миноги не питаются и живут за счет накопленного жира. Хозяйственного значения данный вид не имеет. Занесен в список редких рыб Европы и в Красную Книгу МСОП (IUCN Red List..., 1996). Намечен к занесению в «Красную книгу Ярославской области».

Р о д CASPIOMYZON Berg, 1906 – каспийские миноги

2. Caspiomyzon wagneri (Kessler, 1870) – каспийская (волжская) минога.

До зарегулирования Волги изредка поднималась до верховьев (Берг, 1948). В настоящее время в бассейне Верхней Волги вид не встречается.

ГРУППА PISCES – РЫБЫ

К Л А С С OSTEICHTHYES – КОСТНЫЕ РЫБЫ

ПОДКЛАСС ACTINOPTERYGII – ЛУЧЕПЕРЫЕ

О Т Р Я Д ACIPENSERIFORMES BERG, 1940 – ОСЕТРООБРАЗНЫЕ

С Е М. ACIPENSERIDAE BONAPARTE, 1832 – ОСЕТРОВЫЕ

Р о д ACIPENSER Linnaeus, 1758 – осетры

3. Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758 – стерлядь.

До зарегулирования Волги стерлядь была наиболее массовым видом осетровых в бассейне Верхней Волги. По Волге до Твери и на р. Шексне велся активный промысел. В настоящее время самоподдерживающиеся, но крайне немногочисленные популяции стерляди имеются только в нижней части Горьковского водохранилища (ниже г. Юрьевец). В Рыбинском водохранилище вплоть до середины 70-х годов ее молодь ловилась в верховьях Волжского и Шекснинского плесов (Поддубный, 1971). Крупные особи весом до 2,5 кг изредка встречались в Главном плесе. В последующие годы случаи поимки стерляди не зарегистрированы. Неоднократно предпринимались попытки восстановления стад стерляди в Ивановском и Рыбинском водохранилищах (Никаноров, Баранова, 1989; Поддубный, 1978), в последнем из которых работы по реинтродукции ведутся и в настоящее время. Однако ощутимых результатов это пока не дало – не зарегистрировано случаев полового созревания и естественного воспроизводства. Стерлядь является видом с весьма продолжительным жизненным циклом. В Горьковском водохранилище ее максимальный возраст составляет 28 лет, в уловах обычны рыбы в возрасте 11–12 лет (Лысенко, 1990). Самцы стерляди созревают на 4–6-м годах жизни, самки – на 7–9-м. Размножается в мае–июне, на биотопах с быстрым течением. В водохранилищах существенно нарушены условия ее естественного воспроизводства – сократились литоральные площади, отсутствуют необходимые параметры проточности и грунтов для нереста; поэтому популяции чрезвычайно малочисленны. Стерлядь – бентофаг. Предпочитает личинок хирономид, мошек, поденок, моллюсков, охотно поедает икру, отложенную другими рыбами (Болдина, 1966).

Стерлядь занесена в Красную Книгу МСОП и «Красную книгу России», намечена к включению в «Красную книгу Ярославской области».

4. Acipenser gueldenstaedtii Brandt, 1833 – русский осетр.

До зарегулирования русский осетр регулярно заходил в бассейн Верхней Волги (Державин, 1947). В настоящее время отсутствует.

5. Acipenser stellatus Pallas, 1771 – севрюга.

До зарегулирования севрюга проникала выше г. Тверь (Державин, 1947). В настоящее время в бассейне Верхней Волги не встречается.

Р о д HUSO Brandt, 1869 – белуги

6. Huso huso (Linnaeus, 1758) – белуга.

До зарегулирования белуга поднималась до Рыбинска и Твери (Кисилевич, 1926). В настоящее время в бассейн Верхней Волги не проникает.

О Т Р Я Д CLUPEIFORMES BLEEKER, 1859 – СЕЛЬДЕОБРАЗНЫЕ

С Е М. CLUPEIDAE CUVIER, 1816 – СЕЛЬДЕВЫЕ

Р о д CLUPEONELLA Kessler, 1877 – тюльки

7. Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька.

В Волге обитает каспийский подвид тюльки. После зарегулирования Волги каспийская тюлька стала интенсивно распространяться вверх по волжским водохранилищам (Кожевников, 1984; Шаронов, 1971). С 1984 г. тюлька осваивает Горьковское водохранилище. В 1994 г. 2 экз. (половозрелая особь и сеголеток) впервые были пойманы в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В последующие годы наблюдался интенсивный рост численности тюльки. В настоящее время ее многочисленные косяки представлены по всем акваториям Горьковского и Рыбинского водохранилищ. Имеются сведения о поимке единичных экземпляров в Угличском водохранилище, а в 2000 г. небольшая самоподдерживающаяся популяция тюльки обнаружена в Мошковичском заливе Ивановского водохранилища. В 2001 г. установлено, что тюлька многочисленна на всем протяжении Шекснинского водохранилища до оз. Белого. В самом озере она не отмечена.

О масштабах численности тюльки в Рыбинском водохранилище свидетельствует ее частое обнаружение в пищевом рационе окуня и налима. По состоянию на 2000 г. общая численность тюльки в Рыбинском водохранилище оценивается в 3–4 млрд. особей. В районе г. Рыбинска ведется ее активный любительский промысел. Тюлька – пелагический вид, в Горьковском и Рыбинском водохранилищах она вошла в число супердоминантов пелагического комплекса рыб. Для верхневолжской тюльки характерен высокий темп роста, причем ее средние и максимальные размеры (90 и 130 мм соответственно) существенно превосходят таковые для каспийских популяций (60–90 мм соответственно). Средняя продолжительность жизни в условиях водохранилищ Верхней

Волги составляет 4 года. Половое созревание тюльки наступает на втором году жизни, плодовитость от 10 до 90 тыс. икринок. Нерест порционный: первое икрометание происходит во второй половине июня, второе – в июле–августе, в защищенных мелководных заливах и устьях крупных рек (Суда, Молога, Кондошский залив, Весегонское расширение, Шексна, Унжа, Кострома).

О Т Р Я Д SALMONIFORMES – ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ

ПОДОТ Р Я Д SALMONOIDEI – ЛОСОСЕВИДНЫЕ

С Е М. SALMONIDAE RAFINESQUE, 1815 – ЛОСОСЕВЫЕ

Р о д SALMO Linnaeus, 1758 – лососи

8. *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 – форель.

До зарегулирования регулярно отмечалась в бассейне Верхней Волги, особенно в верховьях реки (Берг, 1948; Животный мир..., 1917). В настоящее время вид отсутствует в бассейне. Изредка вылавливаются единичные экземпляры форели в водохранилищах, куда они случайно проникают с рыбоводных заводов.

С Е М. COREGONIDAE COPE, 1872 – СИГОВЫЕ

Р о д COREGONUS Lacepede, 1804 – сиги, ряпушки

9. *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка.

До зарегулирования в бассейне Верхней Волги ряпушка была представлена реликтовыми популяциями в озерных экосистемах верховьев Волги – Селигер, Вселуг, Белое, Плещеево (Переславское). После создания водохранилищ ареал ряпушки начал расширяться. Основным источником послужила популяция белозерской ряпушки. В 1943 г. она проникает в Рыбинское водохранилище, с 1956 г. отмечается в Горьковском водохранилище (Васильев, 1950; Решетников, 1980), а с начала 70-х годов – регистрируется в Ивановском водохранилище (Никаноров, 1973). В настоящее время стада ряпушки в Рыбинском и Горьковском водохранилищах относительно многочисленны, и вид входит в состав ядра пелагического комплекса в качестве субдоминанта. В водохранилищах ряпушка преимущественно концентрируется в открытой пелагиали. Характерной чертой популяций в водохранилищах является значительная редукция генетической изменчивости. Так, если в озерах северо-запада России уровень генетической изменчивости в популяциях ряпушки составляет 28% (доля полиморфных локусов) и 12% (уровень гетерозиготности) (Локшина, 1983), то в Рыбинском водохранилище – 11.5% и 4% соответственно. Предполагается, что высокая численность водохранилищных стад ряпушки во многом обеспечивается наличием постоянного и достаточно интенсивного миграционного потока из материнских популяций Шекснинско-Белозерской системы (Слынько, 1997).

В водоемах разного типа ряпушка представлена разнообразными формами. В водохранилищах, как правило, обитает мелкая форма ряпушки (Поддубный, 1972). Продолжительность жизни 3–4 года, основу популяций составляют особи в возрасте 1–2 года. Самки созревают на втором году при длине 14–18 см, самцы – на первом, при длине 12–13 см. В глубоководных озерах, например в оз. Плещеево, обитает крупная форма ряпушки – «переславская сельдь» (Поддубный и др., 1989). В этой популяции доминируют особи 3–4 лет, имеющие длину тела 22–24 см и массу 100 г. Максимальный возраст 7 лет. Ряпушка – осенне-нерестующая рыба, период ее икрометания совпадает с началом образования ледяного покрова. Нерестится на твердом песчаном или каменистом грунте на глубине 2–4 м, икра донная, свободно лежит на песчаном субстрате. В Рыбинском водохранилище основные нерестилища ряпушки расположены в Главном плесе на всем протяжении от Центрального до Рожновского мысов, а также в зоне островов Трясье. Вылупление личинок из икры происходит к моменту вскрытия водоема. Планктофаг. Питается в толще воды, придерживаясь в водохранилищах и озерах глубоководных участков с более холодной водой. Основу пищи составляет зоопланктон – лептодора, босмина, диаптомусы. В Рыбинском водохранилище в ее пищевой рацион наряду с зоопланктоном входят насекомые и водоросли (Кияшко, Половкова, 1983). На Белом озере ведется периодический промысел ряпушки. Устойчивая высокая численность ряпушки в водохранилищах позволяет рассматривать ее в качестве перспективного объекта промысла. Ряпушка включена в Красную Книгу МСОП и в «Красную книгу России». Особую ценность представляют реликтовые озерные популяции ряпушки. Ряпушка озера Плещеево намечена к занесению и «Красную книгу Ярославской области».

Р о д STENODUS Richardson, 1836 – нельмы, белорыбицы

10. *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) – нельма, белорыбца.

Имеется два подвида: *S. l. leucichthys* (Güldenstädt, 1772) – белорыбца, эндемик Каспия, и *S. l. nelma* (Pallas, 1773) – нельма, имеющая циркумполярное распространение. Белорыбца до зарегулирования Волги поднималась до Твери и Ржева, а по Шексне – до оз. Белого. Последний массовый подход белорыбицы к плотине Ры-

бинской ГЭС отмечался осенью 1955 г. (Поддубный, 1978). После образования Горьковского водохранилища белорыбница в бассейне Верхней Волги больше не обнаруживалась. Водоёмы бассейна Верхней Волги не входят в состав ареала нельмы, однако изредка регистрируются единичные экземпляры этого подвида в оз. Белом, в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. Последняя по времени поимка нельмы имела место в Центральном плесе Рыбинского водохранилища в 1992 г. В 50-е годы предпринимались попытки акклиматизации кубенской нельмы в Рыбинском водохранилище, однако самовоспроизводящаяся популяция не возникла. Предполагается, что нынешние случаи обнаружения единичных экземпляров могут быть следствием интродукции или же результатом случайного естественного захода из бассейна Северной Двины. Нельма предлагается к занесению в «Красную книгу России» и «Красную книгу Ярославской области».

С Е М. THYMALLIDAE GILL, 1884 – ХАРИУСОВЫЕ

Р о д THYMALLUS Link, 1790 – хариусы

11. *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) – европейский (обыкновенный) хариус.

До зарегулирования хариус был распространен по всему бассейну Верхней Волги, как в притоках, так и в самой Волге до г. Рыбинска (Животный мир..., 1917). В настоящее время хариус сохранился преимущественно в притоках и верховьях Волги, изредка встречается в оз. Селигер. В бассейне Верхней Волги известна только речная форма хариуса. Предпочитает реки с каменистым и песчаным дном. Популяции малочисленны. Устойчивые популяции хариуса выявлены в реках Юхоть, Улейма (бассейн Рыбинского водохранилища) и Корожечна (бассейн Угличского водохранилища), а также в бассейне р. Молога. Хариус в бассейне Верхней Волги характеризуется небольшими размерами по сравнению с особями из других частей ареала. В среднем размер половозрелых особей не превышает 25 см. Хариус питается не только плавающими и донными организмами (личинки насекомых, черви, моллюски, икра других рыб), но и насекомыми, садящимися на поверхность воды. Нерестится в апреле, как правило, на 2–3-м годах жизни на песчано-галечных перекатах, зарывая в ямки оплодотворенную икру. Самка откладывает в среднем 5–8 тыс. икринок. Популяции хариуса бассейна Верхней Волги намечены к занесению в «Красную книгу Ярославской области».

ПОДОТРЯД OSMEROIDEI – КОРЮШКОВИДНЫЕ

С Е М. OSMERIDAE REGAN, 1913 – КОРЮШКОВЫЕ

Р о д OSMERUS Lacepede, 1803 – корюшки

12. *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) – европейская корюшка, снеток.

До зарегулирования в бассейне Верхней Волги снеток населял озера Селигер, Валдайское, Белое (Животный мир..., 1917). После образования Рыбинского водохранилища снеток быстро проникает сюда из Белого озера (первое обнаружение в 1943 г.) и уже в 1949 г. становится объектом промысла (Васильев, 1950). Впоследствии заселяет Горьковское водохранилище (1957 г.), где также быстро наращивает свою численность. К настоящему моменту данный вид широко расселился по всем водохранилищам Волги. В течение длительного периода (до конца 90-х годов) снеток доминировал по численности в пелагических комплексах рыб в водохранилищах Верхней Волги (Иванова, 1981). В настоящее во всем бассейне Верхней Волги численность снетка значительно снизилась. В Рыбинском, Угличском и Горьковском водохранилищах снеток может быть отнесен к категории редких видов, его место в трофической системе заняла тюлька. Очень малочисленны стали популяции снетка в Иваньковском, Верхневолжском, Шекснинском водохранилищах и оз. Белом.

Снеток образует плотные скопления в пелагиали открытых плесов над бывшими руслами рек, озер и другими значительными углублениями дна. Основные скопления снетка в Рыбинском водохранилище были сосредоточены в Главном и Шекснинском плесах, преимущественно в зонах затопленных русел. Эти два стада составляли две генетически независимые популяционные группы. В отличие от популяций ряпушки снеток не перенес столь сильного снижения генетической изменчивости и в настоящее время, вероятно, полностью независим от материнской популяции Белого озера. Снеток впервые созревает на первом году жизни, массовое созревание наступает в 2 года. Нерестится в мае. Нерестовым субстратом служат песчано-галечный грунт. Нерестилища располагаются в водохранилище в зонах литорали и сублиторали на глубинах до 4 м, а также в устьях рек (Иванова, Половкова, 1972). В многоводные годы поднимается на нерест по речкам и ручьям. В отличие от исходной белозерской формы, в Рыбинском водохранилище популяции снетка характеризовались более сложной размерно-возрастной структурой, большей продолжительностью жизни, иным темпом роста и сроками полового созревания (Иванова, 1982). Возрастной ряд насчитывал 5 возрастных групп, доминировали рыбы в возрасте 2–3 лет с длиной тела 30–80 мм. Питается в толще воды: младшие возрастные особи потребляют зоопланктон, совершая вертикальные миграции вслед за его скоплениями. Крупные рыбы хищничают, поедая личинок ерша, окуня, судака и собственную молодь (Половкова, 1970).

ПОДОТРЯД ESOCOIDEI – ЩУКОВИДНЫЕ

С Е М. ESOCIDAE CUVIER, 1817 – ЩУКОВЫЕ

Р о д **ESOX** Linnaeus, 1758 – щуки

13. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука.

В водоемах бассейна Верхней Волги щука – весьма обычный и многочисленный вид. Встречается повсеместно в водохранилищах, реках и озерах. В водохранилищах щука держится преимущественно в зонах литорали и сублиторали. Крупные экземпляры обитают и в русловой зоне. Щука характеризуется отчетливо выраженной субпопуляционной генетической подразделенностью, формируя в каждом заливе, на разных участках рек и озер независимые субпопуляции с элементами демовой структуры. Впервые созревшие самцы отмечаются среди особей в возрасте 2 года, самки начинают созревать на год позже (Пермитин, 1959). Как правило, нерест щуки начинается в середине апреля, когда освобождаются ото льда прибрежные мелководья и закрытые заливы, а основной водоем все еще находится подо льдом. Продолжительность нереста составляет 10–12 дней (Поддубный, 1978; Стрельникова и др., 1997). Глубина на нерестилищах не превышает 40–50 см, вода прогревается до 4–6°C. В водохранилищах сроки нереста щуки зависят от хода весны и скорости подъема уровня воды. Щука является хищником-засадчиком, живет и откармливается в прибрежье. Самые крупные особи летом выходят в открытые участки водоема, активно перемещаясь за скоплениями уклейки, плотвы, ряпушки, снетка. У щуки наблюдается два пика пищевой активности – весной и осенью. Начинает хищничать с первого года жизни. В рацион сеголетков наряду с рыбной пищей входят ракообразные, личинки стрекоз и поденок. Половозрелая щука питается только рыбой, истребляя непромысловые виды – плотву, окуня, ерша, густеру, снетка (Иванова, 1968). В водоемах типа оз. Плещеево значительную долю рациона составляет ценный вид – ряпушка. Щука является традиционным объектом промысла и любительского рыболовства.

О Т Р Я Д ANGUILLIFORMES – УГРЕОБРАЗНЫЕ

С Е М. ANGUILLIDAE RAFINESQUE, 1810 – РЕЧНЫЕ УГРИ

Р о д **ANGUILLA** Schrank, 1798 – речные угри

14. *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) – речной угорь.

До 60-х годов водоемы бассейна Верхней Волги не входили в состав естественного ареала угря. Отмечались только единичные находки угря, предположительно заходящего в Волгу по системе каналов из бассейна Северной Двины (Берг, 1949а). В период с 1961 по 1972 гг., а также в 1983 и 1987 гг. осуществлялся выпуск его личинок в озера Селигер, Сиг и Кафтино, что дало положительные результаты (Никаноров, Баранова, 1989). С 1987 г. в этих озерах ведется промысел угря. Из озер данный вид начал распространяться вниз по Волге, так как именно после интродукции он стал обнаруживаться в уловах на всех водохранилищах Верхней и Средней Волги. Достоверных сведений о миграции угря на нерест из водоемов бассейна нет. Однако эта возможность не исключена, если допустить вероятность его нерестовой миграции по каналам Северо-Двинской системы. В Рыбинском водохранилище одиночные особи угря регулярно встречаются в неводных промысловых уловах, преимущественно в Волжском и Главном плесах. Крайне редко попадает в Шекснинском плесе. В последние годы за летнюю путину в Рыбинском водохранилище в среднем вылавливается не более 15–20 экз. угрей.

О Т Р Я Д CYPRINIFORMES BERG, 1940 – КАРПООБРАЗНЫЕ

С Е М. CYPRINIDAE BONAPARTE, 1832 – КАРПОВЫЕ

ПОДСЕМЕЙСТВО LEUCISCINAE

Р о д **ABRAMIS** Cuvier, 1816 – лещи

15. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – лещ.

Лещ широко распространен по всему бассейну Верхней Волги. Во всех водохранилищах и в большинстве озер бассейна является доминирующим по численности видом и составляет основу промысла. Населяет также подавляющее большинство рек, в том числе малых. Последние лещ активно использует в качестве нерестилищ, а его молодь (в возрасте до 3 лет) наряду с плотвой, густерой, уклейкой и молодь синца образует ядро ихтиоценозов в зонах подпора водохранилищ. Характерной особенностью леща в Иваньковском водохранилище является значительная доля в популяции особей с двухрядными глоточными зубами (до 21%) и многочисленными разрывами боковой линии (до 18%). Это во многом определяется уровнем зарастания высшей водной растительностью мелководных плесов водохранилища. Неблагоприятные условия нагула молоди непосредственно сказываются и на размерно-возрастной структуре леща Иваньковского водохранилища. Одновозрастные

рыбы, как правило, имеют меньшие размеры по сравнению с особями из других водохранилищ бассейна Верхней Волги.

Популяционная подразделенность леща характеризуется отчетливой приуроченностью к водохранилищам бассейна – в каждом существует независимая генетически однородная популяционная группа. Исключение составляет только Рыбинское водохранилище. В нем обитают две хорошо различающиеся и несмешивающиеся популяционные группировки – Волжско-Моложская и Шекснинско-Пошехонская (включая стада Главного плеса). В бассейне Горьковского водохранилища у части популяции леща выявлен исторически сложившийся стереотип нерестовой миграции, характеризующийся значительными перемещениями на нерест (до 150 км), в частности, в озера Галичское и Неро (Половкова и др., 1991; Слынько, Кияшко, 1999). Зачастую нерест протекает совместно с жилой озерной популяцией леща. После нереста волжский лещ мигрирует обратно в водохранилище, а его молодь нагуливается в озерах в среднем до 4-летнего возраста. Тем самым, волжский лещ не только использует озера как нерестовые и выростные участки, но и активно участвует в формировании структуры и поддержании популяционного баланса стад озерного леща. Перекрытие плотиной р. Которосль, соединяющей оз. Неро с Горьковским водохранилищем, привело к прекращению нерестовых миграций леща, что явилось одной из основных причин значительного сокращения стада озерного леща и упадку промысла (Половкова и др., 1991).

В бассейне Верхней Волги единичные особи впервые созревают в возрасте от 4 (оз. Галичское, Костромской обл.) до 7 лет (Верхневолжские водохранилища). Массовое созревание происходит соответственно в 7–9 лет (Володин, 1982; 1992; Захарова, 1955). Нерест единовременный, хотя у очень небольшого количества особей наблюдается неодновременное созревание ооцитов, характерное для порционного икрометания. Оптимальная температура для нереста 15–17°C. Нерестилища леща располагаются на защищенных от ветра мелководьях вблизи берегов; икра клейкая, нерестовым субстратом служат кочки прошлогодней осоки. Часто откладывает икру в небольших заливах, сильно засоренных упавшими в воду деревьями и кустарниками, в районах затопленных лесов.

В большинстве водоемов Верхней Волги лещ растет медленно (Ефимова и др., 1989). Популяции с хорошим ростом отмечаются преимущественно в озерах с высокой кормностью, слабой зарастаемостью высшей водной растительностью, средней численностью популяций. Типичным примером является популяция оз. Плещеево (Поддубный и др., 1989). В водоемах бассейна Верхней Волги наибольшая продолжительность жизни отмечена у леща Рыбинского водохранилища – 20 лет, в этих популяциях доминируют особи в возрасте 7–11 лет (Володин, 1982). В озерах Неро и Галичском, а также в Ивановском водохранилище популяции состоят главным образом из неполовозрелых особей (3–5 лет). В раннем возрасте лещ обитает в литорали и питается в основном зоопланктоном, в старшем – перемещается в сублитораль и профундаль, переходя преимущественно на питание олигохетами и личинками хирономид. В водоемах с высокой плотностью популяций в пищевом спектре леща значительную долю составляет детрит (например, в оз. Галичском).

В последние годы наблюдается смещение значительных масс молоди леща в возрасте 2+ – 3+ в открытую пелагиаль водохранилищ. Это явление отмечается во всех верхневолжских водохранилищах на участках с выраженными озеровидными плесами.

16. *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758) – синец.

Синец сравнительно широко распространен по всему бассейну Верхней Волги. Обитает главным образом в водохранилищах, в которых распределен неравномерно. Вид практически отсутствует в Верхневолжском водохранилище и Белозерско-Шекснинской системе. Крайне малочисленны стада синца в Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах, и только в Рыбинском водохранилище его популяция по численности достигает промысловых размеров. Наряду с лещом и плотвой синец – самый массовый вид Рыбинского водохранилища (Поддубный, 1971, 1972). Синец распространен по всей акватории водохранилища, большую часть года обитает в пелагиали, образуя устойчивые скопления на прирусловых участках затопленных рек и на их пойме. Иногда формирует плотные скопления в придонных горизонтах. Молодь синца до 3-летнего возраста концентрируется в устьевых участках рек и защищенных заливах.

Синцу присущ тот же тип пространственной популяционно-генетической организации, что и лещу. В каждом водохранилище имеется независимая генетически однородная популяционная группа. В Рыбинском водохранилище таких групп две – Восточная (Шекснинский и Главный плесы) и Западная (Волжский и Моложский плесы). В пределах этих групп отчетливая внутривидовая структурированность отсутствует.

Нерестится синец в прибрежье с конца апреля до середины мая. Нерест единовременный, основная масса производителей выметывает икру в течение 3-х дней, когда вода прогревается до 10–11°C, оптимальные нерестовые температуры 15–17°C (Захарова, 1955). Икра клейкая, откладывается на отмершую растительность, стебли осоки, мхи и другие водные растения на глубине до 1 м. У синца Рыбинского водохранилища отмечена самая большая продолжительность жизни. Максимальный возраст 14 лет, наиболее многочисленны особи в возрасте 5–7 лет. В озерных водохранилищах растет значительно лучше, чем в реках и водохранилищах речного типа. Типичный планктофаг, питается в толще воды фито- и зоопланктоном.

17. *Abramis sapa* (Pallas, 1814) – белоглазка.

До зарегулирования белоглазка довольно широко была представлена в бассейне Верхней Волги, включая верховья, мелкие притоки и реки Молога и Шексна (Кулемин, 1944). В настоящее время белоглазка – крайне малочисленный вид в регионе. Практически отсутствует в Ивановском водохранилище (Никаноров, 1973). В Рыбинском водохранилище белоглазка изредка встречается в верховьях Шекснинского, Моложского и Волжского плесов. Начиная с 1999 г. отмечается увеличение численности белоглазки в Моложском плесе Рыбинского водохранилища. В Горьковском водохранилище численность белоглазки сравнительно высока и она является регулярным элементом промысла. Средняя промысловая продуктивность белоглазки не более 0.1 кг/га. Половой зрелости достигает на 3–4 годах жизни, при длине тела 14–15 см. Нерест в мае при температуре 8–9°C. Икринки крупнее, чем у леща, выметываются на течении, на каменистый грунт. Бентофаг. Питается личинками насекомых, моллюсками, водорослями.

Популяции белоглазки бассейна Рыбинского водохранилища намечены к занесению в «Красную книгу Ярославской области».

Р о д ALBURNOIDES Jeitteles, 1861 – быстрянки

18. *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1782) – быстрянка.

Быстрянка – спорадически встречающийся вид в водоемах бассейна после зарегулирования стока. В водохранилищах не отмечена. Изредка обнаруживается в устьевых участках рек в бассейне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища и в малых реках бассейна р. Молога. В малых реках популяции быстрянки весьма многочисленны (по данным С.Н. Надирова и И.А. Столбунова, экспедиция лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН, 1999 г.). Быстрянка встречается в малых реках западного побережья Горьковского водохранилища.

Быстрянка – небольшая, длиной до 13 см, рыба. Внешне похожа на уклейку, но тело немного выше, вдоль боковой линии тянутся 2 пунктирные черные полосы. Более теплолюбива, чем уклейка. В реках придерживается участков с быстрым течением. Любит хорошо аэрируемую воду. Держится близко к поверхности. Нерест порционный, икру откладывает на камни.

Быстрянка занесена в «Красную книгу России» и намечена к занесению в «Красную книгу Ярославской области».

Р о д ALBURNUS Rafinesque, 1820 – уклейки

19. *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) – уклейка.

Повсеместно встречающийся в бассейне Верхней Волги вид. До зарегулирования уклейка была весьма многочисленна по всему течению Верхней Волги вплоть до верховьев, по рекам Молога и Шексна, в притоках и в озерах. В настоящее время уклейка, сохранившаяся по всей территории бассейна, весьма слабо представлена в водохранилищах. Как правило, в открытой части водохранилищ встречается единично и характеризуется крупными размерами, держится на одних и тех же горизонтах со снетком и ряпушкой. Небольшие стада уклейки имеются в защищенных заливах водохранилищ (Поддубный, 1972). В реках, включая устьевые участки, и в озерах уклейка по-прежнему многочисленна, являясь третьим по численности видом после плотвы и окуня. Пространственно-генетическая организация уклейки характеризуется высокой степенью субпопуляционной подразделенности. Субпопуляции отдельных рек, заливов и озер репродуктивно хорошо изолированы и генетически дифференцированы друг от друга. Нерестится уклейка с конца мая до начала июля. Образует плотные нерестовые скопления в литорали на глубине 0.5–1 м, на участках, засоренных древесным мусором или покрытых редкой водной растительностью. Нерест порционный, прослеживается несколько подходов рыбы на нерестилища. Максимальный возраст 9 лет, наибольшая длина тела 19 см, масса 130 г. Созревает в возрасте 4 лет, в нерестовом стаде преобладают производители 4–5 лет. В Рыбинском водохранилище в период нагула предпочитает защищенные от волнобоя участки литорали и сублиторали, много ее в речных плесах, устьях притоков и в заливах (Поддубный, 1972). В глубоководном оз. Плещеево образует плотные скопления на глубине 1–2 м от поверхности в местах свала глубин над отметкой 6–12 м (Поддубный и др., 1989). В первые годы жизни питается зарослевым планктоном, личинками хирономид и прочих насекомых, в последующие годы в пищевом рационе преобладают босмины, молодь копепоидит, фитопланктон, личинки насекомых. В момент лёта поденок-эфемер, а также роения хирономид переходит на питание ими.

Р о д ASPIUS Agassiz, 1835 – жерехи

20. *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) – жерех.

До зарегулирования в бассейне Верхней Волги были представлены жилая и полупроходная формы жереха (Берг, 1949а). После зарегулирования в бассейне присутствует только первая. Населяет все водохранилища бассейна. Взрослый жерех обитает преимущественно в русловой части водохранилищ, держится одиночно. Молодь до 2–3-летнего возраста концентрируется в зоне подпора малых рек бассейна, как правило, в тех, где имеются нерестилища жереха. Запасы жереха невелики, но он регулярно представлен в промысловых уловах. Одно из крупнейших нерестилищ жереха в регионе расположено в среднем и нижнем течении р. Корожечна

(бассейн Угличского водохранилища), где ежегодно регистрируются массовые подходы жереха на нерест. В бассейне Рыбинского водохранилища имеется промысловая популяция в Вельском расширении (Стрельникова и др., 1997). Популяционная структура жереха в бассейне Верхней Волги практически не изучена. Отмечается, что несмотря на низкий уровень генетического разнообразия (доля полиморфизма – 4,8%, средняя гетерозиготность – 2,0%) в популяции жереха Рыбинского водохранилища, для нее характерен значительный избыток гетерозигот, свидетельствующий о высоком адаптивном потенциале. В последние годы наблюдается рост численности жереха в Рыбинском и Угличском водохранилищах, что, вероятно, во многом обусловлено устойчивым развитием (увеличением численности и видового разнообразия) пелагического комплекса мирных рыб, прежде всего тюльки, ставшей основой питания жереха. Крупная рыба, достигающая длины 80 см и массы более 10 кг. Половозрелым жерех становится на 4–5 годах жизни. Икру мечет в конце апреля и в мае на быстром течении – на каменистый и песчано-галечный грунт. Питается рыбой. Активный хищник-угонщик. Во время жора жерех производит такой шум, что его погоню за добычей принято называть «боем». Охотясь за добычей на большой скорости, врывается в стаю мелочи, оглушает рыбу ударом сильного хвоста и затем подхватывает оглушенную жертву.

Род BLICCA Heckel, 1843 – густеры

21. *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) – густера.

Густера распространена в бассейне Верхней Волги повсеместно. Преимущественно встречается в водохранилищах, а также на нижних и средних участках малых рек. Хотя густера является регулярным элементом приловов, численность ее популяций невысока. Обладает отчетливо выраженной субпопуляционной структурой. Ведет оседлый образ жизни. Субпопуляции густеры приурочены к мелководным заливам и рекам, впадающим в водохранилища. Изредка встречается в озерах бассейна. Созревает густера на 3–4 годах жизни. По срокам нереста может быть отнесена к летне-нерестующим видам. Нерест ее начинается в конце мая и продолжается до середины июня. Температура воды во время нереста 18–20°C, икра клейкая. Густера нерестится на тех же нерестилищах, что и лещ, зарастающих ко времени ее нереста осокой и другими растениями (Захарова, 1955). В озерах и водохранилищах растет быстрее, чем в реках. Пищей молоди (в возрасте 1–3 лет) служат личинки хирономид, ручейников, поденок, ракообразные, олигохеты, высшая водная растительность, водоросли. Для средних и старших возрастных групп основным кормом являются моллюски, иногда личинки ручейников (Болдина, 1960).

Род CHONDROSTOMA Agassiz, 1835 – подусты

22. *Chondrostoma variable* Jakowlew, 1870 – волжский подуст.

До зарегулирования волжский подуст был распространен и зачастую обилен по всему бассейну Верхней Волги (Берг, 1949а). После зарегулирования и с усилением антропогенной нагрузки численность волжского подуста быстро снизилась. В настоящее время в бассейне Рыбинского водохранилища он практически отсутствует. Имеются лишь неподтвержденные сведения о наличии волжского подуста в р. Молога, выше Вельского расширения (Стрельникова и др., 1997). Небольшие популяции волжского подуста сохранились только на речных участках Иваньковского водохранилища (Никаноров, 1973). По данным авторов, обнаруживается в Верхневолжском водохранилище. Изредка встречается в Угличском водохранилище. В Горьковском водохранилище иногда отмечается в промысловых уловах на русловой части (Лысенко, 1990).

Род LEUCASPIUS Heckel et Kner, 1858 – верховки

23. *Leucaspilus delineatus* (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка (овсянка).

Верховка распространена по всему бассейну Верхней Волги, хотя из-за своих мелких размеров обнаруживается крайне редко (Поддубный, 1978). В открытой части водохранилищ практически не встречается. Присутствует в ихтиофауне Иваньковского водохранилища (Никаноров, 1973) и оз. Селигер (Никаноров, Никанорова, 1963). В бассейне Угличского водохранилища немногочисленная популяция имеется в оз. Плещеево (Поддубный и др., 1989). В бассейне Рыбинского водохранилища верховка обнаружена нами в верхней части р. Сутка, а также в небольших притоках р. Молога (данные С.Н. Надинова и И.А. Столбунова, экспедиция лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН, 1999 г.). Более обычна верховка в малых реках и озерах бассейна Горьковского водохранилища. Немногочисленные популяции обитают в заиленных, зарастающих слабопроточных заливах водохранилищ, в речках с медленным течением и хорошим илонакоплением в районах стариц, а также в сапропелевых озерах бассейна (Галичское). Это стайная рыба, обитающая в поверхностных слоях воды. Верховка – один из самых мелких видов рыб в нашей фауне. Предельная длина 9 см. Созревает при длине 3,8–4,0 см, на втором году жизни. Нерест порционный, начинается при температуре около 15°C, продолжается около двух месяцев. Икру откладывает на нижнюю поверхность плавающих листьев рдеста, стрелолиста, а также на другие предметы. Питается зоопланктоном и воздушными насекомыми, падающими в воду.

Род LEUCISCUS Cuvier (ex Klein), 1816 – ельцы

24. *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) – голавль.

До зарегулирования голавль был широко распространен в бассейне Верхней Волги. В настоящее время популяции голавля сохранились в верховьях Волги, на речных участках Иваньковского водохранилища. Встречается в некоторых озерах, например в оз. Ильмень и Селигер. Эпизодически обнаруживается в Угличском водохранилище, в Рыбинском – встречается единично. По нашим наблюдениям, а также по данным А.П. Стрельниковой с соавторами (1997), в бассейне Рыбинского водохранилища голавль обитает в реках Суда, Кондоша (Шекснинский плес), Молога (выше Весеьгонского расширения), Сутка (Волжский плес). В бассейне Горьковского водохранилища голавль сохранился не только в реках, но и в русловой части самого водохранилища, где единично отмечается в промысловых уловах (Лысенко, 1990).

Нерестится в мае на быстрых неглубоких перекатах. Нерест у одних особей может быть единовременным, а у других – порционным. Растет относительно быстро, половой зрелости достигает в возрасте 4–5 лет при длине более 20 см. Пища голавля разнообразна. Молодь питается водорослями, личинками насекомых, а также упавшими в воду насекомыми. Пищей взрослых рыб становится высшая водная растительность, моллюски, дождевые черви, мальки рыб, раки, лягушки.

Голавль намечен к занесению в «Красную книгу Ярославской области».

25. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) – язь.

В бассейне Верхней Волги язь распространен повсеместно, и зачастую его популяции достаточно многочисленны. Это постоянный, хотя и небольшой в процентном отношении, компонент прибрежных неводных уловов. Популяции язя сконцентрированы преимущественно в реках бассейна – от среднего течения до устьев. Встречается язь и в открытых частях водохранилищ и озер, где, как правило, представлен единичными крупными экземплярами. Массовый нерест язя происходит в конце апреля при температуре воды от 5 до 10°C. Обычно размножается в речках и ручьях на течении, однако в Рыбинском водохранилище нерестится и в прибрежье, где течение отсутствует. На нерест подходит стаями по 20–30 особей, которые затем разбиваются на мелкие группы по 2–3 особи. Икра клейкая, нерестовым субстратом служит прошлогодняя осока, сухой или вегетирующий кустарник, размытые корни растений (Захарова, 1955). Пища разнообразна, представлена растительностью, личинками хирономид, взрослыми комарами и перепончатокрылыми, личинками ручейников, моллюсками, детритом.

26. *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный елец.

До зарегулирования Верхней Волги елец был обычным и массовым видом по всему бассейну. В настоящее время популяции ельца имеются практически во всех реках бассейна, как правило, выше зоны подпора. Нередок в устьевых зонах. Обычно популяции многочисленны. Так, в среднем течении р. Сутка (Волжский плес Рыбинского водохранилища), в реках Согожа и Ухра (Главный плес Рыбинского водохранилища) елец относится к категории доминирующих по численности видов. В Рыбинском водохранилище участились случаи поимки ельца в открытых плесах, в приустьевых районах и защищенных заливах. В Верхневолжском, Иваньковском и Горьковском водохранилищах нередок в русловой части.

Достигает длины 25 см и массы 300 г. Половозрелым становится с 3 лет, при длине 7–11 см. Нерестится в мае, в мелких притоках. Икра клейкая, выметывается на каменистый грунт, реже на растительность. Питается у дна личинками комаров и других насекомых, а также диатомовыми водорослями. Иногда в пище присутствуют личинки хирономид, детрит и растительность. В момент массового вылета комаров и поденок елец поднимается для откорма в верхние слои воды.

Р о д PELECUS Agassiz, 1835 – чехони

27. *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) – чехонь.

Чехонь широко представлена в бассейне Верхней Волги. Населяет преимущественно открытые части водохранилищ, обитает в оз. Белом. В других озерах бассейна встречается редко. В реках, как правило, отсутствует. Во всех водохранилищах бассейна входит в ядро пелагического комплекса ихтиоценозов. Численность чехони сравнительно высока, данный вид – непременный элемент промысла во всех водохранилищах бассейна и оз. Белом. Наибольшую долю в уловах (до 15%) чехонь составляет в Рыбинском водохранилище (Поддубный, 1972). Для чехони характерен тот же тип пространственной популяционной организации, что и для леща – репродуктивно изолированные популяции в каждом водохранилище, без внутривидовой подразделенности. В каждом водохранилище имеется по одной популяции, и только в Рыбинском водохранилище – две независимые популяции: западная (Волжско-Моложская) и восточная (Шекснинско-Похонская) (Слынько, 1997). Созревает чехонь в возрасте 3–4 лет, самцы обычно созревают на год раньше самок. Нерест начинается в конце мая и продолжается до первой половины июля. Икрометание единовременное, икра не клейкая. Выметанная икра опускается в придонные горизонты, где поддерживается во взвешенном состоянии токами воды (Володин, 1966 а, б; Поддубный, 1955). Чехонь нерестится в местообитаниях с постоянным течением, песчаным или каменистым грунтом. В водохранилищах озерного типа (Рыбинском) нерестилища расположены на

участках открытой воды с глубинами 3–5 м, песчано-галечными или торфяными заиленными грунтами. В водохранилищах Верхней Волги чехонь характеризуется высоким темпом роста. Особи максимальных размеров (длина до 44,5 см и масса до 975 г) обнаружены в Рыбинском водохранилище. Спектр питания чехони очень широк и состоит из 73 видов пищевых компонентов. Молодь питается преимущественно планктоном. По мере роста рыб спектр их питания расширяется, в рацион включаются: донные личинки насекомых; водные и наземные насекомые, случайно попавшие на поверхность воды; взрослые насекомые, живущие в зарослях. Половозрелая чехонь питается смешанным кормом, существенной частью которого является молодь других рыб. Крупная чехонь в основном питается рыбой – молодь судака, окуня, плотвы, тюльки и ерша.

Р о д PHOXINUS Rafinesque, 1820 – гольяны

28. Phoxinus phoxinus (Linnaeus, 1758) – обыкновенный гольян.

Обыкновенный гольян распространен по всему бассейну Верхней Волги, однако после зарегулирования стока встречается спорадически (Аннот. каталог..., 1998). Небольшие популяции сохраняются в малых реках и ручьях с ключевой холодной водой и песчано-галечными грунтами. Указан для бассейнов Иваньковского водохранилища и оз. Селигер (Никаноров, 1973). Приводится в составе ихтиофауны бассейна Рыбинского водохранилища (Поддубный, 1978; Терещенко, Стрельников, 1997). Имеются сведения о поимке обыкновенного гольяна в верхнем течении р. Сить, у д. Правдино (данные Ю.В. Герасимова, ИБВВ РАН). Судя по последним данным, многочисленные популяции гольяна обнаружены в малых реках бассейна р. Молога (сообщение С.Н. Надинова и И.А. Столбунова, экспедиция лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН). В небольших количествах обнаружен в бассейне Горьковского водохранилища (в месте слияния рек Ноля и Векса). Предпочитает верховья рек, однако встречается и в среднем течении, при наличии хорошо выраженных перекатов.

Нерестится в мае–июне. Икра клейкая, откладывается на растительность. Питается насекомыми и их личинками, водорослями.

29. Phoxinus perenurus (Pallas, 1814) – озерный гольян.

Предположительно имеется в бассейне. Упомянут в видовом списке 1997 г. для бассейна Рыбинского водохранилища (Терещенко, Стрельников, 1997). Биология сходна с биологией обыкновенного гольяна.

Р о д RUTILUS Rafinesque, 1820 – плотвы

30. Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758) – плотва.

Один из наиболее массовых и широко распространенных видов в бассейне Верхней Волги (Поддубный, 1978; Терещенко, Стрельников, 1997). Плотва населяет все типы водоемов бассейна (водохранилища, озера, реки, ручьи, старицы). Наряду с лещом является основным объектом промысла в регионе, зачастую доминируя в прибрежных неводных уловах. В водохранилищах плотва представлена двумя экологическими морфами – растительноядной, обитающей преимущественно в прибрежной зоне, реках и озерах, а также моллюскоядной, населяющей в основном зону профундали и русловые части (Касьянов, Изюмов, 1997). Пространственно-популяционная организация плотвы характеризуется отчетливо выраженной субпопуляционной подразделенностью. В каждом отдельном заливе, на различных участках рек существуют репродуктивно изолированные стада. Моллюскоядная плотва из разных водохранилищ существенно различается в генетическом отношении, но генетически однородна в пределах каждого водохранилища. Морфологически, экологически и генетически высокополиморфный вид, средний уровень генетической изменчивости в 2–3 раза выше, чем у других видов карповых рыб. В бассейне Верхней Волги доля генетического полиморфизма достигает у плотвы 53%, а уровень гетерозиготности – 36%.

Плотва достигает половозрелости сравнительно рано. В бассейне Верхней Волги самцы и самки созревают уже на третьем году жизни. Нерестится в мае на одних и тех же нерестилищах с лещом и синцом, икра клейкая. На нерест плотва обычно подходит после синца. Температура воды во время нереста 14–17°C. Плотва нетребовательна к характеру нерестового субстрата, поэтому успешно размножается даже в те годы, когда условия размножения для других видов крайне неблагоприятны. Это позволяет ей сохранять высокую численность в водоемах. Глубина на нерестилищах 20–50 см. Спектр питания плотвы очень широк. В ее рацион входят растительность, зоопланктон, личинки насекомых, моллюски.

Рост плотвы и размерно-возрастная структура ее популяций в основном определяются двумя факторами – пищевым и температурным (Касьянов и др., 1995). На участках, где в бентосе высока доля моллюсков как основной пищи плотвы, а также в районах сброса подогретых вод, отмечается ускорение ее роста (оз. Плещеево, Рыбинское и Иваньковское водохранилища, Костромское расширение Горьковского водохранилища).

В таких популяциях крупные старшевозрастные особи составляют значительную долю и становятся популярным объектом любительского рыболовства. Продолжительность жизни плотвы в благоприятных условиях составляет 10–12 лет, а в Рыбинском водохранилище нередко особи в возрасте 17 лет. В большинстве озер (оз. Неро, Галичское) и в малых реках популяции данного вида представлены мелкой формой с максимальным возрастом 5–7 лет. В таких популяциях основной пищей плотвы являются: фито- и зоопланктон, личинки насекомых и детрит. В сапропелевых озерах доля детрита в спектре питания плотвы может достигать 100%.

Род SCARDINIUS Bonaparte, 1837 – красноперки

31. Scardinius erythrophthalmus (Linnaeus, 1758) – красноперка.

Красноперка повсеместно встречается в бассейне Верхней Волги. До зарегулирования обитала преимущественно в проточных озерных и речных (с хорошо развитыми старицами и затонами) экосистемах. После зарегулирования красноперка отмечается в составе ихтиоценоза Иваньковского водохранилища (Никаноров, 1973). Имеется в верховьях Волги. В Горьковском водохранилище единичные экземпляры встречаются в Костромском расширении. Довольно многочисленна популяция красноперки в оз. Галичском (бассейн Горьковского водохранилища), где она приурочена к устью р. Светлой. В бассейнах Угличского и Рыбинского водохранилищ в настоящее время не обнаружена. Пространственная популяционная организация аналогична таковой у плотвы.

Красноперка достигает длины 25 см и массы 300 г. Продолжительность жизни 7–12 лет. Созревает в возрасте 3–4 лет. Нерест порционный, с конца мая по июль, при температуре воды 18–20°C. Икра клейкая, прикрепляется к стеблям растений. Пища красноперки состоит в основном из побегов растений, нитчатых водорослей, личинок насекомых.

ПОДСЕМЕЙСТВО ACHEILOGNATHINAE

Род RHODEUS Agassiz, 1832 – горчаки

32. Rhodeus sericeus (Pallas, 1776) – горчак.

До сих пор горчак не включали в состав ихтиофауны бассейна Верхней Волги (Аннот. каталог..., 1998). В 1994 г. нами обнаружено два сильно поврежденных экземпляра горчака на очистных барабанах водозабора Ко-наковской ГРЭС (Иваньковское водохранилище). Предположительно, горчак может случайно проникать в бассейн Верхней Волги из бассейна р. Москвы по каналу им. Москвы.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOBIONINAE

Род GOBIO Cuvier, 1816 – пескари

33. Gobio gobio (Linnaeus, 1758) – пескарь.

Повсеместно встречающийся в бассейне Верхней Волги вид. Населяет преимущественно верховья рек и ручьи с песчано-каменистым дном. Речные популяции зачастую многочисленны. В Иваньковском водохранилище обнаружен в русловой части. Немногочисленная популяция имеется в оз. Плещеево (бассейн Угличского водохранилища) (Поддубный и др., 1989). В Рыбинском водохранилище присутствует в большинстве притоков, а также в заливе за островом Раменье (Шекснинский плес). В Горьковском водохранилище, помимо рек, встречается в Костромском расширении. Размеры пескаря редко превышают 15 см. Созревает на 3–4 годах жизни, при длине 8 см. Икрометание порционное, продолжается в течение 1.5–2 мес. Нерестовым субстратом служит каменистый грунт. Икра плотно приклеивается к субстрату, инкрустируется кусочками ила, песчинками.

Типичный бентофаг. С личиночного возраста начинает питаться мелкими донными животными, в дальнейшем переходит на питание личинками хирономид и других насекомых, мелкими моллюсками.

Род ROMANOGOBIO Banarescu, 1961 – румынские пескари

34. Romanogobio alpinus (Lukasch, 1933) – белоперый пескарь.

Так же, как и обыкновенный, белоперый пескарь широко распространен в бассейне Верхней Волги, занимая ту же самую экологическую нишу и населяя те же биотопы. В русловой части Иваньковского водохранилища белоперый пескарь по численности значительно превосходит обыкновенного пескаря. В бассейне Рыбинского водохранилища белоперый пескарь встречается крайне редко, преимущественно в реках, впадающих в Волжский плес. «Чистых» популяций белоперого пескаря (без присутствия обыкновенного) не обнаружено. По биологическим особенностям сходен с обыкновенным пескарем.

ПОДСЕМЕЙСТВО CYPRININAE

Род CARASSIUS Jarocki, 1822 – караси

35. Carassius auratus (Linnaeus, 1758) – серебряный карась.

Повсеместно распространен в бассейне Верхней Волги. Населяет преимущественно слабопроточные экосистемы бассейна: защищенные мелководные заливы водохранилищ, протоки, устьевые участки рек, озера. Нередок в прудах. Везде обитает совместно с золотым карасем. Пространственная популяционная организация имеет отчетливо выраженную субпопуляционную подразделенность. Субпопуляции серебряного карася в бассейне Рыбинского водохранилища характеризуются высоким уровнем инбредной депрессии, что объясняется гиноге-

нетическим размножением серебряного карася. Созревает на третьем году жизни. Нерестится в июне–июле, после прогрева воды до температуры 19–20°C. Нерест порционный. Икра клейкая, откладывается на подводные и приповерхностные растительные и древесные субстраты. Большинство популяций серебряного карася в бассейне Верхней Волги однополые – представлены только самками, которые размножаются путем гиногенеза. Самцы присутствуют в отдельных популяциях с частотой не более 5–8%. Пища серебряного карася, состоящая преимущественно из животных организмов, представлена в основном планктонными ракообразными и, в меньшей степени, личинками хирономид.

36. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) – золотой (обыкновенный) карась.

Так же, как и серебряный, обыкновенный карась имеет повсеместное распространение в бассейне Верхней Волги. Обычно обитает совместно с серебряным карасем, занимая аналогичные биотопы, однако предпочитает мелкие озера, старицы, пруды. По численности значительно уступает серебряному карасю. Популяционная структура обыкновенного и серебряного карасей сходна. Нерест порционный, продолжается почти все лето. Отдельные порции выражены нечетко. Нерест происходит, как правило, в июне–июле, при температуре 20–23°C. В случае похолодания, когда температура воды опускается ниже 19°C, нерест прекращается. Икра очень клейкая, откладывается в слое ряски, обильно разрастающейся на поверхности воды между кустами и плавающими бревнами, а также на стебли, листья и свежие побеги разных растений. Растет медленнее, чем серебряный карась. Половозрелости достигает на 3–4 годах жизни. В пищевом комке золотого карася наряду с личинками хирономид и планктонными ракообразными встречаются растительные остатки и детрит.

Включен в Красную Книгу МСОП. Предложен к включению в «Красную книгу Ярославской области».

Род CYPRINUS Linnaeus, 1758 – карпы

37. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 – сазан, обыкновенный карп.

До зарегулирования сазан не обитал в бассейне Верхней Волги (Берг, 1949а; Поддубный, 1978). Его появление в водоемах бассейна связано не только с зарегулированием, но и с проведением акклиматизационных мероприятий, а также со случайным попаданием в естественные водоемы с рыбозаводов. В настоящее время повсеместно, но редко встречается в водохранилищах, озерах и устьевых участках рек. В водохранилищах предпочитает защищенные густо заросшие заливы и прибрежные протоки. Популяции крайне немногочисленны, промысловой ценности не представляют. Дополнительные усилия по зарыблению сазаном Иваньковского и Рыбинского водохранилищ не привели к увеличению его численности (Поддубный, 1978). Ввиду низких средних температур нерест сазана в бассейне Верхней Волги происходит не ежегодно и, как правило, эффективен только в теплые годы. В последние несколько лет отмечено некоторое нарастание численности сазана в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Отмечена устойчивая самовоспроизводящаяся популяция в устьевой зоне р. Сутка. Нерестится сазан при температуре воды не менее 18°C с начала июня по июль. Нерестилища сазана расположены в тех же местообитаниях, где осуществляется и его нагул – в заросших камышом и тростником мелководных заливах и протоках. Популяции сазана в бассейне Верхней Волги характеризуются низким темпом роста и более поздним созреванием по сравнению с южными популяциями.

ПОДСЕМЕЙСТВО TINCINAE

Род TINCA Cuvier, 1816 – лини

38. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) – линь.

До зарегулирования линь был широко представлен в бассейне Верхней Волги. В настоящее время его популяции немногочисленны. Обитает преимущественно в заросших слабопроточных заливах водохранилищ, на участках защищенной литорали с мощными илами, в реках на участках подпора и устьях, а также в озерах. Начиная с середины 90-х годов в бассейне Рыбинского водохранилища наблюдается незначительный, но устойчивый рост численности линя. Нерест порционный, продолжается в течение всего лета. Нерестилища располагаются на глубине 0.5–1 м (Захарова, 1955). Это участки с большим количеством хвороста, пней и кустарника, часто заросшие урутью, осокой, рогозом. В бассейне Рыбинского водохранилища линь нерестится в старицах рек в зоне подпора, на участках с мягкой водной растительностью, молодь нагуливается там же. Икра клейкая, мелкая, зеленоватого цвета. В период нагула взрослые рыбы держатся в основном поодиночке. Большие скопления по несколько сотен особей линя формируются только в период зимовки и перед ней. Зимует преимущественно в ямах, расположенных в устьевых участках рек. Растет медленно. Предложен к включению в «Красную книгу Ярославской области».

СЕМ. BALITORIDAE SWAINSON, 1839 – БАЛИТОРОВЫЕ

Род BARBATULA Linck, 1789 – усатые голец

39. *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) – усатый голец.

В бассейне Верхней Волги распространен повсеместно. По мере усиления антропогенной нагрузки на малые реки к 80-м годам его численность заметно сократилась. Начиная с 90-х годов после значительного сокращения сельскохозяйственных стоков, прежде всего за счет уменьшения смыва с полей химических удобрений, восстановил свою численность. В настоящее время представлен практически во всех реках региона выше зоны подпора водохранилищ. Предпочитает реки с песчано-галечными грунтами и быстрым течением, в значительных количествах держится у перекатов. Популяции многочисленны. Зачастую в верховьях рек голец – доминирующий по численности компонент ихтиофауны.

Начинает нереститься в мае. Нерест порционный. Икра клейкая, приклеивается к растениям или же откладывается в ямки на песчаное дно. С личиночного возраста питается донными организмами, по мере роста переходит на питание более крупными донными беспозвоночными: личинками хирономид, поленок, веснянок, ручейников. Кроме того, в пище присутствуют пиявки, жуки и водоросли.

СЕМ. COBITIDAE SWAINSON, 1839 – ВЬЮНОВЫЕ

Род COBITIS Linnaeus, 1758 – щиповки

40. *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925) – сибирская щиповка.

До недавнего времени сибирскую щиповку не включали в списки видов рыб водоемов бассейна Верхней Волги, полагая, что в бассейне имеется только обыкновенная щиповка (Поддубный, 1978; Поддубный и др., 1989; Терещенко, Стрельников, 1997). В настоящее время достоверно установлено наличие этого вида в бассейнах Ивановского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Обитает совместно с обыкновенной щиповкой, составляя в среднем 12–15% от численности совместных популяций. Встречается в большинстве малых рек, на всем их протяжении от истоков до устьев, а также в популяциях защищенной литорали водохранилищ. Предпочитает песчаные и слабозаиленные грунты с мягкой водной растительностью.

41. *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щиповка.

Распространена в бассейне Верхней Волги повсеместно. Обычный вид во всех реках и литоральной зоне водохранилищ, нередок в озерах. Популяции многочисленны. Щиповка предпочитает песчаные биотопы с небольшим наилом или заросшие мягкой водной растительностью. В некоторых частях своего ареала обыкновенная щиповка формирует диплоидно-полиплоидный комплекс. Как правило, помимо бисексуальной диплоидной формы, в состав комплекса входят однополая триплоидная, однополая тетраплоидная и двуполовая тетраплоидная формы (Аннот. каталог..., 1998). Ранее для бассейна Волги эти формы были описаны только в р. Москва (г. Звенигород). В настоящее время полиморфные по плоидности популяции щиповки обнаружены авторами в бассейне Рыбинского (Волжский плес) и Горьковского (оз. Галичское) водохранилищ. Нерестится щиповка в мелких ручьях, верховьях рек, на отмелях водохранилищ. Однополые формы размножаются путем гиногенеза, используя для стимуляции развития яйцеклеток сперму *C. melanoleuca* или сперму диплоидной и тетраплоидной бисексуальных форм *C. taenia* (Васильев, Васильева, 1982; Васильев и др., 1989; 1990).

Род MISGURNUS Lacepede, 1803 – вьюны

42. *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) – вьюн.

Вьюн повсеместно представлен в водоемах бассейна Верхней Волги. Предпочитает медленно текущие реки, старицы и озера с илистым дном, в водохранилищах обитает в устьевых участках рек, а также в защищенных заливах и протоках, заросших водной растительностью. Изредка регистрируется в русловой части водохранилищ. Популяции, как правило, немногочисленны. На зимовку вьюны концентрируются в ямах заводей и стариц, формируя плотные скопления – «клубки». Взрослые вьюны часто зарываются в ил. Размножаются в мае–июне, выметывая икру у берегов, часто на разливах. Питаются личинками хирономид и других насекомых, мелкими моллюсками.

ОТРЯД SILURIFORMES CUVIER, 1816 – СОМООБРАЗНЫЕ

СЕМ. SILURIDAE CUVIER, 1816 – СОМОВЫЕ

Род SILURUS Linnaeus, 1758 – обыкновенные сомы

43. *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 – обыкновенный (европейский) сом.

Сом повсеместно распространен в бассейне Верхней Волги, однако популяции его немногочисленны. Взрослый сом преимущественно обитает в русловой части водохранилищ и в озерах. На мелководьях, как правило, выходит ночью – для питания или нереста. Созревает на 3–4 году жизни при длине тела 44–60 см. Этот теплолюбивый вид в бассейне Верхней Волги нерестится не ежегодно, в зависимости от температурных усло-

вий в период размножения. Сом нерестится со второй половины июня по середину июля, в мелководных заросших заливах, устьях рек и протоках. Самки откладывают икру в примитивное гнездо из водной растительности на глубине 40–50 см, когда вода прогревается до 18–20°C. Самцы охраняют гнездо до вылупления личинок.

Молодь нагуливается в местах нереста, нередко встречается в реках вплоть до границы зоны подпора. До последнего времени у сома было мало мест, пригодных для нереста, ввиду его высокой требовательности к гидрохимическим и гидрологическим условиям (Поддубный, 1972). В настоящее время в Рыбинском водохранилище условия среды стали более благоприятными для воспроизводства сома: возросло количество нерестилищ, что привело к некоторому увеличению численности этого вида. Растет сом в бассейне Верхней Волги медленно. Максимальных для вида размеров не достигает. Наиболее крупные экземпляры сома, выловленные в Рыбинском водохранилище, имели вес до 120 кг и размеры в пределах 2 м. Рекомендован к включению в «Красную книгу Ярославской области».

О Т Р Я Д GADIFORMES GOODRICH, 1909 – ТРЕСКООБРАЗНЫЕ

С Е М. LOTIDAE JORDAN ET EVERMANN, 1898 – НАЛИМОВЫЕ

Р о д LOTA Oken, 1817 – налимы

44. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – налим.

Налим широко представлен во всем верхневолжском регионе. После зарегулирования его численность значительно возросла, особенно в бассейне Рыбинского водохранилища, где в зимний период он является постоянным компонентом промысловых уловов (Остроумова, 1966; Поддубный, 1972). Налим распространен как по всей акватории водохранилищ, так и в реках бассейна. В водохранилищах предпочитает закоряженные и каменистые участки, русловые зоны и районы с естественными углублениями (бывшие озера и омуты).

Нерестится в период с января по первую декаду февраля. Икра донная, слабосклеиваемая, откладывается на каменистые, галечно-каменистые и песчаные грунты. Налим предпочитает биотопы с благоприятным газовым режимом и высокой гидродинамической активностью водных масс (Володин, 1966в; 1968). Созревает на втором году жизни, среди трехлеток преобладают зрелые особи. Летом ведет малоподвижный образ жизни, зимой совершает активные нерестовые и нагульные перемещения (Поддубный, 1972). Интенсивно откармливается ранней весной и поздней осенью. Не прекращает питаться и в зимний период. Пища неполовозрелого налима состоит из донных беспозвоночных и рыб, половозрелые особи питаются рыбой. В их рационе обнаружено 11 видов рыб, основными из которых являются окунь, ерш, плотва, а в последние годы доминирует тюлька.

О Т Р Я Д GASTEROSTEIFORMES GOODRICH, 1909 – КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ

С Е М. GASTEROSTEIDAE BONAPARTE, 1831 – КОЛЮШКОВЫЕ

Р о д PUNGITIUS Coste, 1848 – многоиглые колюшки

45. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка.

Принято считать, что малая южная колюшка в бассейне Верхней Волги не встречается (Аннот. каталог..., 1998). Однако, по данным авторов, зарегистрированы единичные находки на водозаборе Рыбинской ГРЭС.

46. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка.

Как и предыдущий вид, девятииглую колюшку ранее не включали в состав ихтиофауны бассейна Верхней Волги (Аннот. каталог..., 1998). Между тем, авторами была обнаружена немногочисленная популяция девятииглой колюшки в устье р. Кема бассейна оз. Белое. Нерестится девятииглая колюшка в апреле–мае. Самцы занимают нерестовые участки и сооружают шаровидные гнезда, склеивая кожной слизью куски стеблей и веточек. Самки откладывают икру порциями по 100–120 икринок. Самец охраняет икру и выклюнувшуюся молодь. Девятииглая колюшка питается планктонными ракообразными и личинками рыб.

О Т Р Я Д PERCIFORMES BLEEKER, 1859 – ОКУНЕОБРАЗНЫЕ

ПОДОТ Р Я Д PERCOIDEI – ОКУНЕВИДНЫЕ

С Е М. PERCIDAE CUVIER, 1816 – ОКУНЕВЫЕ

Р о д GYMNOCEPHALUS Bloch, 1793 – ерши

47. *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш.

Ерш широко распространен по всему бассейну Верхней Волги. Уровень его генетической изменчивости наиболее высок среди всех окуневых Евразии. Характеризуется отчетливо выраженной субпопуляционной пространственной организацией.

В водоемах разного типа встречается на всех биотопах, но предпочитает высокопродуктивные. Созревает на втором году жизни. Нерестится с начала мая до середины июня. Нерест порционный, самки выметывают 2, реже 3 порции икры. Медленно растущий вид. Среди водоемов Верхней Волги по темпу роста выделяется популяция оз. Плещеево. Темп роста ерша в этом водоеме значительно выше, чем в верхневолжских водохранилищах, озерах Галичское, Селигер и ряде других водоемов. Основу популяций составляют особи в возрасте 1–3 лет. Максимальный возраст – 8 лет (при длине тела 17 см) отмечен в Рыбинском водохранилище. Для популяций характерны значительные флюктуации численности. В последние годы в озерах и водохранилищах Верхней Волги наблюдается массовая гибель ерша, что, по-видимому, связано с повышенной чувствительностью данного вида к дефициту кислорода.

Типичный бентофаг. Начиная с первого года жизни, при длине тела 35 мм, переходит на питание личинками хирономид, которые остаются основной пищей и в последующие годы жизни. Самые крупные особи иногда хищничают. В период нереста ценных видов рыб (ряпушки в оз. Плещеево, налима в Рыбинском водохранилище) потребляет их икру. При высокой численности иногда вступает в конкурентные отношения с лещом и другими бентофагами. Является одним из основных объектов питания хищных рыб.

Р о д PERCA Linnaeus, 1758 – пресноводные окуни

48. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 – речной окунь.

Повсеместно встречающийся в бассейне Верхней Волги вид. По численности уступает только лещу и плотве. Населяет все экосистемы и биотопы бассейна. Отличается высоким уровнем экологической пластичности, однако уровень его генетической изменчивости крайне низок (Слынько, 1997). Характеризуется отчетливо выраженной субпопуляционной подразделенностью. Постоянный объект промысла и любительского рыболовства.

Нерестится в конце апреля, в случае позднего наступлении весны и медленного подъема уровня воды в водохранилище – в середине мая. Приходит на те же нерестилища, что и щука или карась. Кладки икры в виде ленты окунь прикрепляет к любым предметам, находящимся в воде, на глубине, редко превышающей 1.5–2 м (Захарова, 1955). Молодь первого года жизни активно скатывается и частично выносятся ветровыми течениями из прибрежья, образуя скопления в пелагиали (Конобеева и др., 1980), где питается зоопланктоном. Молодь, оставшаяся в прибрежье, наряду с зоопланктоном потребляет хирономид и других личинок насекомых. Со второго года жизни частично переходит на хищное питание. Особи старших возрастных групп хищничают. В их рационе обнаруживается 12 видов рыб, среди которых доминируют ерш, плотва и собственная молодь, а в последние годы основу питания составляет тюлька. В период нереста леща окунь истребляет его икру.

Р о д STIZOSTEDION Rafinesque, 1820 – судаки

49. *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак.

В бассейне Верхней Волги представлен повсеместно. Наряду с жерехом судак – один из крупных активных хищников пелагиали. Взрослые особи обитают преимущественно в открытой части водохранилищ, молодь концентрируется в устьевых участках рек и защищенных заливах. Пространственная популяционная организация сходна с таковой у леща. В каждом водохранилище существует генетически независимая однородная популяционная группа. В Рыбинском же водохранилище таких групп две – восточная и западная. По уровню генетической изменчивости среди всех окуневых уступает только ершу. При этом популяции судака в бассейне Верхней Волги характеризуются существенным избытком гетерозигот, что должно свидетельствовать об их благополучии (Слынько, 1997). Это подтверждается и благоприятной экологической обстановкой (обеспеченность пищей и нерестилищами). Тем не менее, численность популяции судака в настоящее время снижается (Стрельников, 1997). Дело в том, что судак, являющийся одним из наиболее ценных объектов промысла, наиболее интенсивно вылавливается. При этом особенно страдают младшие и средние размерно-возрастные группы, что непосредственно сказывается на динамике пополнения.

В водохранилищах Верхней Волги судак размножается как на открытых глубоководных участках, так и в мелководных бухтах и заливах, в устьях рек. Устраивает гнездо в виде ямки или откладывает икру на обнаженные корни растений. Самец охраняет икру и выклюнувшуюся молодь. Нерест начинается в первой декаде мая при температуре 9–12°C, разгар икрометания наступает при температуре 18–19°C. Максимальный возраст судака в Рыбинском водохранилище – 19 лет (Поддубный, 1972). Линейный рост судака в водохранилищах Верхней Волги стабилен, хотя и несколько замедлен по сравнению с популяциями более южных водоемов, весовой же рост подвержен значительным колебаниям (Стрельников, 1997).

Судак – активный хищник, нагуливается в средних и придонных горизонтах сублиторали и профундали озер и водохранилищ. Пища сеголетков смешанная – рачковый планктон, сеголетки окуня, плотвы и собственная молодь. Со второго года жизни судак полностью переходит на питание рыбой. Наиболее интенсивно питается весной и во второй половине лета. Спектр питания включает 10 видов рыб, основу рациона составляют ерш, плотва, корюшка, молодь окуня, а в последние годы преобладает тюлька.

50. *Stizostedion volgense* (Gmelin, 1788) – волжский судак, берш.

Берш – эндемик Понто-Каспия (Берг, 1949б), однако только в бассейне Волги, в том числе Верхней, популяции берша характеризуются относительно высокой численностью. В то же время, в бассейне Верхней Волги после зарегулирования численность его значительно сократилась, а ареал – уменьшился (Поддубный, 1978). По характеру распределения и образу жизни сходен с судаком. Предпочитает речные участки водохранилищ. Созревает на 3–4-м годах жизни. Нерест в мае–июне. Личинки берша питаются мелким зоопланктоном, а по достижении длины тела 4 см – бентосом. На втором году жизни берш переходит на хищное питание. Из-за своего узкого горла и отсутствия клыков он не может заглатывать крупную добычу, питаясь мелкой рыбой. Длина жертв колеблется от 0.5 до 7.5 см. Интенсивно откармливается весной и осенью.

Берш намечен к занесению в «Красную книгу России» и «Красную книгу Ярославской области».

ПОДОТРЯД GOBIOIDEI – БЫЧКОВИДНЫЕ

С Е М. ELEOTRIDIDAE REGAN, 1911 – ГОЛОВЕШКОВЫЕ

Р о д **PERCCOTTUS** Dybowski, 1877 – головешки

51. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – головешка-ротан.

Естественный ареал ротана включает материковые районы Дальнего Востока (Берг, 1949б). Начиная с 20-х годов XX века ротана неоднократно интродуцировали в водоемы Центральной России (в том числе в водоемы Московской и Нижегородской обл.), откуда он широко расселился по бассейну Волги (Еловенко, 1981). В настоящее время в верхневолжском регионе ротан встречается в бассейнах Горьковского и Ивановского водохранилищ. В последнем ротан был обнаружен на водозаборах Конаковской ГРЭС. В результате случайных заносов рыбаками-любителями и аквариумистами, образовались самовоспроизводящиеся популяции в небольших искусственных водоемах в районах больших городов (в частности, Ярославля). Ротан – короткоцикловый вид с высоким уровнем воспроизводства. Популяции ротана, как правило, быстро достигают высокой численности, вытесняя своего основного конкурента – ерша. Ротан – активный мелкий хищник, интенсивно истребляет икру и мальков других видов рыб. Предпочитает мелкие водоемы – пруды, небольшие озера, старицы и заводи рек. Характерной чертой европейских популяций ротана в сравнении с популяциями Дальнего Востока является повышенный уровень генетической изменчивости (Голубцов, 1990).

С Е М. GOBIIDAE BONAPARTE, 1832 – БЫЧКОВЫЕ

Р о д **NEOGOBIUS** Pjin, 1927 – черноморско-каспийские бычки

52. *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – бычок-кругляк, черноротый бычок.

Бычок-кругляк – каспийский эндемик (Берг, 1949б). До зарегулирования Волги и вплоть до 90-х годов в бассейне Верхней Волги не встречался. Последнее десятилетие, однако, характеризуется стремительным расширением ареала бычка-кругляка. В настоящее время он освоил нижнее и среднее течение таких рек, как Дунай, Днепр, Дон, Волга, а также их крупные притоки. В бассейне Верхней Волги начиная с 1995 г. регистрируется на водозаборах Рыбинской ГРЭС и в верховьях Волжского плеса. Имеются данные о наличии самоподдерживающейся популяции бычка-кругляка в Ивановском водохранилище. По предварительным данным, волжские бычки-кругляки отличаются от каспийских большей относительной длиной хвостового стебля. Половая зрелость наступает на втором году жизни. Нерестится в середине лета. Икру откладывает на мелководьях, под камнями. Самцы охраняют кладки икры на протяжении всего периода развития. Питается моллюсками, ракообразными, червями и мальками других видов рыб.

53. *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1996 – каспийский бычок-головач.

Данный вид, вероятно, отсутствует в бассейне Верхней Волги, однако приведен, по единственной находке для Рыбинского водохранилища, в списке видов 1997 г. (Терещенко, Стрельников, 1997) как *N. kessleri*.

Род BENTHOPHILUS Eichwald, 1831 – пуголовки

54. Benthophilus stellatus (Sauvage, 1874) – звездчатая пуголовка.

До недавнего времени в бассейне Верхней Волги не отмечалась (Аннот. каталог..., 1998). В настоящее время имеются сведения о единичных находках звездчатой пуголовки в Горьковском водохранилище выше г. Юрьевец.

О Т Р Я Д SCORPAENIFORMES GARMAN, 1829 – СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД COTTOIDEI – РОГАТКОВИДНЫЕ

С Е М. COTTIDAE BONAPARTE, 1832 – КЕРЧАКОВЫЕ, РОГАТКОВЫЕ

Р о д COTTUS Linnaeus, 1758 – подкаменщики

55. Cottus gobio Linnaeus, 1758 – обыкновенный подкаменщик.

Широко представлен в бассейне Верхней Волги. Обычный вид в верховьях всех малых рек бассейна. Тем не менее, популяции его немногочисленны. Предпочитает участки рек с каменистым дном и галечными перекатами. В настоящее время в результате ослабления антропогенной нагрузки на малые водотоки численность подкаменщика возрастает. Расширяется и зона его обитания. Так, в бассейне Рыбинского водохранилища отдельные особи стали регулярно встречаться в среднем и нижнем течении малых рек. Отмечены единичные случаи его поимки и в самом водохранилище, на участках каменистой литорали.

Мелкая рыбка, длиной не более 12 см. Живет в реках, озерах, мелких речках и ручьях с чистой водой. Нерестится весной. Самки откладывают икру на чистые камни, самец защищает икру и предохраняет от оседающего ила и грязи, обмахивая ее своими крупными плавниками. Взрослые подкаменщики питаются донными беспозвоночными, икрой других видов рыб, их личинками и молодью.

Обыкновенный подкаменщик входит в число редких рыб Европы, включен в «Красную книгу РСФСР», намечен к занесению в «Красную книгу России» и «Красную книгу Ярославской области».

О Т Р Я Д CYPRINODONTIFORMES BERG, 1940 – КАРПОЗУБООБРАЗНЫЕ

С Е М. POECILIIDAE BONAPARTE, 1838 – ПЕЦИЛИЕВЫЕ

Р о д POECILIA Bloch et Schneider, 1801 – пецилии

56. Poecilia reticulata Peters, 1859 – гуппи.

В Россию гуппи завезена из водоемов экваториальной зоны Южной Америки как аквариумный объект. Попала в открытые водоемы. В настоящее время в бассейне Верхней Волги многочисленные самовоспроизводящиеся популяции гуппи обитают в районах крупных городов (Тверь, Ярославль, Рыбинск) на участках сброса подогретых вод, а также в прудах-отстойниках сооружений для очистки бытовых стоков. Предположительно, имеются и в районах других городов с аналогичными водоемами. Не встречаются в водоемах с температурой менее 17°C. Мелкий вид, размеры особей не превышают 3.5–4.0 см. Самки значительно крупнее самцов, последние имеют сильно варьирующую яркую окраску тела и плавников. Плавники у самцов вуалевидные. Гуппи – живородящая рыба.

5.3. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ Верхней Волги

Роль отдельных природных факторов в формировании экосистем различных водоемов не одинакова, различна также и степень воздействия на них хозяйственной деятельности. Все это оказывает значительное влияние на развитие рыбного населения этих водоемов. Ихтиофауна, ее видовой состав и колебания численности отдельных видов являются зеркальным отражением тех процессов, которые происходят в экосистеме. Поскольку рыбы находятся на верхнем трофическом уровне, в рыбной части сообщества эти процессы проявляются более рельефно.

Известно, что разнообразие сообщества связано с таким фундаментальным свойством, как устойчивость (Бигон и др., 1989; Дажо, 1975; Одум, 1975), хотя эта связь имеет сложный характер (Рикфлес, 1979; Свирижев, Логофет, 1978; Уиттекер, 1980). Важно, что основной вклад в оценку разнообразия дают массовые виды рыб, играющие основную роль в трансформации вещества и энергии в водоеме. В силу специфики экономических условий в 40-90-е годы на водоемах был хорошо налажен промысел, вылавливалось и учитывалось от 7 до 19 видов (табл. 2.13, 2.14), составляющих основу рыбного населения как по ихтиомассе, так и по значению в экосистеме. Например, в верхневолжских озерах и водохранилищах рыбопромысловой статистикой учитывалось более половины обитающих в них видов, за исключением Ивановского водохранилища, в котором учитывалось менее половины видового списка (см. табл. 2.13, 2.14). Кроме того, использование суммарного вылова за год позволяет нивелировать колебания видового состава уловов, поскольку они получены в разные сезоны, на различных биотопах и с применением разных орудий лова (Терещенко, Терещенко, 1987).

Таблица 2.13

Видовой состав уловов рыб в водохранилищах

Виды рыб	Иваньковское водохранилище						Рыбинское водохранилище					
	Этапы формирования ихтиофауны											
	до созда- ния	I	II	III	IV 1970 – 1980	IV 1980 – 1990	до созда- ния	I	II	III	IV 1970 – 1980	IV 1980 – 1990
Ряпушка	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Корюшка	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Щука	+	+++	+++	+	+	+	+++	+++	+++	+	+	+
Синец	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+++	+++
Лещ	+	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Белоглазка	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–
Жерех	–	–	–	–	+	–	+	+	+	+	+	+
Густера	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Карась	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–
Подуст	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
Уклейка	–	–	–	+	–	–	+	+	+	–	–	–
Голавль	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Язь	–	–	–	–	+	–	+	+	+	+	+	+
Елец	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–
Чехонь	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+
Плотва	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Линь	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
Сом	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	+	+
Налим	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+++
Ерш	+	+	–	–	+	–	+	+	+	–	–	+
Окунь	+++	+++	+++	+	+	+	+	+	+++	+	+	+
Судак	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+++	+++	+++
Берш	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+

Примечание. «+++» – вид-доминант (> 10%), «+» – присутствует, «–» – отсутствует в улове.

Таблица 2.14

Видовой состав уловов рыб в озерах

Виды рыб	оз. Белое				оз. Плещеево				оз. Неро			
	1950– 1960	1960– 1970	1970– 1980	1980– 1990	1950– 1960	1960– 1970	1970– 1980	1980– 1990	1950– 1960	1960– 1970	1970– 1980	1980– 1990
Ряпушка	–	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–
Корюшка	+++	+++	+	+++	–	–	–	–	–	–	–	–
Щука	+	+	+++	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Синец	–	–	+	+++	–	–	–	–	–	–	–	–
Лещ	+	+	+++	+++	+	+	+	+	+++	+++	+++	+++
Жерех	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–	–	+
Густера	–	–	–	–	+	+	+	+	+++	+	+	+
Карась	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–
Уклейка	+	+	+	–	+++	+++	+++	+++	–	–	–	–
Язь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чехонь	+++	+	+	+++	–	–	–	–	–	–	–	–
Плотва	+	+	+	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+	+
Линь	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Налим	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–
Ерш	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Окунь	+	+	+	+	+	+++	+++	+++	+	+	+	+
Судак	+++	+++	+++	+++	–	–	–	–	+	–	–	–
Берш	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.13.

Дополнительно для проверки правомочности применения данных рыбопромысловой статистики в анализе динамики разнообразия рыбного населения нами проведена работа по оценке вклада малочисленных неучитываемых видов. Установлено, что в случае потери информации о малочисленных видах, составляющих до половины списка обитающих в водоеме, относительная погрешность индекса разнообразия не превышает 15%.

Все вышесказанное дает возможность использовать данные рыбопромысловой статистики для анализа динамики разнообразия рыбного населения водохранилищ и озер за длительный период их существования (Антипова, 1961; Денисов, Мейсмер, 1961; Исаев, Карпова, 1980, 1989; Лузанская, 1965, 1970; Михеев, Прохорова, 1952; Негоновская, 1975; Никаноров, 1973, 1975; Поддубный и др., 1989). Для количественной характеристики структуры сообщества применяли индекс разнообразия, вычисляемый по формуле Шеннона и называемый «энтропией» (Терещенко и др., 1994). В расчетах использовали соотношения различных видов по биомассе, поскольку они лучше отражают роль видов в трансформации вещества и энергии в экосистеме.

Озера и водохранилища Верхней Волги по составу ихтиофауны сходны с водоемами средней полосы России. Своеобразие уловов рыб в оз. Плещеево определяется присутствием крупной формы ряпушки и отсутствием в составе рыбного населения синца, чехони и судака, а в оз. Белом – уникальными запасами судака и существенной ролью планктофагов (снетка и чехони). По типу размножения в большинстве водоемов преобладают фитофильные рыбы (лещ, синец, щука, плотва, густера, карась), а в составе ихтиофауны Белого озера – виды, нерестящиеся на твердых субстратах (судак, снеток, чехонь, уклейка).

Графики многолетних изменений разнообразия уловов рыб в значительной мере индивидуальны для разных водоемов Верхней Волги и различаются по абсолютным значениям величин, амплитудам и периодам колебаний, по основным тенденциям. В целом, показатели разнообразия рыбного населения максимальны в Рыбинском водохранилище и в оз. Белом, а минимальны – в Ивановском. Судя по динамике разнообразия уловов рыб, наиболее стабильна структура верхнего трофического звена Рыбинского водохранилища, в то время как наиболее существенные структурные перестройки отмечены в оз. Неро (рис. 2.1, 2.2).

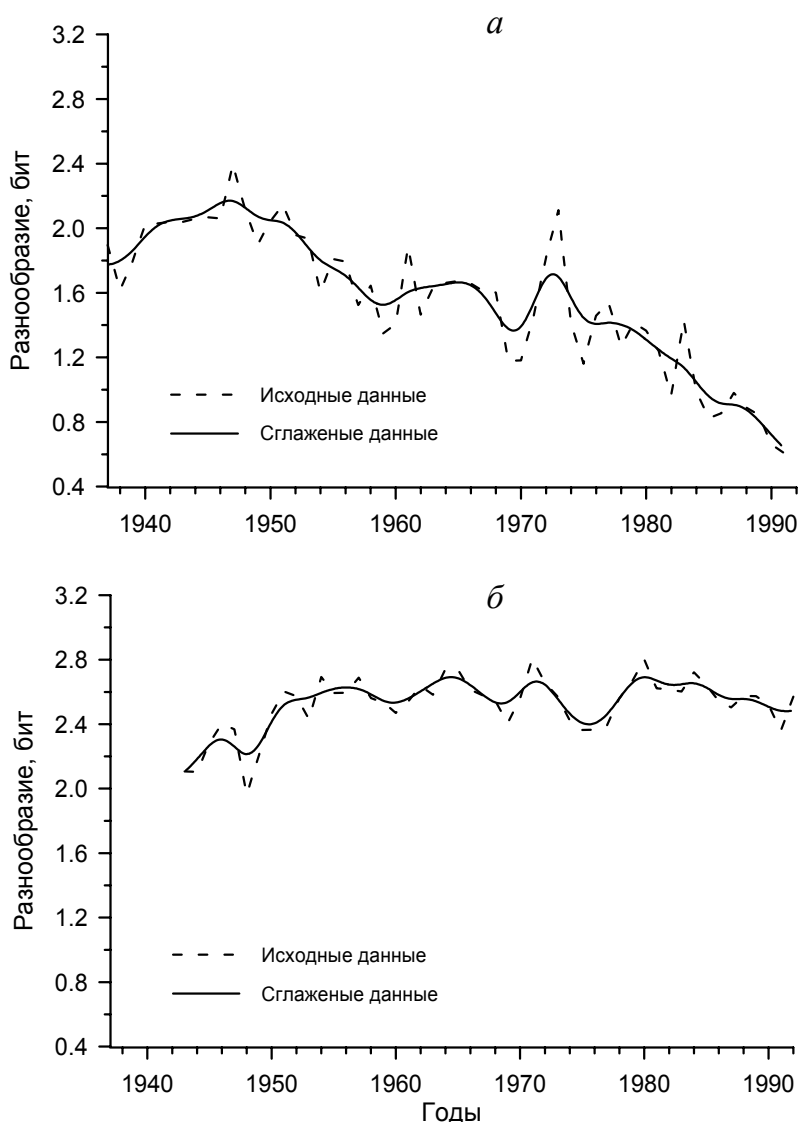


Рис. 2.1. Динамика разнообразия структуры уловов рыб в Ивановском (а) и Рыбинском (б) водохранилищах

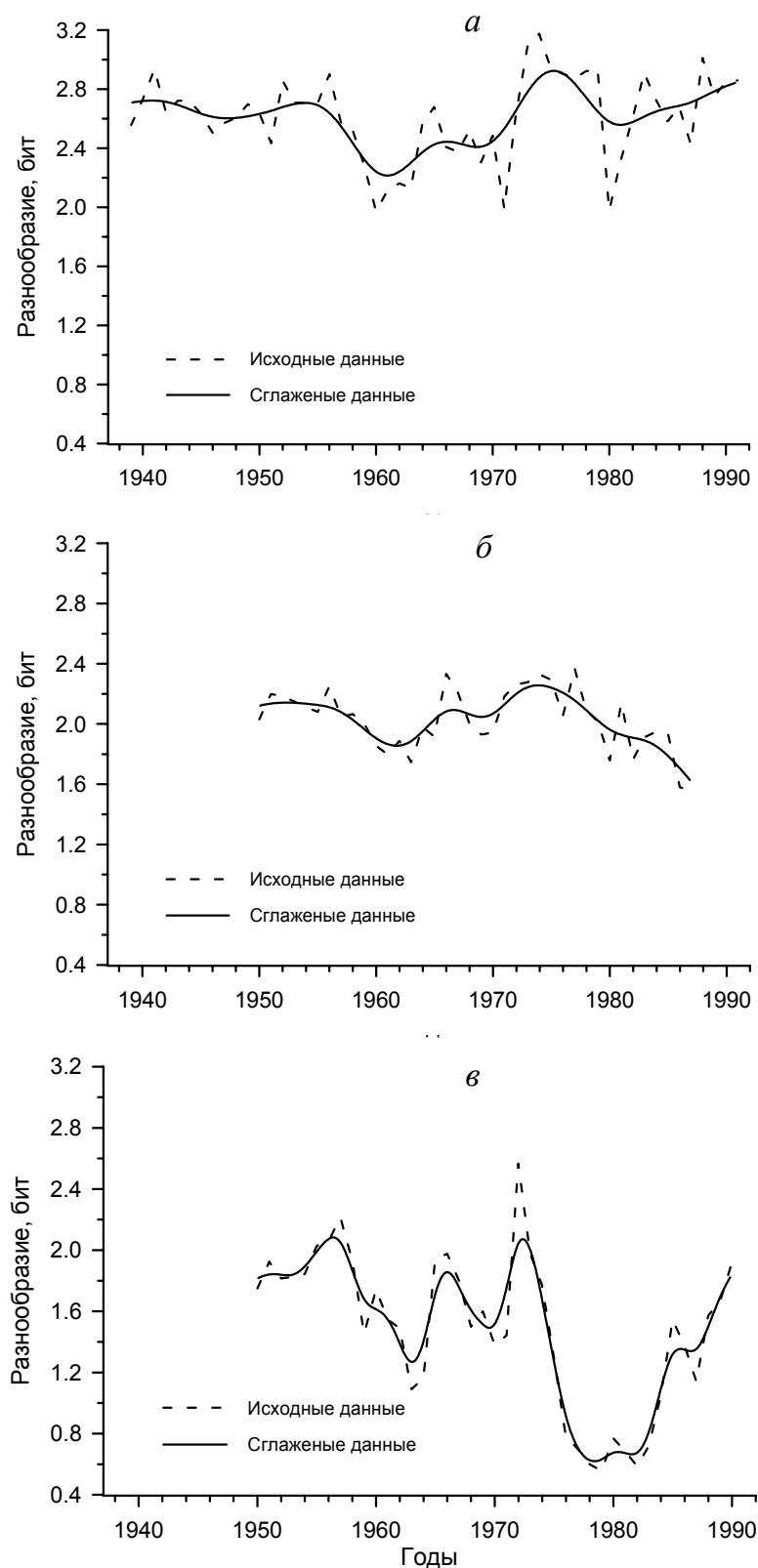


Рис. 2.2. Динамика разнообразия структуры уловов рыб в озерах Белое (а), Неро (б) и Плещеево (в)

Необходимо подчеркнуть, что изменения в структуре уловов рыб в водоемах Верхней Волги, произошедшие за последние 50 лет их существования, связаны с эвтрофированием, загрязнением и естественными многолетними изменениями температурного режима, а в водохранилищах, кроме того, и с естественными процессами формирования экосистем.

Рыбинское и Иваньковское водохранилища. В процессе формирования рыбного населения большинства равнинных водохранилищ достаточно четко выделяются три этапа (Гордеев, 1971, 1974; Дрягин, 1961; Михеев,

Прохорова, 1952). В начале становления водохранилищ наибольшей численности достигают виды, отнесенные Г.В. Никольским (1980) к пресноводному бореально-равнинному фаунистическому комплексу (щука, окунь, плотва, язь, карась). Постепенно эта группа уступает место видам понтического пресноводного (лещ, синец, густера, уклейка и др.) и амфибореального фаунистического комплекса (судак, сом). В меньшем по размеру Иваньковском водохранилище значение последних двух комплексов в уловах рыб меньше, чем в Рыбинском.

Первый и второй этапы формирования ихтиофауны Иваньковского и Рыбинского водохранилищ (с начала их заполнения до 1946 г. и 1959 г. соответственно) характеризовались резким повышением уловов рыб и увеличением видового разнообразия (рис. 2.1). В Рыбинском водохранилище, ввиду длительности и неравномерности его заполнения, на первом этапе отмечены два пика повышения в уловах доли видов бореально-равнинного фаунистического комплекса (1944 и 1948 гг.). Эти же годы соответствуют локальному повышению уловов рыб и индекса разнообразия, что связано с вступлением в промысел относительно быстро созревающих видов после особо благоприятных для нереста 1942 и 1946 гг. (Терещенко, Стрельников, 1997).

На третьем этапе в ихтиофауне водоемов стабилизировались видовой состав и соотношение численности отдельных видов в промысловых уловах, общие уловы и индекс биологического разнообразия.

Однако в Иваньковском водохранилище с середины 50-х, а в Рыбинском – с середины 70-х годов в уловах рыб начинают проявляться устойчивые структурные изменения – снижается общий улов, возрастают колебания в соотношении численности отдельных видов и в разнообразии уловов. Это свидетельствует об интенсификации процессов перестройки рыбного населения и выходе системы из зоны устойчивого состояния. В формировании ихтиофауны водохранилищ наступил четвертый этап, названный В.Б. Сальниковым и Ю.С. Решетниковым (1991) «периодом ухудшения условий», а В.А. Кузнецовым (1991) – «дестабилизацией».

Разбалансировка рыбной части сообщества обусловлена как действием климатических факторов, так и усилением антропогенной нагрузки на водоем. Зимой 1963–1964 гг. в результате залпового сброса сточных вод промышленных предприятий г. Калинина в Иваньковском водохранилище наблюдалась гибель различных видов рыб (Никаноров, 1973). Уловы судака сильно уменьшились, а жерех и налим выпали из промысла. Дестабилизация рыбного населения хорошо видна по увеличению колебаний индекса разнообразия (см. рис. 2.1). В дальнейшем (до конца 70-х годов) наблюдались процессы снижения колебаний индекса разнообразия уловов рыб (см. рис. 2.1 а) и стабилизации рыбного населения. Очевидно, это связано с пуском в 1967 г. Конаковской ГРЭС и последующим улучшением кислородного режима в зимний период. С конца 70-х годов наблюдалось устойчивое снижение разнообразия уловов рыб, что говорит о продолжающемся усилении антропогенного воздействия на водоем (см. рис. 2.1 а). В Рыбинском водохранилище в начале 70-х годов в результате ряда аномально жарких летних сезонов пострадали холодолюбивые виды – представители арктического пресноводного комплекса: наблюдались гибель снетка и уменьшение вылова налима. Наоборот, для относительно теплолюбивых представителей понтического пресноводного комплекса создались благоприятные условия для нереста и выживания молоди. Кроме того, в 70-е годы увеличился объем промышленных и сельскохозяйственных стоков в связи с ростом мощности Череповецкого промышленного узла и интенсивным использованием удобрений на площади водосбора. Перестройки в рыбной части сообщества существенно усилились после 1980 г., когда эвтрофирование и загрязнение Рыбинского водохранилища стали значительными, и в водоеме начали неоднократно регистрироваться случаи локальной гибели рыб (Малинин, Стрельников, 1990).

Оз. Белое. С 1939 по 1955 гг. рыбное население оз. Белое находилось в устойчивом состоянии, соответствующем разнообразию уловов рыб 2.5 бит. Период 1955–1966 гг. характеризовался значительным падением общих уловов. Начались перестройки в структуре уловов (смена соотношения видов разных фаунистических комплексов, изменение индексов разнообразия и доминирования). К концу 60-х годов система вновь приходит в устойчивое состояние с индексом разнообразия в 2.4 бит. В 1963–1965 г. после строительства Шекснинского водохранилища уровень озера поднялся на 2 м, что сказалось на воспроизводстве рыб. С 1970 г. эти изменения в жизни рыб прослеживаются и в структуре уловов. Как и во всех равнинных водохранилищах, на первом этапе формирования ихтиофауны отмечается рост общих уловов, увеличение в них доли видов, относящихся к бореально-равнинному фаунистическому комплексу и группе фитофилов. После 1970 г. отмечается рост разнообразия уловов рыб до 3 бит. К началу 80-х годов после закономерной перестройки, вызванной зарегулированием, рыбное население переходит в новое устойчивое состояние с разнообразием уловов 2.7 бит и средним уровнем доминирования 0.3.

Изменения в состоянии экосистемы оз. Белое за период с 1972 по 1997 гг. во многом определялись процессами антропогенного эвтрофирования. Содержание в воде озера минерального фосфора и азота возросло в несколько раз (Болотова, 1999). Тем не менее, существенных изменений структурных характеристик рыбного населения в оз. Белое не отмечено (Болотова, 1997, 1999). Это свидетельствует о том, что рыбное население может противостоять большим и сильным воздействиям и сохранять свою структуру, если промысел базируется в основном на короткоцикловых видах рыб (снеток). Немалую роль в процессе стабилизации рыбной части сообщества озера играет также высокий и постоянный пресс крупных хищников (см. рис. 2.2 а).

Оз. Неро. В 30-е годы оз. Неро было процветающим водоемом с отчетливым доминированием леща. К 80-м годам изменились условия обитания рыб, и почти на два порядка упали их уловы (Половкова и др., 1991). В настоящее время это угасающий водоем, в уловах преобладают лещ и щука.

В 50-х годах рыбное население озера находилось в равновесном состоянии, соответствующем разнообразию уловов 1.9–2 бит (см. рис. 2.2 б). Отмечаются небольшие колебания в соотношении численности отдельных видов и индекса разнообразия (Половкова и др., 1999). В это время в промысловых уловах еще фигурирует судак – представитель пресноводного амфибореального фаунистического комплекса, хотя его доля невелика. В 60-е годы возрастает антропогенное эвтрофирование водоема. Мощное поступление на сельскохозяйственные угодья вокруг озера удобрений, пестицидов и инсектицидов происходит на фоне серии маловодных лет, что приводит к бурному развитию сине-зеленых водорослей. В водоеме наблюдаются частые заморы рыбы. Судак исчезает из рыбопромысловой статистики. Отмечается снижение общих уловов, рост колебаний в соотношении численности отдельных видов и величине индекса разнообразия уловов (см. рис. 2.2 б). Это свидетельствует об интенсификации процессов перестройки в рыбном населении водоема. Однако, несмотря на усиление антропогенного воздействия на водоем, рыбная часть сообщества озера в 50–70-е годы все еще находилась в устойчивом состоянии, соответствующем разнообразию уловов 1.8 бит.

К началу 70-х годов в рыбном населении озера наблюдаются структурные изменения и сдвиг устойчивого состояния на уровень, соответствующий разнообразию уловов 0.6–0.7 бит, который был достигнут к 1980 г. Однако воздействия среды довольно скоро вывели систему из этого состояния. В начале 80-х годов снова отмечается интенсификация процессов перестройки и рост индекса разнообразия до 1.7 бит. Данный период характеризуется активным вмешательством человека в жизнь озера. В 1981–1984 гг. плотиной было перекрыто русло р. Векса, что нарушило миграционный путь рыб, приходящих на нерест из Горьковского водохранилища. После продолжительного снижения к середине 80-х годов несколько повысились уловы рыб, однако они не достигают величин, характерных для озера в 50-х и 60-х годах. Если до строительства плотины отмечалась тенденция к увеличению в уловах доли рыб понтического пресноводного комплекса, то с 1982–1983 гг. наблюдается обратный процесс: доля видов бореального равнинного комплекса растет, а понтического пресноводного – уменьшается. В эти годы индекс разнообразия был самым низким. В уловах преобладают постоянно живущие в озере тугорослые особи (Половкова, Половков, 1998). Со строительством гидроузла в конце 80-х годов уловы вновь снижаются, что характерно и для 90-х годов.

Структура и динамика уловов за продолжительный период времени отражают динамику рыбной части сообщества и свидетельствует о существенных перестройках всей экосистемы оз. Неро и изменениях его рыбных ресурсов. За анализируемый период с 1950 по 1991 гг. при общей тенденции к снижению уловов рыб отмечается рост колебаний в соотношении численности отдельных видов и в разнообразии уловов, что свидетельствует о «разбалансировке» системы и интенсификации процессов перестройки в рыбном населении озера. Анализ этих изменений показывает, что экосистема оз. Неро с трудом справляется с давлением антропогенных факторов.

Оз. Плещеево. Рост масштабов водоотведения, химическое и биогенное загрязнение ускоряют естественный для всех озерных систем процесс эвтрофирования. В результате происходит изменение состава уловов, в первую очередь за счет уменьшения вылова наиболее ценных в промысловом отношении видов рыб. Если 60 лет назад в оз. Плещеево преобладали бентофаги и хищники, то в настоящее время наиболее массовыми стали мелкие пелагические виды. Наблюдаются также изменения относительной доли видов-планктофагов. В водоеме идет процесс постепенного замещения ряпушки уклейкой – видом, более приспособленным к современным условиям (Стрельников, Пермитин, 1983).

Эти процессы нашли свое отражение в динамике индекса разнообразия (рис 2.2 в). Начиная с 1950 г. уменьшился сток р. Трубеж в связи с отведением его части в р. Куржач. С 1956 г. отмечено уменьшение разнообразия уловов рыб. Система выходит из равновесного состояния и после перестроек к концу 60-х годов стабилизируется. Однако усиление химического загрязнения в связи с ростом производства опять выводит рыбное население из стационарного состояния. Разнообразие уловов рыб повышается. С 1979 г. вновь происходит резкое изменение структурных показателей: уменьшается величина разнообразия уловов и возрастает индекс доминирования. По-видимому, это ответ системы на зарегулирование стока, начавшееся в 1974 г. Отвод промышленных вод г. Переславля с 1974 по 1979 гг. вырос вдвое, а объем применяемых удобрений за период с 1970 по 1978 гг. на окружающей озера территории – более чем в 3 раза.

В начале 80-х годов в функционировании рыбной части сообщества наблюдается начало перехода в состояние с еще меньшим уровнем разнообразия. Возможно, это связано с ухудшением гидрохимического режима озера и развитием в гипolimнии бескислородной зоны. Таким образом, эвтрофирование оз. Плещеево достигло такой стадии, когда происходят существенные перестройки в конечном звене водной экосистемы – в рыбной части сообщества.

Сравнительный анализ динамики разнообразия рыбной части сообществ озер и водохранилищ Верхней Волги показал, что антропогенное воздействие привело к более существенным перестройкам в рыбном населении озер по сравнению с водохранилищами. В небольшом Иваньковском водохранилище, испытывающем сильный антропогенный пресс, изменения в структуре рыбного населения сопоставимы с таковыми в озерах.

Изменения структурных характеристик рыбного населения оз. Белое, вошедшего в состав Шекснинского водохранилища, невелики. Немалую роль в процессе стабилизации рыбной части сообщества озера играют его высокая проточность, своеобразие морфологии и физико-химических условий водоема, высокий и постоянный пресс крупных хищников. Эвтрофирование и загрязнение озер Плещеево и Неро достигли такой стадии, когда наблюдаются существенные перестройки в конечном звене озерной экосистемы – в рыбной части сообщества.

Дальнейшее усиление воздействия антропогенных факторов (биогенного загрязнения, водоотведения и т.п.) может оказать негативное влияние на устойчивость рыбной части сообщества этих озер.

6. Паразиты рыб

Степень изученности видового состава паразитов рыб в водохранилищах Верхней Волги неодинакова. Наиболее полно исследованы Рыбинское и Горьковское водохранилища. Для Угличского и Ивановского водохранилищ имеются данные о видовом составе паразитов либо отдельных видов рыб, либо отдельных участков водоема. В Шекснинском водохранилище исследованы только паразитические простейшие (Колесникова, 1996). В Рыбинском водохранилище подробно изучен видовой состав всех групп паразитов. Данные по видовому составу паразитов в Горьковском водохранилище относятся к 1960–1965 гг. (Изьумова, 1977). В данной главе рассматривается видовое и таксономическое разнообразие паразитов рыб этих двух водохранилищ.

Паразиты рыб в Рыбинском и Горьковском водохранилищах представлены 270 видами, из которых 110 видов – одноклеточные. Паразитические Protozoa этих водоемов включают представителей 4 типов и 9 классов, среди которых наиболее многочисленны миксоспоридии (1 класс, 10 родов и 51 вид) и инфузории (5 классов, 11 родов и 49 видов) (Колесникова, 1996). Среди миксоспоридий наибольшее число видов принадлежит к роду *Myxobolus* (29), среди инфузорий – к роду *Apiosoma* (17). Таксономическое разнообразие в типах жгутиконосцев и микроспоридий низкое – 2 класса, 4 рода, 6 видов в первом типе и 1 класс, 1 род и 2 вида во втором.

Паразитические Metazoa (типы Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales, Annelida, Arthropoda) представлены 9 классами и 152 видами. Наибольшее число видов из общего числа составляют моногенеи (62), среди которых доминирует род *Dactylogyrus* (42 вида). Ленточные черви (Cestoda) представлены 18 видами, из которых 4 вида паразитируют у рыб на стадии личинки. Самый крупный из 10 родов этого класса – род *Proteocephalus* (5 видов). В классе Trematoda (38 видов, 19 родов) виды, являющиеся паразитами рыб на личиночных стадиях развития, составляют почти половину (17) всего видового состава этой группы.

Из представителей классов Amphilinidea и Aspidogastrea в водохранилищах встречается по одному виду. Специфический паразит стерляди *Amphilina foliacea* найден в Горьковском водохранилище. *Aspidogaster limacoides*, широко распространенный в водохранилищах Волги, паразитирует у моллюска дрейссены и карповых рыб. Другой вид этого рода *A. conchicola* столь же обычен у моллюсков перловиц и беззубок в притоках водохранилищ.

Из класса круглых червей (Nematoda) у рыб Верхневолжских водохранилищ встречаются 17 видов (14 родов), три вида – на стадии личинки. Большинство родов нематод образовано одним, реже 2–3 видами. Из класса Acanthocephala в водохранилищах в настоящее время встречаются только 3 вида. В классе Hirudinea зарегистрировано 4 вида. Паразитические ракообразные рыб довольно многочисленны (11 видов, 9 родов). Так же, как и у нематод, большинство их родов представлены всего одним видом.

Видовой и таксономический состав паразитических Metazoa Рыбинского и Горьковского водохранилищ весьма сходен. Главное отличие состоит в присутствии 5 видов специфичных паразитов стерляди популяции Горьковского водохранилища. Кроме того, в Горьковском водохранилище найдены 8 видов паразитов, отсутствующих в Рыбинском (*Dactylogyrus chondrostomi*, *D. cordus*, *D. cryptomeres*, *Eubothrium crassum*, *Crepidostomum latum*, *Hysteromorpha triloba*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Hepaticola petruschewskii*, *Tracheliastes polycolpus*). Однако эти виды могут быть в дальнейшем обнаружены и в Рыбинском водохранилище.

Видовое разнообразие паразитов рыб Верхней Волги может существенно возрасти (возможно, до 400 и более видов) при последующем исследовании малых рек, где паразиты образуют богатый видами реофильный комплекс. В связи с созданием каскада водохранилищ все видовое разнообразие паразитов рыб Верхней Волги можно разделить на два больших комплекса – лимнофильный, сформировавшийся в водохранилищах, и реофильный, сохранившийся в среднем и верхнем течении малых притоков Волги.

Создание каскада водохранилищ и соединение с бассейнами других рек создало благоприятные условия для проникновения сюда ранее несвойственных для Волги видов паразитов. Такими паразитами-вселенцами являются 4 вида. К числу южных «иммигрантов», проникших в Верхнюю Волгу из Арало-Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов, относятся *Aspidogaster limacoides* и пиявка *Caspiobdella fadejewi*.

A. limacoides является представителем каспийской фауны и до начала гидростроительства встречался в Волге до Казани (Богданова, Никольская, 1965). В Горьковском водохранилище он был впервые обнаружен у леща в 1974 г. (Тимошечкина, 1978), а в Рыбинском – в 1978 г. (Ройтман и др., 1981). Однако еще раньше этот паразит проник в Верхнюю Волгу через р. Оку и водохранилища канала им. Москвы. В Истринском водохранилище в 1961 г. аспидогастром были инвазированы лещ (встречаемость 14.1%, интенсивность инвазии 7 экз.) и плотва (15.2%, 18 экз.) (Каменский, Пономарева, 1964). Таким образом, инвазия *A. limacoides* в Верхнюю Волгу шла двумя путями: из Куйбышевского водохранилища вверх по каскаду, а также через р. Оку и канал им. Москвы.

Появление этого паразита связано с проникновением в водохранилища моллюска дрейссены, который является его облигатным окончательным хозяином. Рыбы заражаются им, поедая дрейссену, и выполняют функцию постциклических дефинитивных хозяев этого паразита. В Рыбинском водохранилище дрейссена достигла массового развития в 60-е годы, что создало благоприятные условия для жизни и распространения паразита. В настоящее время здесь аспидогастры инвазируют плотву, густеру, язя и леща (Жохов, Пугачева, 1996). У плотвы (Жохов, Касьянов, 1994) и густеры он является доминирующим по численности кишечным паразитом.

Естественным ареалом пиявки *C. fadejewi* служат реки бассейна Черного и Азовского морей. После соединения Волги и Дона каналом она проникла в Волгоградское водохранилище. В Рыбинском водохранилище

C. fadejewi впервые была отмечена в 1977 г. (Лапкина, Комов, 1983; Эпштейн, Лапкина, 1980). Сейчас она инвазирует леща на 80–100% при интенсивности инвазии до 300 экз. Происходит постепенное вытеснение этой пиявкой местного вида *Piscicola geometra*, встречающегося сейчас только на щуке и окуне.

Вселенцем является также паразитическая инфузория *Ambiphrya ameiuri*, обнаруженная на личинках леща и густеры в районе п. Борок в 1989 г. (Куперман и др., 1994). Эта инфузория считалась специфичным паразитом американского канального сомика, вместе с которым была завезена в Европу, но встречалась у него только в тепловодных хозяйствах. Находка этого паразита в Рыбинском водохранилище на личинках карповых рыб свидетельствует о том, что при благоприятных температурных условиях он может вызвать массовое заражение и, возможно, гибель молоди рыб как неспецифичный паразит.

Создание Волго-Балтийской водной системы соединило Верхнюю Волгу с рядом крупных озер северо-запада России. В результате этого из Белого озера в Рыбинское и Горьковское (а также Куйбышевское) водохранилища проникла цестода *Eubothrium rugosum* – специфичный паразит налима. Эта цестода появилась в Рыбинском водохранилище в 50-е годы, и уже в 1956–1957 гг. зараженность налима в разных плесах достигала 70–100% (Изюмова, 1959). В целом по водохранилищу, налимом в настоящее время инвазирован этим паразитом на 100%. Волга еще до зарегулирования стока через р. Шексну была связана с Белым озером, однако причиной широкого распространения данной цестоды в водохранилищах являются изменения гидрологического режима и массовое развитие рачков-циклопов, промежуточных хозяев паразита.

Из Белого озера вместе с белозерской ряпушкой (*Coregonus albula*) в водохранилище проник и другой вид цестод – *Triaenophorus crassus*, definitive хозяином которого является щука. Ряпушка служит для этой цестоды дополнительным хозяином. Ориентировочное время появления *T. crassus* в водохранилище – 60-е годы (Куперман, 1979). По своей численности этот паразит щуки в настоящее время уступает аборигенному виду *T. nodulosus*.

Процесс проникновения новых видов паразитов в водохранилища Верхней Волги может продолжаться. Интродукция вселенцев обусловлена появлением здесь новых видов гидробионтов, например, каспийской тюльки и моллюска *Dreissena bugensis*, а также распространением новых паразитов из рыбоводных хозяйств.

Рыбинское водохранилище существует уже более 50 лет. С первых лет его существования и до настоящего времени здесь проводятся паразитологические исследования, что дало возможность подробно проследить процесс формирования сообщества паразитов рыб и его этапность.

Начальные фазы формирования сообщества паразитов в Рыбинском водохранилище были подробно изучены В.П. Столяровым (1952, 1961) и Н.А. Изюмовой (1977). В первые годы наполнения водохранилища численность большинства видов гельминтов резко сократилась из-за гибели их промежуточных хозяев. Восстановление численности в разных группах паразитов шло неодинаковыми темпами, но уже в 50-х годах она достигла прежнего уровня. Однако не все виды смогли выжить или восстановить свою численность в изменившихся условиях обитания.

Первыми из состава сообщества паразитов выпали виды, связанные в своем развитии с гидробионтами реофильного комплекса. Трематода *Allocreadium isoporum* является кишечным паразитом многих карповых рыб. Промежуточным хозяином для нее служит реофильный моллюск *Cyclas rivicola*, который после заполнения водохранилища остался только в реках выше зоны подпора. Зараженность рыб *A. isoporum* с первых лет создания водохранилища постепенно снижалась вплоть до полного исчезновения. Сейчас единичные экземпляры этой трематоды встречаются только у язя и заносятся рыбами из рек.

Изменение гидрологического режима вызвало снижение числа видов и численности скребней – кишечных паразитов рыб. Паразитофауна рыб Верхней Волги ранее включала 5 видов этих червей: *Acanthocephalus lucii*, *A. anguillae*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Pomphorhynchus laevis* и *Pseudoechinorhynchus borealis*. Для двух последних видов промежуточными хозяевами служили реофильные рачки-гаммариды, исчезнувшие из водохранилищ. Последний раз эти виды скребней были найдены в Рыбинском водохранилище у окуня и налима в 1945, 1947 и 1948 гг. Остальные три вида стали редкими по причине сокращения численности их промежуточного хозяина – водяного ослика (Жохов, Пугачева, 1996).

Снижение численности паразитов происходило и по естественным причинам, не связанным с деятельностью человека. Например, трематода *Phyllodistomum folium*, являвшаяся ранее обычным паразитом щуки, теперь практически исчезла из водохранилища. Причиной этого послужила конкуренция со стороны паразитического простейшего – миксоспоридии *Myxidium lieberkuhni* (Жохов, Пугачева, 1996).

В то время как одни виды выпадали из состава паразитофауны или численность их резко сокращалась, другие, наоборот, становились массовыми. К их числу относится паразитирующая у судака трематода *Phyllodistomum angulatum*, которая стала в водохранилище более многочисленной, чем прежде. Возросла численность многих других лимнофильных видов, особенно цестод и нематод.

В процессе формирования паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища можно выделить три этапа. Первый этап – разрушение прежнего сообщества паразитов во вновь созданном водоеме. На данном этапе у паразитов со сложным циклом развития происходит резкое снижение численности с ее последующим постепенным восстановлением. Популяции цестод быстрее возвращаются к исходному состоянию, чем популяции трематод. Восстановление численности гельминтов идет параллельно процессу формирования сообщества животных лимнофильного типа. Продолжительность этого периода для Рыбинского водохранилища приблизительно равна 7–10 годам.

Второй этап – стабилизация численности популяций паразитов. У различных видов численность стабилизируется на разном уровне. Одни виды становятся массовыми, другие – редкими, вплоть до полного исчезновения. Для одних видов этот процесс уже закончился, для других еще продолжается.

Третий этап – появление видов-вселенцев. Иммигранты, проникающие в водохранилище естественным путем, появляются здесь только после завершения процесса формирования сообщества гидробионтов. Заселение водохранилища иммигрантами стало возможным только спустя 10–30 лет после его создания.

Биологические инвазии в бассейне Верхней Волги

1. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге

Процесс расселения видов животных и растений за пределы их исторически сложившихся ареалов – неперенная составляющая как эволюции отдельных видов, так и сообществ и экосистем в целом. Среди абиотических факторов наибольшую роль в расселении играют климатические и геоморфологические изменения среды. Из биологических факторов основное значение имеют численность особей, видовая структура, характер внутри- и межвидовых взаимоотношений (от трофических до репродуктивных) (Дарлингтон, 1966). С развитием цивилизации все большее значение в процессе расселения стал приобретать антропогенный фактор. При этом он выступает как в качестве пассивного (трансформация местообитаний видов животных и растений под воздействием человека, что вынуждает их к самостоятельному переселению), так и в качестве активного (случайные или направленные интродукции растений и животных на новые территории).

В отличие от миграций, расселение – сугубо зоогеографическое понятие и, по мнению Г. Коли (1979), – самый трудный для изучения процесс, о котором в большинстве экологических исследований предпочитают не упоминать. Немаловажен и такой методический аспект, как необходимость жесткой регионализации исследований в смысле четкого определения исторических ареалов видов и их биогеографической принадлежности. В пределах отдельного региона всегда можно выделить аборигенные виды, расселяющиеся за пределы своего ареала (эмигранты) и виды-вселенцы (иммигранты), пришедшие в регион извне. Эти две стороны процесса расселения имеют принципиально разную природу в каждом отдельно взятом регионе и требуют независимых подходов при их анализе.

Вселение видов живых организмов на новые (не присущие им ранее) территории, в настоящее время определяется как процесс биологических инвазий, а сами виды в этом случае принято называть «вселенцами» или «чужеродными» (ASLO, 2000; Initial risk..., 1999). В последние годы интерес к биоинвазиям резко возрос во всем мире, при этом он зачастую носит не чисто академический характер, а отражает значительную обеспокоенность общества, которая вызвана тем, что виды-вселенцы, нередко самым непосредственным образом, воздействуют на популяции, виды и сообщества аборигенных фаун и флор, зачастую приводя к существенным изменениям экосистем. При этом наносится невосполнимый ущерб не только местным фаунам и биологическому разнообразию, но и экономическим интересам человека. Виды-вселенцы могут вытеснять или сильно угнетать аборигенные виды в силу своей биологической агрессивности, более высокой конкурентоспособности, большего адаптивного потенциала и т.п.

Масштабы экономического ущерба могут быть поистине катастрофическими. Так, в результате вселения понто-каспийского моллюска *Dreissena polymorpha* в Великие Озера США и Канады ущерб оценивается Правительством США в размере 400 млн. долларов в год. Экономические потери от вселения 15 новых для США видов за последние 50 лет составили более 100 млрд. долларов. Не менее устрашающе ситуация выглядит и в других странах мира. В 1999 г. Президент США В. Клинтон подписал Специальный Указ, направленный на обеспечение защиты от вселения чужеродных видов, разработку мер контроля и минимизацию экономического, экологического и гуманитарного ущерба от видов-вселенцев (Clinton, 1999). Во исполнение этого указа в США созданы специальная Федеральная служба по контролю биоинвазий и Федеральный научный совет по биоинвазиям, резко интенсифицировались научные исследования. Аналогичные решения на правительственном уровне принимаются и в странах Европейского Союза, Южно-Африканской республике, Австралии, Новой Зеландии, Китае и Японии. Только за 1999–2000 гг. в мире было проведено более двух десятков национальных и международных научных форумов, задачей которых была выработка научной, экономической и политической стратегий для решения проблемы биологических инвазий, оценивающейся как глобальный фактор мирового развития.

В Российской Федерации также начаты работы по данной проблеме, однако вплоть до 2001 г. они носили инициативный характер со стороны отдельных научных коллективов исследовательских институтов и не имели ни моральной, ни финансовой поддержки со стороны государственных органов управления. К сожалению, и в настоящее время поддержка стала оказываться только на уровне Российской Академии Наук за счет внутренних ресурсов. Проявлена заинтересованность и со стороны Министерства промышленности, науки и технологий РФ. К наиболее существенным достижениям следует отнести создание Информационных баз данных по видам-вселенцам в ЗИН РАН и в Институте биологии СО РАН; совместное проведение тремя институтами РАН (ИБВВ, ИПЭЭ и ЗИН) комплексных экспедиций по анализу биологических инвазий и оценке изменений экосистем волжских водохранилищ под влиянием видов-вселенцев в бассейне Волги. В 2000 г. в Апатитах состоялось совещание «Виды-вселенцы в европейских морях России», в августе 2001 г. в п. Борок проведен первый Американско-российский симпозиум по проблеме видов-вселенцев (Американско-российский..., 2001). Однако все эти усилия явно неадекватны глобальности проблемы и не будут эффективны в должной мере без государственной поддержки на всех уровнях, аналогичной той, которая действует во всех развитых странах мира.

Особенность большинства случаев естественного расселения пресноводных животных и растений заключается в строгой его приуроченности к бассейнам рек как основных магистралей, по которым происходит расселение. Этот путь является основным и для случайных антропогенных интродукций, связанных с пассивными перемещениями животных на днищах судов и с балластными водами. Зарегулирование рек, в особенности создание водохранилищ и соединение ранее независимых речных бассейнов каналами, существенно облегчили процесс расселения для многих видов пресноводных организмов. Начатое еще в XVII веке преобразование гидрографии бассейна Волги, особенно интенсивно осуществлявшееся во второй половине XX века, к настоящему времени обусловило превращение Волги в крупнейшую транзитную реку, напрямую связавшую бассейны Черного, Каспийского, Белого и Балтийского морей (рис. 3.1).

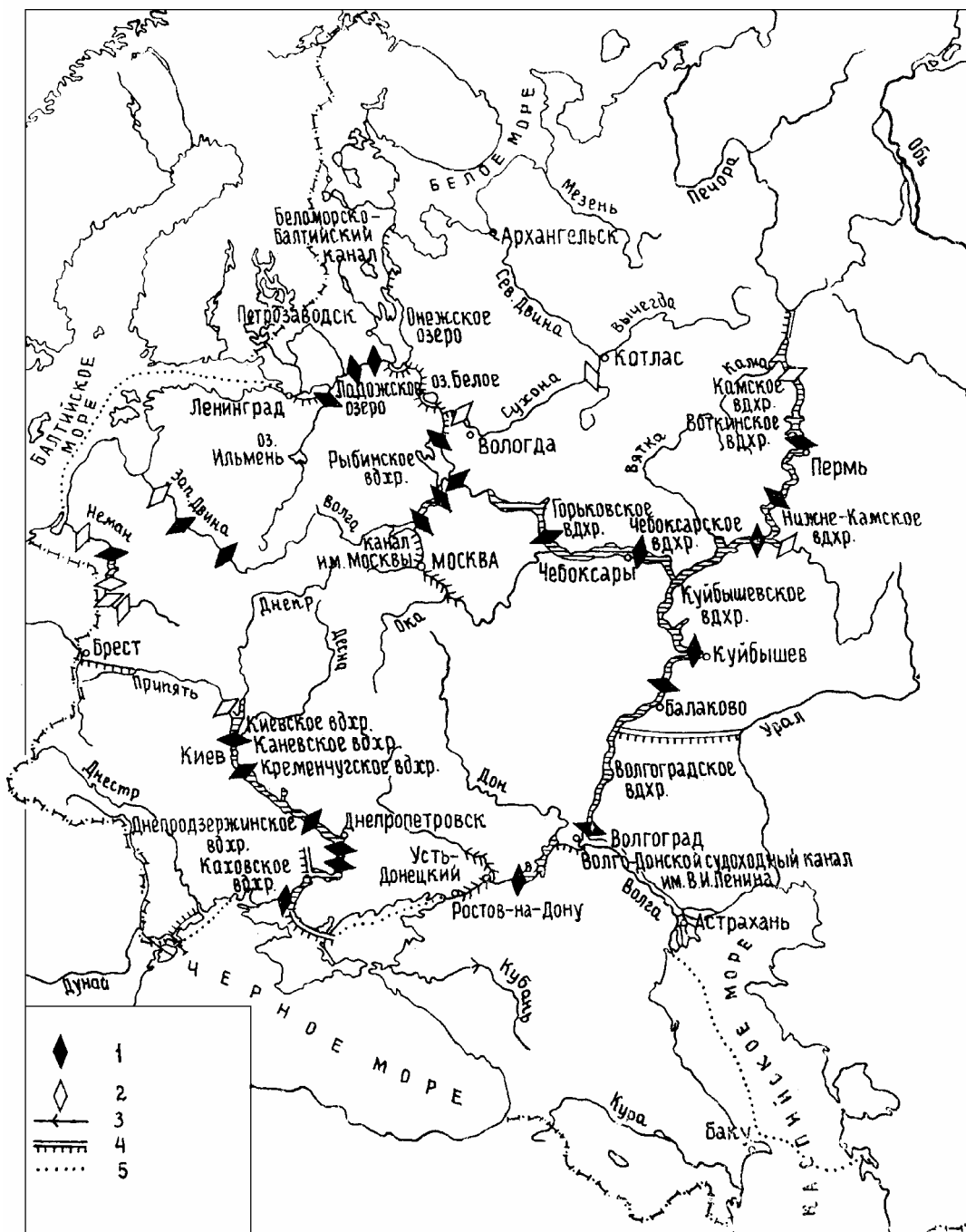


Рис. 3.1. Карта-схема единого воднотранспортного пути Европейской части России и сопредельных государств (Проблема территориального..., 1985): 1 – гидроузел, 2 – проектируемый гидроузел, 3 – шлюз, 4 – судоходные каналы существующие и проектируемые, 5 – морские участки трассы единой глубоководной системы

В единую воднотранспортную артерию оказались объединены реки Волга, Дон, Кама, Ока, Москва, Шексна, Нева, Северная Двина и такие крупные озера, как Селигер, Белое, Кубенское, Ладожское, Онежское. Особо следует отметить роль водохранилищ в облегчении и стимуляции процесса расселения (Козлов, 1993;

Мордухай-Болтовской, 1960). Прежде всего, были ликвидированы такие ранее непреодолимые для большинства видов преграды, как речные пороги. На участках водохранилищ значительно снизились скорости течения, изменилась гидродинамика водных масс, увеличилась их теплоемкость (Авакян, Широков, 1994; Литвинов, 2000), повысилась минерализация (Тюрюканов, 1996) и значительно усложнилась биотопная структура (Поддубный, 1973, 1978). В настоящее время практически на всем своем протяжении Волга лимнизирована. Все плотины, сооруженные на Волге, оснащены судовыми шлюзами, что определило возникновение особого типа гидродинамики в зоне приплотинных бьефов на всех водохранилищах каскада – обратных течений. Это обстоятельство, по-видимому, оказалось одним из наиболее существенных при расселении многих видов водных беспозвоночных и рыб, имеющих планктонных личинок и пелагическую икру.

Отмечаются два основных потока естественного расселения видов в Волге – северный (из бассейнов Белого и Балтийского морей) и южный, понто-каспийский (из бассейнов Каспийского и Черного морей). При этом северный поток представлен небольшим количеством видов (и только пресноводными их формами). Понто-каспийский поток значительно богаче в видовом отношении, и среди этих видов высока доля типично морских. Мы полагаем, что различие северного и южного потоков обусловлено тремя основными факторами, развитие которых было обусловлено зарегулированием – повышением температуры водных масс, изменением минерализации и нарастающей эвтрофикацией.

Существенную роль сыграло строительство в бассейне Волги тепловых электростанций и теплоцентралей, сбросные теплые воды которых образуют в соответствующих участках водохранилищ зоны повышенных температур. Создание водохранилищ также привело к ликвидации естественных почвенных гидрохимических барьеров в виде пойменных террас, что обусловило изменения минерализации воды в волжских водохранилищах почти в два раза по сравнению с периодом до зарегулирования. Интенсивное развитие промышленности (особенно усилившееся во второй половине XX века), химизация сельского хозяйства и значительное увеличение сельскохозяйственных площадей обусловили постоянное возрастание трофности водохранилищ.

Можно с достаточно высокой степенью уверенности утверждать, что процесс глобальной антропогенной лимнизации волжского бассейна фактически воссоздал позднеплейстоценовую гидрографическую ситуацию – Хвалынскую трансгрессию Каспия, доходившую до Самарской луки, а также существование обширных приледниковых озер в бассейне Верхней и Средней Волги (Угличско-Рыбинское, Костромское, Ростовское, Галичско-Чухломское) (Обидиентова, 1977). Предполагается, что именно позднеплейстоценовая ситуация в бассейне Волги определила формирование современной фауны и флоры бассейна, когда многие понто-каспийские и северные виды осваивали освободившиеся от ледника территории (Лебедев, 1960; Мордухай-Болтовской, 1960). Вполне допустимо, что наблюдаемое в настоящее время усиление процессов расселения многих видов животных и растений в бассейне Волги вызвано одной общей причиной. Большинство как северных, так и понто-каспийских видов начали свое, зачастую взрывное, распространение за пределы своих естественных ареалов по Волге именно после создания водохранилищ.

Во второй половине XX века интенсивно происходил и процесс интродукции новых для фауны Волги видов животных (Карпевич, 1975; Карпевич и др., 1975; Кудерский, 2001; Karpova et al., 1996). Аклиматизационные мероприятия наиболее активно проводились в отношении рыб, а также ряда беспозвоночных – объектов их питания. Зоны сброса теплых вод ТЭС, ТЭЦ, промышленных предприятий и сами водоемы-охладители оказались не только местом для целенаправленной интродукции теплолюбивых хозяйственно-ценных видов рыб и беспозвоночных, но и надежным пристанищем для случайных акклиматизантов, проникших в водоемы посредством деятельности аквариумистов и в качестве побочного материала при акклиматизации.

Бассейн Верхней Волги, расположенный на границе двух климатических зон и характеризующийся наличием такого полностью лимновидного водоема, как Рыбинское водохранилище, непосредственно соединенного с реками бассейнов Балтийского и Белого морей, в настоящее время выступает в качестве своеобразной зоны аккумуляции вселенцев, а также области интерградации северных и понто-каспийских гидробионтов.

2. Распространение некоторых диатомовых планктонных водорослей в водохранилищах Верхней Волги

Гидростроительство существенно повлияло на состав сообществ фитопланктона водохранилищ Верхней Волги. Как показано в разд. 1 гл. 2 настоящей монографии, основные структурные перестройки происходили в составе синезеленых и диатомовых водорослей – главных биоценологических компонентов водоемов. Однако наибольшие изменения наблюдались среди диатомовых, являющихся хорошими биологическими индикаторами качества и условий среды. В частности, в 1964–1969 гг. на всем протяжении Волги был обнаружен новый эвригалинный вид *Skeletonema subsalsum* (Кузьмин и др., 1970). Наибольшего развития он достигал в нижнем течении реки. В 1970–1975 гг. максимальные величины его численности и биомассы в водохранилищах Верхней Волги (1.6–11.5 тыс. кл./л и 0.3–2.1 г/м³ соответственно) наблюдались в летне-осенний период при температуре воды 10–22°C (Генкал, Кузьмин, 1980). Наиболее высокие их значения приводились для Горьковского водохранилища. В период наших исследований в 1977–1998 гг. максимальные

численность и биомасса *Skeletonema subsalsum* в Ивановском (3.7 тыс. кл./л и 0.99 г/м³) и Угличском водохранилищах (4.25 тыс. кл./л и 0.86 г/м³) наблюдались в августе 1991 г., т.е. возрастали по сравнению с 70-ми годами в 2.3–2.5 и 3 раза соответственно. В Рыбинском (в июне–июле 1995 г. – 1.4 тыс. кл./л и 0.23 г/м³) и Горьковском (в августе 1992 г. – 1.2 тыс. кл./л и 0.30 г/м³) они уменьшились в 5–9 и 6–7 раз. В то же время, в июле 1992 г. максимальная биомасса данного вида могла достигать 4.4 г/м³ (Охапкин и др., 1997). Предполагают, что этот вид доминировал в планктоне уже в первые годы существования Горьковского водохранилища (1956–1957 гг.). Однако из-за определенных трудностей в идентификации таксона его могли относить к другим видам (Кузьмин и др., 1970), в частности из рода *Ulothrix* (Волга и ее жизнь, 1978; Охапкин и др., 1997). Именно в эти годы, по данным А.Д. Приймаченко (1961, 1966), в фитопланктоне доминировали *Ulothrix tenuissima*, *U. aequalis* и *U. tenerrima*.

Поскольку *Skeletonema subsalsum* встречается в широком диапазоне солености воды (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968), и наибольшее ее количество отмечается в Нижней Волге, можно предположить, что она распространялась в волжских водохранилищах с юга на север. В 1934–1940 гг. (Смирнова, 1949; Усачев, 1948) и в 1956–1964 гг. (Левшакова, 1967) этот вид не входил в число доминирующих видов фитопланктона Северного Каспия. Однако по данным других авторов, вспышки его развития все же отмечались в 60-е годы в летний период в приустьевом пространстве и центральном районе Северного Каспия (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). *Skeletonema subsalsum* – обычный вид для сходного по составу фитопланктона Азовского моря (Макарова, 1969; Прошкина-Лавренко, 1963). Сроки обнаружения максимумов обилия этого вида в Северном Каспии и Нижней Волге совпадают – это середина 60-х годов. Очевидно, с этого момента *Skeletonema subsalsum* стала быстро распространяться на север из опресненных морей во все водохранилища Волги, занимая свободную экологическую нишу.

Приведенные данные могут быть сопоставлены со сведениями об обилии этого вида и в Шекснинском водохранилище, расположенном к северу от Рыбинского. По данным 1955–1966 гг., *Skeletonema subsalsum* (Syn.: *Stephanodiscus subtilis* (V. Goor) A. Cl.) отсутствовала даже в списке видов фитопланктона Шекснинского водохранилища (Кузьмин, 1976), а в Рыбинском отмечена в 1963 г. в очень незначительном количестве. Среди доминантов в составе сообществ Рыбинского водохранилища вид начал встречаться с 1968 г. (Корнева, 1999). В Шекснинском водохранилище *Skeletonema subsalsum* была впервые обнаружена в 1976–1977 гг. (Корнева, 1989), причем только в речной его части. В Белозерском плесе (оз. Белое) вид отмечен в сентябре–октябре 1977 г. лишь в устье р. Ковжи с численностью 1–17 тыс. кл./л и биомассой 0.003 г/м³. В августе 1994 г. *Skeletonema subsalsum* выявлена только в приплотинном участке Шекснинского водохранилища в очень незначительном количестве (5 тыс. кл./л и 0.001 г/м³). К сожалению, по результатам единственной экспедиции 1994 г. трудно судить об изменениях обилия вида в планктоне этого водохранилища по сравнению с 70-ми годами, поскольку максимальные величины его численности можно наблюдать и в сентябре.

Последние исследования на всех остальных водохранилищах Верхней Волги в свидетельствуют о том, что в последние годы происходит увеличение обилия *Skeletonema subsalsum* в Ивановском и Угличском и, напротив, снижение в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Этот вид-космополит относится к группе лимнофилов, предпочитающих стоячие воды (Krammer, Lange-Bertalott, 1991) с высоким содержанием органического вещества (Охапкин, 1994; Lange-Bertalott, 1996). Его можно рассматривать в качестве индикатора эвтрофных вод. Первые случаи появления *Skeletonema subsalsum* в Верхней Волге совпали с началом зарегулирования стока Волги в 1961 г. после заполнения основных крупных водохранилищ Волго-Камского каскада (Устьевая область..., 1998). Лимнизация стока Волги, как известно, привела к увеличению уровня трофии и минерализации воды (Тарасов, Бесчетнова, 1987). С середины 60-х годов установлено повышение трофности вод одновременно и в ряде крупных озер России (Иванищев и др., 1987). Очевидно, этот процесс носил крупномасштабный характер. Таким образом, изменение гидрологического режима Волги на фоне увеличения трофии привело к закономерному увеличению представленности в сообществах водохранилищ Волги лимнофильных, солоноватоводных видов диатомовых, выдерживающих высокий уровень легкоусвояемого органического вещества и трофии вод.

В начале 90-х годов в водохранилищах Верхней Волги стал отмечаться новый вид (род) диатомовых *Actinocyclus normanii* (Генкал и др., 1999; Корнева, 2001). Первые его находки зафиксированы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в 1993 г. (Генкал, Елизарова, 1996) под названием *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. В 1994 г. он обнаружен в прибрежных водах западного побережья водохранилища. В 1995–1998 гг. наблюдалось его продвижение из северного плеса в центральный (Корнева, Соловьева, 2000). В начале июля 2000 г. отмечен в виде единичных экземпляров в Волжском плесе. Все это свидетельствует о продолжающемся расширении ареала вида в Рыбинском водохранилище, как уже отмечалось ранее (Генкал и др., 1999; Корнева, 2001). Результаты наших исследований в 1989–2000 гг. показали, что *Actinocyclus* не обнаружен пока лишь в Угличском водохранилище, а наибольшего развития он достигает в Шекснинском. В остальных волжских водохранилищах *Actinocyclus normanii*, как и *Skeletonema subsalsum*, в наибольшем количестве встречался на Нижней Волге. Так же, как и последний вид, *Actinocyclus normanii* зафиксирован в планктоне Северного Каспия (Генкал и др., 1999). За последние 10–15 лет наблюдается его экспансия в водоемы Северной Америки и Северной Европы. Это вид-космополит, галофил, предпочитающий эвтрофные воды (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Van Dam et al., 1994). Однако его встречаемость и обилие никак не связаны с уровнем трофии вод в волжских водохранилищах (Корнева, 2001). Показано, что распространение данного вида в водохранилищах Волги в середине 80-х годов могло быть обусловлено крупномасштабными климатическими изменениями,

которые привели к увеличению стока Волги, подъему уровня Каспия, изменению химического состава воды и соотношения ионов в водохранилищах (Корнева, 2001). Известно, что лимнизация стока Волги способствовала увеличению минерализации, содержания ионов щелочноземельных металлов, сульфатов и хлоридов (Былинкина и др., 1993; Тарасов, Бесчетнова, 1987). Аналогичные процессы происходят в последние годы и в водохранилищах Днепра (Журавлева, 1998), в которых также наблюдается появление новых солоноватоводных видов диатомовых из родов *Thalassiosira* Cl. и *Skeletonema* Grev. (Щербак, 2000).

Антропогенная трансформация стока Волги привела также к увеличению в планктоне численности лимнофильного вида *Stephanodiscus binderanus* (Приймаченко, 1973). При этом его обилие в верхневолжских водохранилищах (Иваньковском, Рыбинском и Горьковском) уже в первые годы их существования (1955–1957 гг.) было на несколько порядков выше, чем в незарегулированной части Волги. *Stephanodiscus binderanus* относился к разряду часто встречающихся видов (Буторина, 1966). В начале 70-х годов он по-прежнему не упоминался среди доминантов (Волга и ее жизнь, 1978; Лаврентьева, 1977). Впервые в составе доминирующего комплекса этот вид обнаружен нами в 1978 г. В середине 80-х годов *Stephanodiscus binderanus* утратил свое лидирующее положение (Ляшенко, 2000). В наших исследованиях в 1989–2000 гг. вид доминировал только в Рыбинском (Корнева, 1993; Корнева, Соловьева, 2000) и Горьковском водохранилищах (Охапкин и др., 1997). Однако в 80–90-х годах наметилась тенденция к снижению интенсивности вегетации этого вида и в Горьковском водохранилище (Охапкин и др., 1997). В Иваньковском водохранилище по данным 1937 г. (Киселев, 1948), 1954–1956 гг. (Буторина, 1961), а также 1967–1972 гг. (Кузьмин, Девяткин, 1975; Девяткин, Кузьмин, 1978; Кузьмин, 1978) и 1973–1979 гг. (Тарасенко, 1982) *Stephanodiscus binderanus* постоянно присутствовал среди ценозообразующих таксонов. Однако в 1978 г. этот вид, по нашим наблюдениям, не занимал лидирующего положения. В материалах 1985–1988 гг. он также не упоминался в составе доминирующего комплекса (Ляшенко, 1999).

Подробные исследования пространственного распределения фитопланктона Рыбинского водохранилища в июле–августе 1989 г. (Корнева, 1993), в июне–июле 1995 г., августе 1997 г. и сентябре–октябре 1998 г. (Корнева, Соловьева, 2000) показали, что наибольшего обилия *Stephanodiscus binderanus* достигал в северных плесах – Моложском и Шекснинском. Этот вид доминировал в планктоне р. Шексны (Syn.: *Melosira binderana* Kütz.) еще до образования Рыбинского водохранилища (Кузьмин, 1976), продолжая достигать значительного обилия в первые (60-е) годы существования Шекснинского водохранилища. В 1976–1977 гг. он развивался в течение всего периода открытой воды в основном в Шекснинском плесе (расширенной части р. Шексны), достигая максимума в октябре (883 тыс. кл./л, 1.25 г/м³), а в Белозерском плесе (оз. Белое) был найден лишь на одной станции при численности 49 тыс. кл./л. Летом 1994 г. *Stephanodiscus binderanus* обнаружен только в устье р. Ковжи и в нижнем приплотинном участке Шекснинского водохранилища. Данные экспедиций 1989–1991 гг. по всем волжским водохранилищам показали, что обилие *Stephanodiscus binderanus* снижается в направлении Нижней Волги. В верхневолжских водохранилищах его максимальная численность достигала 5880 тыс. кл./л, а биомасса – 2.78 г/м³. В средневолжских водохранилищах (Куйбышевском и Чебоксарском) численность составляла 704 тыс. кл./л, биомасса – 1.67 г/м³, а в Саратовском, Волгоградском водохранилищах и незарегулированной части Нижней Волги – 62 тыс. кл./л. и 0.109 г/м³ соответственно. Вышесказанное подкрепляет мысль А.Д. Приймаченко (1973) о том, что распространение и степень развития этого вида в водохранилищах Волги имеет определенную направленность – уменьшение с севера на юг. Увеличение обилия *Stephanodiscus binderanus* в больших озерах связывают с усилением эвтрофирования (Петрова, 1990). Этот вид – космополит, индифферент по отношению к солености воды и индикатор высокотрофных вод (Krammer, Lange-Bertalott, 1991; Van Dam et al., 1994). Поскольку он встречается в летних комплексах приустьевое пространства Северного Каспия, его относят к галофилам (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Из последних данных по верхневолжским водохранилищам видно, что обилие *Stephanodiscus binderanus* снижается в Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах.

Таким образом, изменения гидрологического и гидрохимического режима Верхней Волги привели, с одной стороны, к увеличению представленности в сообществах водохранилищ аборигенных лимнофильных видов диатомовых, устойчивых к высокому содержанию органического вещества, а с другой стороны – к постоянно-му пополнению флоры планктона поступающими с юга лимнофильными и галофильными видами диатомовых.

3. Высшие водные растения-вселенцы в бассейне Верхней Волги

Растения-вселенцы, распространяющиеся по водоемам и водотокам бассейна Волги, могут быть подразделены на 3 группы:

- 1) растения, аборигенные в бассейне реки и расширяющие свой ареал путем продвижения по Волге, ее притокам, водораздельным и пойменным водоемам бассейна с юга на север или с севера на юг;
- 2) мигранты из географически близких к бассейну регионов;
- 3) растения, интродуцированные и случайно занесенные из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов.

Растения двух последних групп могут длительное время сохраняться лишь в местах заноса, либо иметь тенденцию к медленному или быстрому расселению в пределах бассейна, мигрируя с юга на север.

Принадлежность к первой группе мигрантов того или иного вида, прежде неизвестного, а затем обнаруженного в какой-то части бассейна, далеко не всегда может быть очевидной и безусловно установлен-

ной. Однако активное расселение некоторых видов этой группы в последние 20–50 лет представляется несомненным. К их числу могут быть отнесены типичные для южных областей **гидрофиты** *Lemna gibba* L., *Vallisneria spiralis* L. и *Zannichellia palustris* L.; **гелофиты** *Alisma gramineum* Lej., *Bolboschoenus koshevníkowi* (Litv.) A.E. Kozhevnikov, *Phragmites altissimus* Benth., *Scirpus tabernaemontanii* Gmel., *Typha laxmannii* Lepech.

Все эти виды, кроме *Phragmites altissimus* и *Typha laxmannii*, уже известны на Верхней Волге, а *Alisma gramineum* на Рыбинском водохранилище, например, стала в настоящее время массовым растением. Довольно часто в Ярославском Поволжье встречается теперь ряска *Lemna gibba*, которая еще 10–15 лет назад даже на Средней Волге отмечалась как редкий вид. Достаточно быстро по небольшим речкам и прудам расселяется *Zannichellia palustris*. Далеко на север проникли, но пока здесь еще редки, *Bolboschoenus koshevníkowi* и *Scirpus tabernaemontanii*. По водоемам-охладителям тепловых электростанций вплоть до Ярославской области поднялась *Vallisneria spiralis*, произрастающая в естественном состоянии в дельте Волги (Лисицына и др., 1993). Обитатель солончаковых лугов, болот и берегов южных водоемов *Typha laxmannii* добрался по водохранилищам Волги до Казани (Папченков, 1985). Под г. Ульяновском недавно был обнаружен причерноморский и прикаспийский вид *Phragmites altissimus*.

В противоположном направлении – с севера на юг – продвигается гораздо меньше водных растений. Одним из них, по-видимому, является *Potamogeton wolffgangii* Kihlm. – вид северных водоемов, проникший по Волге до устья р. Камы (Папченков, 1997).

Растения-мигранты второй группы в водоемах бассейна Волги представлены *Potamogeton biformis* Hagstr., проникшим из водоемов Казахстана по нижеволжским водохранилищам до р. Оки; *Butomus junceus* Turcz., известным для сырых засоленных мест юга Западной Сибири и отмеченным недавно в Волжско-Камском крае (Лисицына, Папченков, 2000); *Persicaria hypanica* (Klok.) Tzvel., характерным для сырых песчаных берегов водоемов Украины и дошедшим до Волги у Казани, а затем поднявшимся по ней до Рыбинского водохранилища, и другими видами (список подобных растений при дальнейшей работе несомненно будет расширен).

Еще более разнообразны представители третьей группы – растения, интродуцированные и случайно занесенные из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов. Классическим ее представителем является *Eloдея канадская* *Eloдея канадская* Michx., которая случайно была завезена из Канады на Британские острова в первой половине XIX в. (Ильинский, 1933); в конце того же века она уже была известна в европейской части России и интродуцирована на Урале (Гринецкий, 1910; Дексбах, 1956), в 50-е годы «буйствовала» в водоемах Восточной Европы и звалась водяной чумой, в 70-е годы дошла до Байкала (Кожова, Ижболдина, 1992) и теперь имеет голарктический ареал. В бассейне Волги этот вид сейчас один из самых обычных.

Повторил судьбу элодеи и североамериканский кипрей *Epilobium adenocaulon* Hausskn. В России он впервые был собран в конце прошлого века в Псковской губернии; в 50-х годах, судя по начавшим появляться сообщениям о его находках, начал стремительно расселяться и теперь проник на восток вплоть до Приморского края (Скворцов, 1995). В бассейне Волги этот вид теперь обычен, нередко гибридизирует с местными представителями рода и явно вытесняет некоторые из них. Очевидно, такое же стремительное расселение в Евразии будет со временем наблюдаться и у другого североамериканского вида – череды *Bidens frondosa* L., в последние десятилетия ставшей на юге и в средней полосе России видом нередким. В бассейне Волги он сейчас не известен только на Рыбинском водохранилище и к северу от него. Довольно активным в последнее время становится *Zizania latifolia* (Grieseb.) Stapf. – дальневосточный вид, завезенный в европейскую часть России в 1934 г. (Матвеев, Соловьева, 1997). В 50–70-е годы были предприняты многочисленные попытки расселить это растение в водоемах охотничьих хозяйств, на мелководьях вновь созданных водохранилищ и в прудах. Такие попытки не всегда были удачными, и интерес к интродукции данного вида постепенно угас. В 80-е и, особенно, в 90-е годы он стал проявлять себя самостоятельно и расселяться из мест интродукции. На Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах этот вид в отдельных заливах сейчас занимает огромные площади и местами вытесняет обычный для данных местообитаний манник большой. Еще более раннюю историю интродукции в России имеет канадский однолетний водный рис *Zizania aquatica* L. Первая попытка его акклиматизации была предпринята еще в 60–70-е годы прошлого столетия (Матвеев, Соловьева, 1997), но особенно многочисленными, в том числе и в бассейне Волги, эти попытки были в 50-е годы XX века. В отдельных местах однолетний водный рис сохраняется и сейчас, однако самостоятельного его расселения не наблюдается. Нельзя не обратить внимания на попытки интродукции в бассейне Волги тропических водных сорняков *Pistia stratioides* L. и *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. Интерес к этим растениям обусловлен их способностью к высокоэффективной очистке вод от различных загрязнений. Пока возможность естественного расселения и нормального круглогодичного существования этих растений в естественных водоемах, даже в южной части бассейна Волги, выглядит иллюзорной. И все же, такая возможность не исключена, подтверждением чему могут служить находки *Pistia stratioides* в 1989 г. в одном из водоемов дельты Волги, где она росла в сплавине тростника, а затем, в 1991 г., – во всех внутренних водоемах г. Астрахани (Бармин, Кузьмина, 1993).

4. Водные беспозвоночные-вселенцы в бассейне Верхней Волги

Образование озеровидных плесов водохранилищ в результате зарегулирования стока Волги создало условия для расширения ареалов целого ряда видов планктонных и бентосных беспозвоночных (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Список видов беспозвоночных, вселившихся в бассейн Верхней Волги с 1950 по 2000 гг.

Вид	Дата находки, г.	Источник
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> (Grube)	1989	Щербина и др., 1997
Oligochaeta		
<i>Potamothrix vej dovskyi</i> (Hrabě)	1969	Семерной, 1974
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher)	1969	– " –
<i>Psammoryctides moravicus</i> Hrabě	1986	Щербина, 1998
Mollusca		
<i>Dreissena bugensis</i> Andrussov	1997	Orlova et al., 2000
<i>D. polymorpha</i> Pall.	1953	Фенюк, 1959
Crustacea		
<i>Heterocope appendiculata</i> G. Sars	1952	Мордухай-Болтовская, 1955
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G. Sars)	1952	– " –
<i>E. graciloides</i> Lill.	1952	– " –
<i>Cyclops kolensis</i> Lill.	1956	Мордухай-Болтовской, Монаков, 1968
<i>Limnoscida frontosa</i> G. Sars	1952	Мордухай-Болтовская, 1955
<i>Daphnia longiremis</i> G. Sars	1979	Ривьер, 1986
<i>D. cristata</i> G. Sars	1952	Мордухай-Болтовская, 1955
<i>Bosmina longispina</i> Leydig	1952	Мордухай-Болтовская, 1955
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	1952	Мордухай-Болтовская, 1955
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Steb.)	1986	Щербина, 1996

Иваньковское водохранилище было заселено лимническими видами из Верхневолжских озер и оз. Селигер, а Рыбинское – видами из Угличского водохранилища.

Лимнофилы, относящиеся к центральному лимно-фаунистическому комплексу, заселили Волжский плес Рыбинского водохранилища. В Шекснинский плес вселились формы из оз. Белого. До образования водохранилища они погибали в верхнем течении Шексны. Сложившийся зоопланктон Рыбинского водохранилища способствовал формированию зоопланктона Горьковского, который образовался быстро, в течение 2–3 лет. Из оз. Белого в Рыбинское и Горьковское водохранилища вселились виды северного (бореально-арктического) происхождения. Это формы, интенсивно функционирующие подо льдом, – среди коловраток 6 видов рода *Notholca*, а также синхеты *S. verrucosa* и *S. lakowitziana*; среди ракообразных – *Cyclops kolensis*, *Daphnia cristata* и *D. longiremis* – виды с преобладающим развитием зимой и ранней весной. Остальные планктонные рачки – северные вселенцы *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Limnoscida frontosa*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes*. Эти виды, доминирующие в озерах Северо-Запада, развиваются в Рыбинском водохранилище и озерном участке Горьковского летом, образуя в наиболее чистых акваториях плотные популяции.

Южный поток понто-каспийских планктонных рачков достиг в настоящее время лишь Куйбышевского водохранилища, где обнаружены *Heterocope caspia* (Куйбышевское водохранилище, 1983) и *Cornigerius maeoticus maeoticus*, зарегистрированный в 1990–1995 гг. (Тимохина, Бычек, 1995).

Северные вселенцы образуют наиболее плотные скопления в Рыбинском водохранилище благодаря обширному озерному Главному плесу, сохраняющему некоторые черты олиготрофного водоема. Все планктонные ракообразные северного происхождения – крупные формы. Они служат избираемым кормом рыб. У *Bosmina longispina* в последние два десятилетия наблюдается повышение биомассы, вид входит в состав доминантов. Весной, до появления летних форм, *Cyclops kolensis* образует по всему Волжскому каскаду плотные популяции. В Главном плесе Рыбинского водохранилища запасы этого вида в мае–начале июня составляют более 4.5 тыс. т.

Из Каспийского и Азовского морей в Волжский каскад и далее в Верхнюю Волгу проникли моллюски рода *Dreissena* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), полихета *Hypania invalida*, олигохеты *Potamothrix vej dovskyi* и *P. heuscheri*.

Первые находки *D. polymorpha* были отмечены в Иваньковском и Шошинском плесах Иваньковского водохранилища в 1953 г. (Фенюк, 1959). В Рыбинском водохранилище полиморфная дрейссена впервые обнаружена в 1954 г. и уже к 1968 г. она расселилась по всем плесам водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Таким образом, с момента образования водохранилищ и до появления стабильной

популяции дрейссены прошло около 15 лет. Значительно быстрее проходил процесс расселения *D. polymorpha* в Горьковском водохранилище, где она уже на второй год существования водоема стала массовым видом.

D. bugensis впервые обнаружена в 1997 г. (Orlova et al., 2000) сразу в двух водохранилищах – Рыбинском и Угличском. Вселение в бассейн Верхней Волги двух видов дрейссены – *D. polymorpha* и *D. bugensis* – привело к образованию одноименных биоценозов – самых продуктивных в различных водоемах Верхней Волги. Располагаясь на склонах речных участков водохранилищ и в профундали озерной части водоемов, дрейссена перехватывает значительную часть органических веществ, препятствуя их поступлению в русловые участки и профундаль водоемов, т.е. является своеобразным биологическим фильтром.

Наряду с участием в процессах самоочищения, велика роль дрейссены и как кормового объекта моллюсковых рыб. Самым активным потребителем ее в верхневолжских водохранилищах является плотва, темп роста и упитанность которой значительно возрастает при переходе на питание дрейссеной (Поддубный, 1966; Щербина, 1999). В 80–90-х годах на долю биоценоза дрейссены приходилось около 25% площади дна глубоководной зоны Рыбинского водохранилища. При этом в начале 80-х годов средняя биомасса дрейссены в одноименном биоценозе составляла 594.8 г/м², а в начале 90-х годов она возросла до 1341.8 г/м² (Щербина, 1996). С учетом площади, занимаемой биоценозом дрейссены, и ее средней биомассы, общие запасы моллюска в Рыбинском водохранилище в 1990 г. составили 732623 т, причем около 60% моллюсков (439574 т) имели размер до 20 мм, т.е. являлись кормовыми (Щербина, 1999).

Каспийская полихета *Hypania invalida* впервые обнаружена в небольшом заливе Ивановского водохранилища летом 1989 г. (Щербина и др., 1997), а в 1991–1992 гг. ее биомасса на отдельных станциях составляла 65–96 г/м². Рекордная биомасса (125 г/м²) гипании зарегистрирована на речном участке Горьковского водохранилища в биоценозе дрейссены на глубине 13 м. Трубки-домики гипании располагаются в друзах между раковинами или возвышаются на треть своей длины над поверхностью дна, что делает полихету весьма доступным кормовым объектом для многих бентосоядных рыб. Следовательно, ее вселение в волжские водохранилища существенно увеличивает кормовую базу рыб-бентофагов и активизирует процессы самоочищения водоемов.

В 1962–1964 гг. в Горьковское водохранилище был интродуцирован байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Steb.), который весьма успешно расселился по всему водоему (Иоффе, 1968). В 1986 г. гмелиноидес впервые был обнаружен в Рыбинском водохранилище, а в 1994 г. он зарегистрирован в оз. Белом (Щербина и др., 1997). Если в обычных условиях гмелиноидес предпочитает зону зарослей и глубже 2–3 м опускается редко, то в биоценозе дрейссены он встречается на глубине 6–15 м, и его максимальная биомасса (25 г/м²) зарегистрирована в Главном плесе Рыбинского водохранилища в биоценозе дрейссены на глубине 6 м.

Таким образом, максимальные значения численности и биомассы донных вселенцев наблюдаются в биоценозе дрейссены, продукты жизнедеятельности которой являются источником пищи и строительным материалом для трубок-домиков. При этом большинство донных вселенцев проникли в Верхнюю Волгу в середине 80-х – начале 90-х годов (см. табл. 3.1), и в настоящее время они имеют большое хозяйственное значение как кормовая база рыб и компонент системы биологического самоочищения.

5. Рыбы-вселенцы в бассейне Верхней Волги

После зарегулирования стока число видов в бассейне Верхней Волги постоянно возрастало и продолжает возрастать (табл. 3.2), несмотря на выпадение из состава фауны ряда проходных (белуги, русского осетра, каспийской миноги, белорыбицы) и сугубо реофильных видов (стерляди, подустов, форели) (Кожевников, 1978; Слынько и др., 2000; Pavlov, Vilenkin, 1989; Poddubniy, Galat, 1995). В основном этот процесс обусловлен интенсивно происходящим расселением ранее не обитавших в бассейне видов беломоро-балтийского и понто-каспийского комплексов. Неоднократно предпринимались и попытки акклиматизировать целый ряд чужеродных для данного бассейна видов рыб. Наиболее интенсивно интродукция проводилась в 50–70-х годах XX века (Карпевич и др., 1975; Кудерский, 2001; Никаноров, 1975), в основном в целях повышения рыбопродуктивности водохранилищ.

Таблица 3.2

Динамика видового разнообразия рыб в бассейне Верхней Волги

Период (годы)	Количество видов
1940–1950	38
1950–1980	41
2000	64

Всего за период с 1950 по 1989 г. предпринимались попытки вселения 18 видов рыб (см. гл. 2). Однако ни один из этих видов не смог по-настоящему закрепиться в бассейне Верхней Волги и сформировать самовоспроизводящиеся популяции. Только для двух видов отмечено самовоспроизводство в двух локальных популяциях – гамбузии (*Gambusia holbrooki* Girard) в водоеме-охладителе ТЭС г. Электрогорска (бассейн Угличского водохранилища) (Шатуновский и др., 1988) и канального сомика (*Ictalurus punctatus* Rafinesque) в водохранилище

при Черепетской ГРЭС (бассейн верховьев р. Ока) (Кудерский, 2001). Относительно успешной можно считать и акклиматизацию угря *Anguilla anguilla* L. в Волге (Шаронов, 1971; Шимановская и др., 1983). В 1960–1967 гг. в оз. Селигер было выпущено 4,6 млн. экз. личинок угря. С этого времени угорь эпизодически встречается не только в бассейне Верхней Волги, но и по всей Волге, включая дельту. Уже с 1965 г. угорь приобрел промысловое значение в оз. Селигер (Никаноров, 1968). В Рыбинском водохранилище средняя частота поимки угря составляет около 8–10 экз. в год. Учитывая, что угорь встречается с достаточной регулярностью по всей Волге спустя более 30 лет после зарыбления, не исключено, что его присутствие может объясняться самостоятельным проникновением в бассейн Волги по системе каналов (Решетников, 1998).

Изредка встречающиеся в естественных водоемах и водохранилищах Верхней Волги другие виды-акклиматизанты либо случайно проникают из других бассейнов: сиг и пелядь – из бассейна оз. Кубенского по системе Северо-Двинского канала и р. Шексна в бассейн Рыбинского водохранилища, либо распространяются из рыбоводных хозяйств, где эти виды искусственно разводятся (сибирский осетр, веслонос, толстолобики, буффало, амуры, большеротый американский окунь).

Гораздо больший успех в натурализации и обогащении видового разнообразия в бассейне Верхней Волги имели саморасселяющиеся и некоторые случайно завезенные виды рыб (Шаронов, 1971). Первыми по времени вселенцами (практически сразу после создания Рыбинского водохранилища) стали два вида арктического фаунистического комплекса – ряпушка *Coregonus albula* L. и снеток *Osmerus eperlanus* L. (Васильев, 1955). До этого в бассейне Верхней Волги ряпушка и снеток были представлены только реликтовыми популяциями в озерах бассейна (Селигер, Пено, Волго, Плещеево). Ряпушка и снеток проникли в Рыбинское водохранилище из оз. Белое и затем широко расселились по всему Рыбинскому, Угличскому и Ивановскому водохранилищам. Из бассейна Верхней Волги снеток и ряпушка стали продвигаться и ниже по Волге. Уже к концу 70-х годов снеток достиг Саратовского, а ряпушка – Волгоградского водохранилищ (Небольсина, 1975; Яковлева, 1975). До 1995–1998 гг. снеток был доминирующим видом пелагического комплекса рыб во всех трех основных водохранилищах Верхней Волги и основным кормовым объектом хищников, питающихся в пелагиали (судака, берша, жереха, окуня, налима, крупной чехони) (Иванова, 1982).

Начиная с 90-х годов XX века в бассейн Верхней Волги проникают интенсивно расселяющиеся по Волге черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* Nordmann и два вида каспийских бычков (бычок-головач *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev и бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* Pallas (Яковлев, 1997; Yakovlev, Slynko, 2000).

Тюлька проникла в Верхнюю Волгу из Горьковского водохранилища и впервые была зарегистрирована в Рыбинском водохранилище в 1994 г. К настоящему времени она освоила всю акваторию и стала доминирующим по численности видом рыб пелагических сообществ. Снеток же при этом не только перестал быть доминантом, но и стал относиться к категории малочисленных видов. Тюлька также заменила снетка в качестве основного кормового объекта пелагических хищников. Темпы увеличения численности тюльки и характер ее воспроизводства в Рыбинском водохранилище позволяют выдвинуть обоснованные предположения о возможности ее промыслового использования в ближайшем будущем. Она может оказаться весьма значимым объектом промысла, если учесть, что в Северном Каспии и дельте Волги среднегодовая ее добыча составляет более 50% от вылова всех других видов рыб, включая осетровых (Каспийское море..., 1989). В 2000 г. небольшая самоподдерживающаяся популяция тюльки была обнаружена в Ивановском водохранилище, в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС (Мошковичский залив), а в 2001 г. тюлька освоила все Шекснинское водохранилище до самого Белого озера. Есть основания предполагать возможность дальнейшего продвижения тюльки и проникновение ее в системы Северо-Двинского и верхней части Волго-Балтийского каналов. Если эти предположения найдут подтверждение, то мы вправе в недалеком будущем ожидать выход каспийской тюльки в Балтийское и Белое моря. В случае появления каспийской тюльки в Балтийском море это означает ее непосредственный контакт с балтийской килькой *Sprattus sprattus balticus* Schneider. Появление тюльки в бассейне Верхней Волги существенным образом изменило представления о зоогеографической специфике региона, характерной чертой которого было отсутствие представителей семейства сельдевых. Появление же тюльки в Ивановском водохранилище позволяет засвидетельствовать уникальное явление – существование самой протяженной речной (пресноводной) популяционной группы морского вида.

Оба вида каспийских бычков обнаружены в 1993 г. в Ивановском водохранилище в районе водозабора Конаковской ГРЭС. Еще раньше они были обнаружены в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища. Предполагается, что бычки вселяются в Верхнюю Волгу по двум направлениям: в Ивановское водохранилище – из Средней Волги по системе р. Ока – р. Москва – канал им. Москвы, в Рыбинское водохранилище – из Горьковского.

Еще реже, чем каспийские бычки, в бассейне Верхней Волги встречаются горчак *Rhodeus sericeus* Pallas и малая южная колюшка *Pungitius platygaster* Kessler. Горчак найден авторами также на водозаборах Конаковской ГРЭС. Вероятней всего, он проникает в Ивановское водохранилище по каналу им. Москвы из бассейна р. Ока. Малая южная колюшка обнаружена нами в 1995 г. в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища. Все находки этих видов в бассейне Верхней Волги представлены единичными экземплярами, достоверных сведений об их самовоспроизводстве нет. Условно принять во внимание полное географическое понятие (бассейна) можно констатировать присутствие в Верхней Волге девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* L., обнаруженной авторами 1986 г. в оз. Белое (устье р. Кема).

Помимо вышеперечисленных, в настоящее время в бассейне интенсивно расселяются два вида рыб, ранее никогда не обитавшие в пределах Волги или в прилегающих бассейнах. Это головешка-ротан *Perccotus glenii* Dybowski (основной ареал – пресноводные водоемы Дальнего Востока) и гуппи *Poecilia reticulata* Peters (пресноводные водоемы Южной Америки). Гуппи ввезена в Россию как объект аквариумного рыбоводства. Случайно занесенная, она попала в небольшие тепловодные водоемы в районах крупных городов, где и сформировала локальные самоподдерживающиеся популяции (Соколов и др., 1994). Головешка-ротан первоначально попал в водоемы Московской области как случайный вид. Оттуда он стал интенсивно расселяться по всему бассейну Волги (Еловенко, 1981). Расселение этого вида преимущественно идет по Оке в водохранилища Средней и Нижней Волги (Евланов и др., 2000). В бассейне Верхней Волги самоподдерживающиеся популяции ротана обнаружены в районах сброса теплых вод Конаковской ГРЭС (И.В. Шляпкин, личн. сообщ.) и в ряде пригородных водоемов г. Ярославля (Шляпкин, 2001).

Уже сейчас можно говорить о существенных экологических изменениях бассейна Верхней Волги, обусловленных вселением новых для него видов. Отмеченное возрастание видового разнообразия ихтиофауны бассейна происходит в основном за счет короткоцикловых, мелкоразмерных, лимнофильных видов-вселенцев, как правило, не представляющих хозяйственной ценности. Исключение составляют только представители пелагофилов-планктофагов (ряпушка, снеток и тюлька), являющиеся ценными промысловыми объектами в материнских популяциях. До их появления в водоемах бассейна планктофаги пелагического комплекса были представлены в основном чехонью, синцом, молодь других карповых и окуневых рыб. Учитывая избыточность запасов кормового планктона в водохранилищах Верхней Волги (гл. 4), можно заключить, что эти виды заняли свободную трофическую нишу. В настоящий момент нет достаточных оснований для вывода о существовании прямой трофической конкуренции между снетком и ряпушкой, с одной стороны, и каспийской тюлькой – с другой. Имеется и еще один положительный момент – эти виды создали исключительно богатую по своей пищевой ценности кормовую базу для хищных видов рыб.

Структура и функционирование биологических сообществ

1. Планктонные сообщества

1.1. Эколого-физиологические аспекты исследования альгоценозов

При проведении экологических исследований большое внимание уделяется автотрофному звену водных экосистем. В крупных озерах и водохранилищах основной запас органического вещества, составляющего энергетическую базу для организмов высших трофических уровней, создается за счет фотосинтеза фитопланктона. В водохранилищах Верхней Волги в 70-е годы вклад планктонных водорослей в общее количество автохтонного органического вещества (ОВ) оценивался в 71–97% (Романенко, 1984). Интенсивность фотосинтетических процессов наряду со структурной организацией планктонных альгоценозов служит индикатором состояния экосистемы. Показатели обилия и функционирования фитопланктона составляют основу трофической классификации водоемов и используются для оценки качества воды.

1.1.1. Сообщества фитопланктона водохранилищ Верхней Волги

Экологическая оценка состояния водных экосистем базируется на анализе всех их составляющих – абиотических и биотических. Сформированный биоценоз обладает высокими средообразующими свойствами. От его устойчивости зависит устойчивость и других компонентов экосистемы в целом. Фитопланктон представляет ее главную автотрофную составляющую, преобразуя в процессе фотосинтеза неорганические соединения в высокоэнергетические органические вещества. Продукты фотосинтеза вовлекаются в трофические цепи и круговорот веществ. Поэтому фитопланктон, как один из важнейших биологических компонентов водной среды, играет решающую роль в структурно-функциональной организации водных экосистем и отражает их трофический статус.

Исследования фитопланктона водохранилищ Верхней Волги имеют длительную историю. Первые сведения о структуре сообществ планктонных водорослей Иваньковского водохранилища относятся к 1937–1938 гг. (Неизвестнова-Жакина, 1941), Угличского – 1954–1956 гг. (Буторина, 1966), Рыбинского – 1946–1949 гг. (Киселева, 1954; Преображенская, 1960), Горьковского – 1956–1957 гг. (Приймаченко, 1961). Начиная с 1954 г. Рыбинское водохранилище становится полигоном для многолетних сезонных наблюдений за фитопланктоном водоема на 6 стандартных станциях (Экология фитопланктона..., 1999), непрерывно продолжавшихся до 1995 г. В последующие годы сезонная регулярность наблюдений была несколько нарушена. Наиболее полное изучение фитопланктона водохранилищ Верхней Волги проводилось после полного зарегулирования стока реки в 60-70-е годы (Волга и ее жизнь, 1978; Девяткин, Кузьмин, 1978; Елизарова, 1979; Корнева, 1999а; Кузьмин, 1978; Кузьмин, Девяткин, 1975; Лаврентьева, 1977, 1979; Тарасенко, 1982; и др.) и были продолжены в 80-е годы (Корнева, 1988, 1993, 1999 а,б; Корнева, Соловьева, 2000; Ляшенко, 1999, 2000; Митропольская, 1999; Охупкин и др., 1997).

В последнее десятилетие наблюдения за фитопланктоном верхневолжских водохранилищ проводились авторами весной 1990–1992, 1996, 1999–2000 гг., летом 1989–1992, 1995–1997, 1999–2000 гг. и осенью 1990, 1996, 1998–1999 гг. Методики отбора проб фитопланктона, их концентрации, консервации, учета численности и биомассы и водорослей, а также методы расчета различных структурных показателей представлены в предыдущих публикациях (Корнева, 1988, 1993; Методика..., 1975; Экология фитопланктона..., 1999).

Структура и динамика сообществ фитопланктона пелагической части водохранилищ Верхней Волги определялись главным образом развитием диатомовых (Bacillariophyta) и синезеленых (Cyanophyta) водорослей (табл. 4.1). В Иваньковском водохранилище в летний период 1989–1997 гг. синезеленые составляли 38–77% суммарной биомассы сообщества, а диатомовые – 17–48%, за исключением августа 2000 г., когда доля последних достигала 82%. В Угличском водохранилище летом преобладали диатомовые (52–91%), и только в 1999 г. относительная биомасса синезеленых (55–67%) превышала таковую диатомовых. В фитопланктоне Рыбинского водохранилища соотношение синезеленых и диатомовых водорослей существенно варьировало из-за сложной морфометрии водоема, в котором выделяют три речных плеса и центральный озеровидный. Своеобразие гидрологических условий в различных районах водохранилища определяет преобладание диатомовых в русловых частях и синезеленых – в озерной (Корнева, 1993, Митропольская, 1999).

Значительный разброс в процентном соотношении двух основных групп водорослей характерен и для фитопланктона Иваньковского водохранилища, что согласуется с результатами предыдущих исследований (Девяткин, Кузьмин, 1978; Ляшенко, 1999; и др.) и также может объясняться гидрологической разнородностью водных масс этого водоема. В частности, в фитопланктоне мелководного Шошинского плеса, характеризующегося наличием многочисленных островов и сильно заросшими мелководьями, в летний период обычно преобладают синезеленые водоросли. То же самое наблюдалось в Омутнянском, Перетрусовском и Коровинском заливах Иваньковского плеса, где глубина воды не превышала 2.5 м. В Горьковском водохранилище в летний период, как правило, также преобладали синезеленые, составлявшие 70–99% общей биомассы фитопланктона, за исключением июля 1992 г.

Весной и осенью формирование сообществ фитопланктона во всех водохранилищах определялось диатомовыми водорослями. В отдельные сроки наблюдений в составе фитопланктона верхневолжских водохранилищ высока представленность криптонад и динофлагеллят. В частности, в Угличском водохранилище относительная биомасса криптонад, развивавшихся практически по всему водоему, в июле 1999 г. составляла 18%; в Горьковском, где в июне 1991 г. они в равной степени встречались практически на всех участках, – до 16%, а в Рыбинском (в 1999 г.) – до 10%. В Ивановском водохранилище доля динофлагеллят, наиболее многочисленных в заливах Ивановского плеса, в августе 1995 г. была равна 10%.

Обилие зеленых водорослей наиболее высоко в Ивановском и Угличском водохранилищах, где их относительная биомасса в летне-осенний период достигала 10–24%, хотя в отдельные годы летом они достаточно широко представлены и в сообществах Рыбинского и Горьковского водохранилищ (10–16%). В целом фитопланктон Ивановского водохранилища в 90-е годы по соотношению крупных таксономических групп можно охарактеризовать как «синезелено-диатомовый», Рыбинского и Горьковского – «диатомово-синезеленый», а Угличского – как «диатомовый». Наибольшее количество зеленых и динофитовых водорослей свойственно планктону Ивановского и Угличского водохранилищ. В последнем им не уступают и криптофитовые, а в первом – зарегистрирована максимальная среди всех водохранилищ Верхней Волги биомасса эвгленовых водорослей. Таким образом, сообщества фитопланктона Ивановского и Угличского водохранилищ в период исследований отличались наибольшим обилием зеленых и различных групп жгутиковых водорослей.

Таблица 4.1

**Изменения биомассы различных таксономических групп планктонных водорослей
в водохранилищах Верхней Волги в 1989–2000 гг.**

Число станций	Месяц, год	Б и о м а с с а , г / м ³									Общая	Пределы изменений
		Сине-зеленые	Диатомовые	Зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Эвгленовые	Желто-зеленые	Золотистые	Рафидофитовые		
Иваньковское												
8	VIII-X, 1989	2.956	1.909	0.304	0.092	0.218	0.126	0.010	0.005	0	5.620±1.800	0.525-14.222
4	X, 1990	0.145	0.249	0.061	0.036	0.003	0.017	0.005	0.005	0	0.520±0.149	0.211-0.837
6	VIII, 1991	2.014	1.907	1.076	0.001	0.273	0.047	0	0.006	0	5.325±1.906	0.455-12.393
23	VIII, 1995	1.581	1.267	0.465	0.016	0.343	0.045	0.003	0.004	0	3.724±0.761	0.372-14.654
6	VIII, 1997	5.712	1.250	0.231	0.001	0.145	0.081	0.002	0.002	0	7.423±3.487	0.361-20.649
12	VIII, 2000	0.323	3.133	0.187	0.001	0.117	0.045	0.003	0.015	0.004	3.828±0.492	1.910-7.873
Угличское												
5	VIII-IX, 1989	0.080	0.641	0.171	0.0004	0.067	0.002	0.0004	0.002	0	0.964±0.369	0.297-1.905
5	X, 1990	0.031	0.176	0.040	0.020	0.005	0.007	0.0004	0.0006	0	0.279±0.038	0.180-0.404
5	VIII, 1991	0.340	2.678	0.684	0.013	0.230	0.025	0	0.003	0	3.973±1.823	1.351-11.191
6	VIII, 1997	0.033	0.187	0.088	0.0008	0.037	0.004	0	0.006	0	0.356±0.169	0.116-1.188
8	VII, 1999	2.031	0.104	0.309	0.528	0.028	0.008	0	0.007	0	3.090±1.035	0.754-9.784
6	VIII-IX, 1999	0.919	0.511	0.106	0.001	0.101	0.021	0	0.001	0	1.659±0.293	1.061-3.085
10	VIII, 2000	0.169	3.390	0.070	0	0.066	0.013	0.0006	0.007	0	3.715±0.778	0.661-8.073
Рыбинское												
40	VII-VIII, 1989	1.631	1.597	0.412	0.165	0.105	0.019	0.003	0.019	0.0001	3.951±0.389	0.774-10.503
5	VIII-IX, 1989	1.285	3.772	0.131	0.0006	0.032	0.009	0.0004	0.003	0	5.233±2.026	1.089-12.469
3	VIII, 1991	0.973	0.320	0.043	0	0.030	0.002	0.003	0.0003	0	1.372±0.633	0.546-2.614
14	VI-VII, 1995	0.346	1.871	0.159	0.064	0.042	0.007	0.008	0.014	0	2.510±0.751	0.194-9.643
6	VI, VIII-X,1996	2.287	0.574	0.144	0.003	0.002	0.001	0.001	0.002	0	3.014±0.736	0.068-18.779
21	VIII, 1997	0.182	0.576	0.133	0.0006	0.072	0.009	0.0001	0.025	0	0.998±0.161	0.040-2.559
15	IX-X, 1998	0.130	1.665	0.018	0.00007	0.001	0.0003	0.009	0.0005	0	1.824±0.412	0.237-5.789
11	V, VI, VIII, IX,1999	0.467	0.534	0.073	0.120	0.034	0.007	0	0.007	0	1.244±0.205	0.001-5.955
16	IV, 2000	0.064	0.928	0.063	0.0004	0.007	0.0002	0.002	0.004	0	1.068±0.393	0.072-6.890
13	VIII, 2000	1.077	0.587	0.044	0.0004	0.032	0.0002	0.003	0.001	0	1.745±0.351	0.106-4.417
Горьковское												
9	VIII-IX, 1989	4.236	1.703	0.088	0.0002	0.004	0.001	0.0008	0.002	0	6.035±1.136	2.431-14.734
10	V, 1990	0.009	1.008	0.069	0.0004	0.002	0.001	0.002	0.006	0	1.098±1.052	0.210-4.552
8	VIII, 1990	3.166	0.436	0.054	0.038	0.003	0.003	0.0003	0	0	3.701±0.984	1.215-9.377
10	X, 1990	0.344	4.363	0.024	0.0007	0	0.0008	0	0	0	4.732±0.674	1.769-6.628
8	VI, 1991	0.008	0.675	0.037	0.146	0.016	0.0004	0.0005	0.003	0	0.886±0.255	0.463-2.631
7	VIII, 1991	4.535	1.054	0.070	0	0.007	0.001	0.0006	0.0003	0	5.667±0.716	2.950-8.251
25	V, 1992	0.006	4.986	0.048	0.0004	0.012	0.003	0	0.009	0	5.146±0.359	2.654-10.174
9	VII, 1992	0.029	0.331	0.105	0.182	0.023	0.003	0.0002	0.002	0	0.676±0.144	0.266-1.448
26	VIII, 1992	4.676	0.281	0.066	0.00004	0.012	0.001	0.002	0.0006	0	5.038±0.503	0.623-10.625
9	VIII, 1997	0.675	0.177	0.079	0.0003	0.019	0.002	0.0001	0.003	0	0.955±0.582	0.226-5.596

Как известно, соотношение доминирующих видов на различных участках водохранилищ значительно варьирует (Корнева, 1993; Ляшенко, 1999, 2000; Охапкин и др., 1997; Korneva, Mineeva, 1996) в связи с их значительным биотопическим разнообразием. В период наших исследований самое высокое число доминирующих видов фитопланктона в водохранилищах наблюдалось в летний период (табл. 4.2).

Таблица 4.2

Доминирующие виды фитопланктона в водохранилищах Верхней Волги

Сезон	Состав доминантов
И в а н ь к о в с к о е в о д о х р а н и л и щ е	
1989 г.	
Лето–осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Peridinium sp.</i>
1990 г.	
Осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Fragilaria capucina</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i>
1991 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Coelastrum pseudomicroporum</i> , <i>Chlamydomonas sp.</i> , <i>Glenodinium sp.</i>
1995 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. minutulus</i> , <i>Diatoma tenuis</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Anabaena hassalii</i> , <i>Pandorina morum</i> , <i>Coelastrum microporum</i> , <i>Peridinium latum</i>
1997 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>A. lemmermannii</i>
2000 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i>
У г л и ч с к о е в о д о х р а н и л и щ е	
1989 г.	
Лето–осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Pediastrum duplex</i> , <i>Glenodinium sp.</i> , <i>Peridinium latum</i>
1990 г.	
Осень:	<i>Aulacosira ambigua</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>Oscillatoria agardhii</i> , <i>Pediastrum duplex</i> , <i>Cryptomonas sp.</i>
1991 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
1997 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Pediastrum duplex</i>
1999 г.	
Лето:	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> , <i>C. cf. borealis</i> , <i>Cryptomonas sp.</i>
Лето–осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2000 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i>
Р ы б и н с к о е в о д о х р а н и л и щ е	
1989 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. minutulus</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. agassizensis</i> , <i>Diatoma tenuis</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. holsatica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>Anabaena sp.</i> , <i>Mougeotia elegantula</i> , <i>Chlamydomonas sp.</i> , <i>Pediastrum duplex</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Cryptomonas sp.</i> , <i>Peridinium latum</i> , <i>Glenodinium sp.</i> , <i>Ceratium hirundinella</i>
Лето–осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>M. holsatica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
1991 г.	
Лето:	<i>Aulacosira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>

Сезон	Состав доминантов
1995 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>S. minutulus</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> , <i>C. ovata</i> , <i>Cryptomonas</i> sp.
1996 г.	
Лето:	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Diatoma tenuis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. duplex</i> , <i>Coelastrum pseudomicroporum</i> , <i>Shpaerocystis planctonica</i> , <i>Scenedesmus magnus</i> , <i>S. longispina</i> , <i>Mougeotia elegantula</i> , <i>Closterium</i> sp., <i>Chlamydomonas</i> sp., <i>Cryptomonas marssonii</i>
Осень:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Pediastrum duplex</i>
1997 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Stephanodiscus invisitatus</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>Oscillatoria limosa</i> , <i>Glenodinium penardhii</i> , <i>G. quadridens</i>
1998 г.	
Осень:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
1999 г.	
Весна:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i>
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>Mougeotia elegantula</i> , <i>Schroederia setigera</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> , <i>C. ovata</i> , <i>Mallomonas tonsurata</i>
Осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
2000 г.	
Весна-лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Cyclotella radiosa</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Coelastrum sphaericum</i> , <i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. duplex</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Glenodinium</i> sp.
Горьковское водохранилище	
1989 г.	
Лето-осень:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Anabaena</i> sp.
1990 г.	
Весна:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. agassizensis</i> , <i>Lyngbya bipunctata</i>
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
Осень:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
1991 г.	
Весна:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. agassizensis</i> , <i>Cryptomonas ovata</i>
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i>
1992 г.	
Весна:	<i>Aulacosira islandica</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i>
Лето:	<i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. holsatica</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> , <i>C. cf. borealis</i> , <i>Chroomonas acuta</i>
1997 г.	
Лето:	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Stephanodiscus agassizensis</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Surirella robusta</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Chlamydomonas</i> sp.

Наиболее разнообразны в этом отношении летние сообщества Рыбинского водохранилища, в которых за весь период исследований насчитывалось в совокупности 40 доминантов (т.е. видов, биомасса которых составляет 10% и более от суммарной). В Ивановском водохранилище количество таких структурообразующих видов не превышало 16, в Горьковском – 13, а в Угличском – 11%. Все это хорошо согласуется с высокой флористической насыщенностью планктона Рыбинского водохранилища (см. гл. 2). Из центрических диатомовых (класс *Centrophyceae*) во всех водоемах в летний период преобладали *Aulacosira granulata* и *A. ambigua*. В Ивановском водохранилище к ним добавлялись *Aulacosira subarctica* и *Stephanodiscus binderanus*, в Угличском и Рыбинском – *A. subarctica*, *A. islandica* и *S. agassizensis*, в Угличском – *A. islandica*, *S. agassizensis* и *S. binderanus*. Во всех верхневожских водохранилищах, за исключением Угличского, на отдельных участках летом продолжали господствовать весенние формы *Stephanodiscus hantzschii* и *S. minutulus*. Обычный доминант летне-осенних комплексов планктона водохранилищ Верхней Волги – *Skeletonema subsalsum* – в период исследований преобладал лишь в Рыбинском и Ивановском водохранилищах. Отличительной особенностью летних доминирующих комплексов фитопланктона в Рыбинском водохранилище было наличие *Cyclotella radiosa*, *C. meneghiniana*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus invisitatus* и *Actinocyclus normanii* из центрических диатомовых, а также *Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria fenestrata* и *Asterionella formosa* из бесшовных пеннатных (класс *Pennatophyceae*). Последние были представлены и в других верхневолжских водохранилищах (в Ивановском и Рыбинском *Diatoma tenuis*, в Угличском – *Synedra ulna*). В Горьковском водохранилище отмечены и шовные пеннатные – *Surirella robusta*.

Наибольшим сходством и разнообразием синезеленых водорослей отличались летние доминирующие планктонные комплексы Рыбинского и Горьковского водохранилищ. В их состав входили: из гормогониевых (класс *Hormogoniophyceae*) – *Aphanizomenon flos-aquae* и виды рода *Anabaena*, из хроококковых (класс *Chroococcophyceae*) – *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii*, *M. viridis* и *M. holsatica*. В планктоне Угличского водохранилища преобладали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *M. wesenbergii*. В Рыбинском водохранилище в 1997 г. в районе нижнего бьефа Угличской ГЭС до 30% общей биомассы фитопланктона приходилось на долю *Oscillatoria limosa*, что впервые установлено для сообществ планктонных водорослей этого водоема. Наиболее специфичен состав синезеленых Ивановского водохранилища. Из обладающих гетероцистами видов здесь доминировали представители рода *Anabaena*, а из безгетероцистных – *Oscillatoria agardhii*, отмеченная и в осенних комплексах Угличского водохранилища.

Из зеленых водорослей в формировании структуры летних ценозов фитопланктона верхневолжских водохранилищ основное участие принадлежало хлорококковым (порядок *Chlorococcales*). Наибольшее число (11) доминантов характерно для Рыбинского водохранилища. Среди них – виды родов *Coelastrum*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Schroederia* и *Sphaerocystis*. На отдельных участках водохранилища превалировали также представители хламидомонадовых (порядок *Chlamydomonadales*) и конъюгат (класс *Conjugatophyceae*): *Closterium sp.* и *Mougeotia elegantula*. Последняя регулярно отмечалась в составе доминантов до 1970 г. (Корнева, 1999 б) и после длительного перерыва с 1983 г. вновь стала встречаться в этом водоеме в значительном количестве (Митропольская, 1999). В Ивановском и Угличском водохранилищах (см. табл. 4.2), несмотря на самый высокий вклад зеленых в суммарную биомассу фитопланктона, разнообразие их структурообразующих таксонов невелико (роды *Coelastrum*, *Pandorina* и *Pediastrum*). В фитопланктоне Горьковского водохранилища за весь период наблюдений выявлен всего один таксон зеленых водорослей (*Chlamydomonas sp.*), способный определять суммарную биомассу сообщества.

Жгутиковые формы из криптонад (Cryptophyta) и динофлагеллят (Dinophyta) наиболее разнообразны в доминирующих комплексах Рыбинского водохранилища. Из них лишь *Cryptomonas marssonii* характерен для планктона всех водохранилищ Верхней Волги, *Peridinium latum* доминировал практически во всех водоемах, за исключением Горьковского водохранилища, а мелкоклеточный *Chroomonas acuta* – только в Рыбинском и Горьковском.

Весенне-осенние комплексы доминирующих видов фитопланктона водохранилищ менее разнообразны. Весной в Рыбинском и Горьковском водохранилищах они довольно близки по составу (см. табл. 4.2). Осенью во всех водоемах обычно преобладали виды, характерные и для весенне-летнего сезона.

Многолетние изменения показателей, характеризующих разнообразие сообществ и их размерный состав, представлены в табл. 4.3, из которой видно, что в среднем по водоемам индекс Шеннона-Уивера и число таксонов в пробах снижались в направлении от Ивановского водохранилища к Горьковскому. Этот факт согласуется с общим снижением показателей разнообразия сообществ в направлении от Верхней к Нижней Волге (Корнева, Solovyova, 1998). Средние за период исследований значения объема клеток водорослей практически одинаковы для сообществ фитопланктона всех верхневолжских водохранилищ. В то же время, соотношение численности и биомассы водорослей в Угличском водохранилище было несколько ниже по сравнению с другими водоемами. Многолетние данные (1954–1981 гг.) по фитопланктону Рыбинского водохранилища показали, что это соотношение варьировало от 3.88 до 13.37 и положительно коррелировало с содержанием хлорофилла *a* в сырой биомассе фитопланктона (Корнева, 1999). Между величинами индекса Шеннона-Уивера и биомассой фитопланктона (рис. 4.1) выявлена достоверная обратная связь ($r = -0.45$, $F = 7.02$, $P < 0.01$).

Средние по водоемам показатели разнообразия и размерные характеристики сообществ фитопланктона в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Месяц, год	H _B	W, мкм ³	N/B	n
Иваньковское	VIII–IX, 1989	3.13±0.42	2589	22.17	87
	X, 1990	4.01±0.07	847	8.59	65
	VIII, 1991	3.71±0.21	1889	7.19	66
	VIII, 1995	3.60±0.12	1434	7.33	79
	VIII, 1997	2.54±0.55	963	10.93	80
	VIII, 2000	3.18±0.16	2120	4.13	87
	Средние за 1989–2000 гг.	3.36	1640	10.05	77
Угличское	VIII–IX, 1989	3.32±0.30	2413	4.48	67
	X, 1990	4.01±0.16	1010	5.36	56
	VIII, 1991	3.33±0.14	1991	2.66	54
	VIII, 1997	4.05±0.13	960	5.32	52
	VII, 1999	3.00±0.27	961	13.31	54
	VIII–IX, 1999	2.63±0.37	1581	11.81	57
	VIII, 2000	2.69±0.08	1697	4.5	67
	Средние за 1989–2000 гг.	3.29	1516	6.78	58
Рыбинское	VII–VIII, 1989	3.50±0.13	1119	12.28	–
	VIII–IX, 1989	2.95±0.28	1802	8.28	51
	VIII, 1991	2.34±0.26	1726	12.50	36
	VI–VII, 1995	3.33±0.24	1098	4.53	50
	VIII, 1997	3.40±0.20	1266	24.88	60
	IX–X, 1998	1.58±0.16	2666	4.84	38
	IV, 2000	2.07±0.25	–	4.39	35
	VIII, 2000	2.66±0.22	1479	12.83	46
	Средние за 1989–2000 гг.	2.72	1594	10.57	45
Горьковское	VIII–IX, 1989	2.87±0.19	3011	16.64	42
	VI, 1990	2.55±0.23	1204	3.77	41
	VIII, 1990	1.93±0.29	1077	14.97	45
	X, 1990	1.39±0.14	2338	2.73	32
	VI, 1991	3.53±0.17	1373	3.94	45
	VIII, 1991	1.94±0.25	1062	14.92	40
	V, 1992	1.57±0.07	1611	1.42	43
	VII, 1992	3.74±0.12	1434	13.65	50
	VIII, 1992	1.25±0.12	1306	13.65	38
	VIII, 1997	3.55±0.28	2167	33.86	47
	Средние за 1989–1997 гг.	2.43	1658	11.03	42

Примечание. H_B – индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе фитопланктона; W – среднеценотический объем клеток водорослей; N/B – соотношение численности и биомассы; n – число таксонов водорослей в пробе; прочерк – отсутствие данных.

Наибольшие величины максимальной суммарной биомассы фитопланктона (см. табл. 4.1) характерны для фитопланктона Иваньковского (20.7 г/м³) и Рыбинского (18.8 г/м³) водохранилищ. Средняя многолетняя биомасса снижалась в ряду Иваньковское – Горьковское – Рыбинское – Угличское водохранилище. Согласно разработанным шкалам (Китаев, 1984), по среднемноголетним величинам биомассы фитопланктона Иваньковское и Горьковское водохранилища можно классифицировать как приближающиеся к эвтрофному типу, а воды всех остальных водохранилищ – как мезотрофные. Эту оценку следует рассматривать как ориентировочную, поскольку водохранилища Верхней Волги имеют сложную морфометрию, и различные их участки могут значительно отличаться по уровню биопродуктивности. Кроме того, в сезонной динамике фитопланктона существуют периоды подъема и спада биомассы (Ляшенко, 1999, 2000; Охупкин и др., 1997; Экология фитопланктона..., 1999; и др.) Во время наших исследований были охвачены практически все основные биотопы водохранилищ, за исключением Угличского, где наблюдения проводились преимущественно на русловых участках.

В то же время, согласно литературным данным, в одних случаях биомасса фитопланктона на мелководьях этого водоема не отличалась от таковой на русле (Лаврентьева, 1977), а в других – наблюдалось увеличение биомассы на мелководных участках по сравнению с русловыми (Ляшенко, 2000). Последнее, однако, не может

отразиться на общей биопродуктивности Угличского водохранилища ввиду незначительных площадей литоральной зоны (Ляшенко, 2000). Данные по частоте встречаемости величин биомассы фитопланктона на различных участках водоемов (табл. 4.4) по градиенту трофии показывают, что в Ивановском и Горьковском водохранилищах отмечен наименьший процент встречаемости значений биомассы, характерных для олиготрофных вод, и наибольший – для эвтрофных. Значения биомассы, свойственные водам мезотрофного типа, встречаются во всех водохранилищах с приблизительно одинаковой частотой (30–47%).

Таблица 4.4

Частота встречаемости биомассы фитопланктона в различных водохранилищах Верхней Волги по градиенту трофии

Водохранилища	Биомасса, г/м ³			
	< 1	1–4	4–16	> 16
	олиготрофный тип	мезотрофный тип	эвтрофный тип	гипертрофный тип
Иваньковское	10 (17%)	27 (47%)	20 (34%)	1 (2%)
Угличское	16 (36%)	21 (47%)	8 (18%)	0
Рыбинское	84 (46%)	75 (42%)	18 (10%)	2 (1%)
Горьковское	31 (26%)	36 (30%)	54 (45%)	0

Сравнение с предыдущими годами исследований (Корнева, 1988, 1993, 1999 а,б; Корнева, Соловьева, 2000; Ляшенко, 1999, 2000; Митропольская, 1999; Охапкин и др., 1997) показывает, что в последнее десятилетие уровень трофии вод в водохранилищах Верхней Волги (по величинам биомассы фитопланктона) оставался стабильным. Не изменилось и соотношение биомассы крупных таксономических групп водорослей. Изменения происходили преимущественно в видовом составе доминирующих комплексов. В Рыбинском водохранилище в 90-е годы из центрических диатомовых водорослей начал прогрессировать представитель южной каспийской флоры *Actinocyclus normanii* и стала отмечаться *Cyclotella radiosa* – типичный обитатель расположенного севернее Белого озера (Корнева, Соловьева, 2000). Последняя (Syn.: *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.), как структурообразующий вид, встречалась только в Главном плесе в 70-е годы (Лаврентьева, 1977). Впервые среди доминирующих видов для этого водоема отмечены: из синезеленых водорослей – *Oscillatoria limosa* (показатель высокого уровня содержания легкоусвояемого органического вещества, α-мезосапроб), из золотистых – *Mallomonas tonsurata*, из динофитовых – *Peridinium latum* и *Glenodinium penardii*, из зеленых – *Schroederia setigera* и *Scenedesmus longispina*. В Горьковском водохранилище на общем фоне увеличения роли криптоноад в формировании численности и биомассы альгоценозов (Охапкин и др., 1997) г. в качестве ценозообразующего вида впервые отмечен *Chroomonas acuta*, а из синезеленых – *Lyngbya bipunctata*.

Что касается фитопланктона остальных водоемов, то с учетом уже опубликованных данных (Ляшенко, 1999, 2000) существенных изменений в составе доминирующих видов в Ивановском и Угличском водохранилищах за последнее десятилетие не произошло. Можно лишь отметить, что в 1985–1986, 1988 и 1994 гг. (Ляшенко, 1990) в фитопланктоне Ивановского водохранилища наблюдается исчезновение представителей родов *Aphanizomenon*, *Microcystis* и *Anabaena* из состава доминирующих комплексов, а также продолжается обильное развитие *Oscillatoria agardhii*. Однако, судя по нашим данным, в 1995 и 1997 гг. виды рода *Anabaena* продолжали оставаться ценозообразующими компонентами. Сезонные наблюдения за фитопланктоном Угличского водохранилища в 1985–1986, 1988, 1994–1998 гг. продемонстрировали, что *Oscillatoria agardhii* начала занимать определенную экологическую нишу и в этом водоеме, предпочитая мелководные участки. Осенью 1990 г. данный вид был отмечен в доминирующих комплексах и на русловых участках, вплоть до средней части водохранилища (Корнева, 1999а). *Oscillatoria agardhii* определяла структуру сообществ планктона р. Шексны и оз. Белого до образования более северного Шексинского водохранилища (Кузьмин, 1978). После создания водохранилища она входила в состав ценозообразующих таксонов Шексинского плеса Рыбинского водохранилища в осенний период (Кузьмин, Елизарова, 1967). В настоящее время этот вид доминирует также в отдельных высокотрофных реках, впадающих в Шексинский плес (Корнева, Соловьева, 2000). Во второй половине 80-х годов повышается обилие *Oscillatoria agardhii* в восточной части Финского залива (Basova, Lange, 1998). Инвазию этого вида в отдельные норвежские озера в 70-е годы связывали с возрастающим поступлением сточных вод (Skulberg, 1980). Как упоминалось ранее, сдвиг соотношения аммонийного и нитратного азота в воде в сторону увеличения первого может стимулировать развитие безгетероцистных синезеленых водорослей, в том числе из

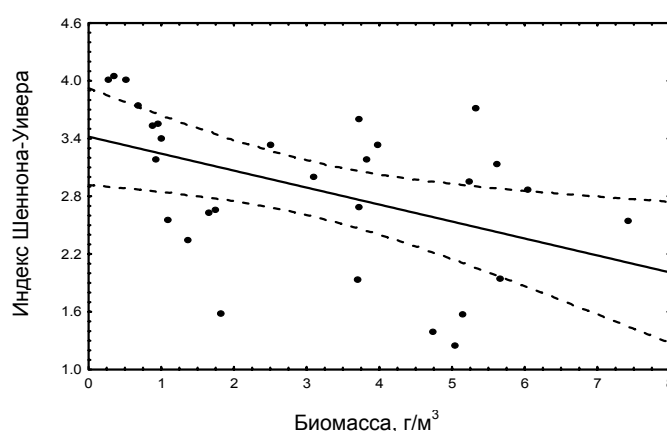


Рис. 4.1. Связь ценотического разнообразия сообществ фитопланктона с его биомассой

рода *Oscillatoria* (Корнева, Соловьева, 2000). Доминирование в сообществах озерного фитопланктона видов рода *Oscillatoria* (группы *agardhii-rubescens*) свидетельствует о высокой степени эвтрофирования, и их массовое развитие объясняется увеличением содержания органического азота (Трифонов, 1990). Соответственно, причины обильной вегетации *Oscillatoria agardhii* далеко не однозначны, хотя обычно их связывают с изменением круговорота азота в водоеме. Массовое развитие этого вида в Иваньковском водохранилище хорошо согласуется с высоким трофическим статусом водоема. Представители рода *Oscillatoria* эффективно развиваются в условиях высокого содержания органических веществ, в том числе в сточных водах, и способны к гетеротрофному питанию (Кузьменко, 1981). Последнее позволяет им выживать в гипolimниальных слоях водоемов, где они обнаруживаются в большом количестве (Корнева, 1993; Hindak, Trifonova, 1989).

Таким образом, биомасса фитопланктона водохранилищ Верхней Волги в последнее десятилетие варьировала в обычных пределах, свойственных этим водоемам. Самым высоким уровнем трофии отличалось Иваньковское водохранилище. Однако в составе доминирующих видов происходили постоянные изменения, наиболее заметные в структуре сообществ фитопланктона Рыбинского водохранилища. Повышение обилия миксотрофов (криптонад, золотистых и синезеленых водорослей) свидетельствует о продолжающемся нарастании содержания легкоусвояемого органического вещества в водохранилищах Верхней Волги.

1.1.2. Пигменты фитопланктона Рыбинского водохранилища

В современных продукционных исследованиях используют пигментные характеристики водорослей, уделяя особое внимание содержанию основного пигмента зеленых растений – хлорофилла (Хл) *a*. Растительные пигменты, определяемые инструментально с помощью унифицированной спектрофотометрической методики (Jeffrey, Humphrey, 1975; Lorenzen, 1967; Lorenzen, Jeffrey, 1980; SCOR-UNESCO, 1966), дают емкую и объективную информацию об обилии, продукционных возможностях и состоянии альгоценозов, особенностях пространственного распределения фитопланктона, формировании зон с различной продуктивностью, а также используются для оценки трофической принадлежности водоема и качества природных вод.

Рыбинское водохранилище является одним из немногих водоемов мира, где наблюдения над содержанием хлорофилла ведутся уже четвертое десятилетие. Начаты они были в 1958 г. (Пырина, 1966), а с 1969 по 1996 гг. проводятся ежегодно (Елизарова, 1973, 1978; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, 1991, 2000; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Сигарева, 1986) с использованием единой процедуры анализа (ГОСТ, 1990; Lorenzen, 1967; Lorenzen, Jeffrey, 1980; SCOR-UNESCO, 1966) и математической обработки результатов (Пырина, Сметанин, 1982; Пырина и др., 1993). Материал собирали в течение всего безледного периода с интервалом в 2–3 недели на шести постоянных станциях, четыре из которых находятся в Главном плесе и две – в Волжском (рис. 4.2). В отдельные годы наблюдения проводили в Моложском и Шекснинском плесах, в прибрежно-мелководной зоне (Елизарова, 1978; Елизарова, Сигарева, 1976; Минеева, 1993, 1999), а также по учащенной сетке станций (Минеева, 1993; Пырина и др., 1993) и в зимний период (Пырина, 1985).

Полученные данные показали большой размах концентраций пигментов, составлявший для хлорофилла *a* от сотых долей микрограмма в литре в период ледостава до 100–200 летом при интенсивном «цветении» воды синезелеными водорослями. Наиболее часто встречаемые значения составляют 10–20 мкг/л (Пырина, Минеева, 1990), в разгар летней вегетации – до 30 мкг/л (Минеева, 1993). Отмеченные различия связаны главным образом с

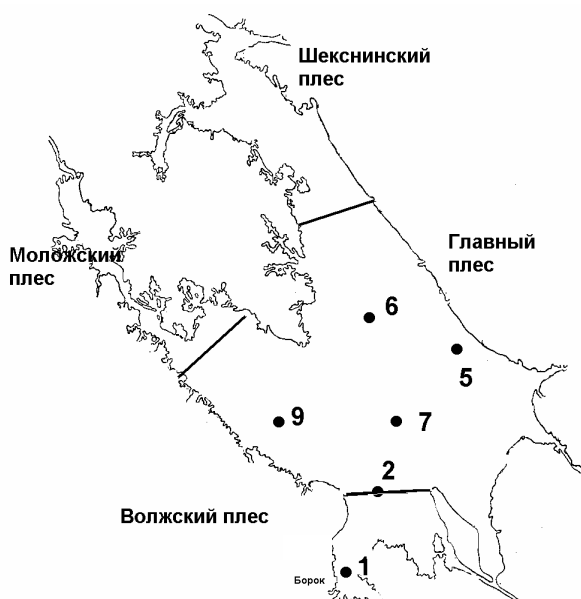


Рис. 4.2. Схема расположения станций постоянных наблюдений в Рыбинском водохранилище:

1 – русло Волги у бывшего с. Коприно, 2 – русло Волги у затопленного г. Молога, 5 – против с. Измайлово, 6 – против убежища Средний Двор, 7 – у затопленного с. Наволок, 9 – русло р. Молога у п. Брейтово; линии – границы плесов

сезонной сукцессией фитопланктона. В сезонной динамике хлорофилла прослеживаются: весенний пик (в мае), ранне-летний минимум (в июне), летний максимум (в июле или августе), а иногда – еще один подъем перед ледоставом. Эти различия наиболее отчетливо выражены в верхнем слое воды и сглаживаются с глубиной (Пырина, Минеева, 1990). Число и приуроченность пиков хлорофилла к конкретному сроку зависят от гидрометеорологической обстановки (Пырина, Сигарева, 1986).

Пространственные различия в содержании хлорофилла сравнительно невелики. Повышенными концентрациями выделяются лишь изолированные слабо заросшие мелководья, а также участки вблизи поступления речных и городских стоков (Елизарова, 1978; Елизарова, Сигарева, 1976; Минеева, 1993). Различия по акватории, занятой однородной водной массой, незначительны и связаны главным образом с действием гидродинамических факторов – волнения и циркуляционных потоков, обеспечивающих интегральный перенос планктона (Пырина и др., 1993). Повышенная ветровая активность в районе водохранилища обуславливает перемешивание

водной массы до глубины 6 м, близкой к средней глубине водоема (Буторин и др., 1982). За счет этого вертикальное распределение хлорофилла в пределах верхнего 6-метрового слоя в большинстве случаев равномерно. Однако при установлении стратификации быстро происходит перераспределение количества пигмента по глубине, соответствующее оседанию водорослей в нижние горизонты в период поздне-весенней депрессии диатомовых или концентрированию у поверхности при летнем «цветении» воды синезелеными (Пырина и др., 1993).

В результате интенсивного перемешивания в водохранилище отмечается довольно высокое содержание продуктов распада хлорофилла – феопигментов, источником которых является детрит животного и растительного происхождения. Обычно феопигменты составляют 20–30% от суммарного содержания с хлорофиллом *a*. В период ранне-летнего минимума фитопланктона, а также подо льдом их относительное количество достигает 60–70% и более, особенно в нижних слоях воды. Летом же, в солнечную штилевую погоду при «цветении» воды синезелеными, оно не превышает 10% (Елизарова, 1971, 1973, 1978; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, 1985; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Сигарева, 1986).

В общем фонде зеленых пигментов преобладает Хл *a*, составляющий около 80% от суммарного содержания хлорофиллов *a*, *b*, *c*, а при массовой вегетации синезеленых, лишенных других хлорофиллов, – 90% и более (Пырина и др., 1993). Дополнительные хлорофиллы обнаружены в сравнительно небольшом количестве: на долю Хл *b*, содержащегося в клетках зеленых и эвгленовых, приходится не более 10%, а на долю Хл *c*, свойственного диатомовым, криптофитовым, динофитовым и золотистым, – до 30%.

Среднее за вегетационный период содержание Хл *a*, по которому судят о трофии водоема, до начала 70-х годов составляло 3–8 мкг/л; с 1972 г. оно стало увеличиваться и к настоящему времени достигло 10–19 мкг/л. Особенно отчетливо это увеличение прослеживалось в Главном плесе, где к 80-м годам средние концентрации пигмента достигали 10 мкг/л и выше, т.е. величин, при которых водоем принято относить к эвтрофному типу (Винберг, 1960). В Волжском плесе подобные изменения не обнаружены, общий уровень содержания хлорофилла здесь близок к наиболее высокому для Главного плеса (табл. 4.5). Подъемы концентраций хлорофилла наблюдаются в годы с антициклональным типом погоды и интенсивным поступлением солнечной энергии в разгар вегетационного сезона (Пырина, 1991).

Т а б л и ц а 4.5

**Многолетние изменения содержания хлорофилла *a* в Рыбинском водохранилище
(средние показатели за безледный период в слое 0–2 м)**

Год	Солнечная радиация, МДж/(м ² ·сут)	Хлорофилл, мкг/л		Источник сведений
		Главный плес	Волжский плес	
1958	–	6.6	6.5	Пырина, 1966 б
1969	13.69	4.1	7.4	Елизарова, 1973
1970	14.96	3.4	5.6	Елизарова, 1978
1971	14.63	6.7	7.9	то же
1972	15.57	10.0±1.0	15.6±1.5	Пырина, Сигарева, 1986
1973	14.46	8.6±0.6	16.0±1.7	то же
1974	14.29	7.6±0.6	9.4±1.4	то же
1975	16.00	6.2±0.4	12.4±1.6	то же
1976	14.67	8.3±0.7	14.5±2.5	то же
1977	14.44	6.6±0.3	10.1±2.0	Минеева, Пырина, 1986
1978	12.85	7.9±0.7	7.7±1.0	то же
1979	15.59	10.9±0.8	11.1±1.4	то же
1980	13.85	9.3±0.4	7.4±1.0	Пырина, Минеева, 1990
1981	15.55	18.2±1.8	14.4±2.3	то же
1982	13.95	11.6±0.7	10.9±2.3	то же
1983	14.64	15.6±1.0	14.2±1.5	Пырина, 1991
1984	14.22	19.2±1.3	17.6±3.1	то же
1985	13.94	15.4±1.3	13.8±2.1	то же
1986	14.05	12.9±0.6	13.9±1.5	то же
1987	12.22	9.6±1.0	10.0±2.3	то же
1988	13.17	13.8±1.8	17.4±2.6	то же
1989	–	10.9±1.2	13.6±2.1	то же
1990	11.66	10.1±1.7	12.3±1.8	то же
1991	12.98	12.6	13.4	Пырина, 2000
1992	13.73	15.3	12.5	то же
1993	12.61	16.0	14.3	то же
1994	13.67	17.6	13.0	то же
1995	15.63	18.3	12.3	то же

Примечание. 1958 г. – суммарный хлорофилл; 1991–1995 гг. – концентрации хлорофилла рассчитаны за май–октябрь без оценки общих погрешностей; солнечная радиация (прямая + рассеянная, общий спектр) – средние за май–октябрь по данным Рыбинской (1969–1988 гг.) и Костромской (с 1989 г.) гидрометеорологических обсерваторий. Здесь, а также в табл. 4.6, 4.8, 4.10 и 4.13 прочерк – отсутствие данных.

Возрастание содержания хлорофилла в Главном плесе может быть связано с увеличением количества биогенных элементов, в частности общего фосфора, концентрации которого повысились с 33–47 мкг/л (в среднем для отдельных сезонов) в 1965 и 1970 гг. (Былинкина, Трифонова, 1978) до 40–60 мкг/л в 1980 г. (Разгулин и др., 1982). Биогены поступают в основном с водами Шекснинского плеса (Былинкина, 1993). В этом плесе, в северной части которого расположен Череповецкий промышленный комплекс, также отмечены повышенные концентрации хлорофилла (Минеева, 1993).

Статистическая обработка данных (см. табл. 4.5) показала, что увеличение содержания хлорофилла происходит на фоне его циклических колебаний, близких к 10–11-летним циклам солнечной активности, оцениваемой по числам Вольфа (количеству вспышек на Солнце). При некотором запаздывании относительно последних, они хорошо совпадали с аналогичными циклами энергии солнечной радиации и показателя геомагнитной активности – Кр-индекса (Девяткин и др., 1996; Пырина, 1999, 2000). За период с 1969 по 1995 гг. было отмечено три таких цикла с максимумами хлорофилла в 1972–1973, 1982–1984 и 1993–1995 гг. Циклическость в динамике концентраций хлорофилла и повышение их от цикла к циклу особенно ярко выражена в Главном плесе. В Волжском плесе отчетливо проявился лишь первый цикл с максимумом в 1972–1973 гг., после которого концентрации хлорофилла в разные годы изменялись в одних и тех же пределах.

В последние годы исследований были пропущены отдельные сезонные фазы вегетации фитопланктона, однако в 1996 г., как и в предыдущие два года, в Волжском плесе отмечены весьма высокие концентрации хлорофилла, в частности максимальная за весь период исследований, равная 250 мкг/л (в слое 0–2 м в среднем для двух станций) (Пырина, 2000). В 1997–1998 гг. содержание хлорофилла не превышало 15–18 мкг/л для всей толщи воды (табл. 4.6) и 21 мкг/л в слое 0–2 м даже в разгар летней вегетации (июль–август) при выраженном скоплении водорослей у поверхности. Можно полагать, что эти данные отражают снижение уровня концентраций хлорофилла на спаде последнего цикла их колебаний, связанного с циклическостью солнечной активности.

Таблица 4.6

Содержание хлорофилла *a* (мкг/л) на стандартных станциях в 1997–1998 гг. (среднее по глубине)

Сроки наблюдения	Волжский плес		Главный плес			
	ст. 1	ст. 2	ст. 5	ст. 6	ст. 7	ст. 9
1997 г.						
9 VII	8.6±0.2	4.5±0.2	1.8±0.1	3.3±0.1	8.1±0.1	3.7±0.2
23 VII	9.6±0.5	7.6±0.4	4.8±0.5	3.5±0.1	6.9±0.2	8.3±0.2
5 VIII	5.8±0.1	5.0±0.1	7.2±0.3	7.8±0.3	3.7±0.1	8.4±0.2
20 VIII	2.4±0.3	6.9±0.1	8.8±0.3	5.0±0.3	6.7±0.3	6.9±0.3
11 IX	1.4±0.05	11.8±0.4	6.6±0.3	6.0±0.3	9.0±0.5	5.0±0.3
23 IX	1.8±0.2	8.6±1.1	7.4±0.8	5.9±0.4	14.6±0.7	5.7±0.6
9 X	0.8±0.1	4.2±0.3	5.1±0.3	5.2±0.1	4.8±0.4	3.1±0.4
22 X	0.4±0.06	1.2±0.1	7.5±0.1	3.6±0.2	3.4±0.2	–
1998 г.						
28 V	0.8±0.02	–	5.0±0.04	16.4±0.1	18.3±0.1	7.9±0.04
21 VIII	0.5±0.05	1.9±0.02	9.9±0.6	10.4±0.7	7.0±0.1	12.4±0.8
29 IX	4.1±0.4	3.5±0.2	8.8±1.8	5.7±0.2	5.1±0.7	8.8±2.3

Таким образом, по содержанию хлорофилла Рыбинское водохранилище находится в эвтрофной стадии, которой оно достигло к началу 80-х годов. Увеличение количества пигмента продолжалось и в последующие два десятилетия при значительных межгодовых колебаниях, на фоне которых прослеживается циклическость, близкая к 10–11-летним циклам солнечной активности.

1.1.3. Пигменты фитопланктона Иваньковского, Угличского и Горьковского водохранилищ

Наиболее подробные сведения о пигментном составе планктона Иваньковского водохранилища были получены при проведении первых исследований на этом водоеме в 1958 г. (Пырина, 1966а) и затем в 70-е годы (Елизарова, 1976; Иваньковское водохранилище..., 1978; Пырина, Сигарева, 1978; Сигарева, 1984; Тарасенко, Луценко, 1984). Дальнейшие наблюдения проводились в 1985–1991 гг. (Ляшенко, 1996; Метелева, 1994; Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Соловьева, 1998) и 1995 г. Пигменты планктона Угличского водохранилища изучались с середины 80-х годов (Ляшенко, 1989; Метелева, 1990; Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Соловьева, 1998), Горьковского – в 1989–1992 гг. (Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Охалкин и др., 1997; Соловьева, 1998).

Иваньковское водохранилище. Содержание пигментов в водохранилище изменяется в широком диапазоне: концентрации Хл *a* варьируют от 1 до 96 мкг/л, феопигментов – от 0.4 до 22 мкг/л (от 2 до 71% от их суммарного количества с Хл *a*), растительных каротиноидов – от 4.5 до 64 мкСПУ/л при величинах пигментного индекса E_{480}/E_{664} 0.63–1.37. В общем фонде зеленых пигментов преобладает Хл *a*, дополнительные хлорофиллы *b* и *c* содержатся в небольшом количестве. Максимальное содержание Хл *a* (до 97%) отмечено в Шошинском плесе при доминировании синезеленых водорослей, не содержащих дополнительных хлорофиллов, повышенное содержание Хл *c* (до 28%) – весной и осенью при полном преобладании диатомовых водорослей. Значи-

тельный размах концентраций Хл *a* при коэффициентах вариации средних от 54 до 114% свидетельствует о неоднородном распределении водорослей по акватории водохранилища. Минимальное содержание пигмента обычно отмечается на русловых станциях Волжского плеса, максимальное – в Шошинском. Концентрации Хл *a* в фотической зоне (0–2 м) в среднем были на 26% выше, чем в слое 2 м – дно.

Сезонная динамика Хл *a* в водохранилище характеризуется достаточно высокими весенними концентрациями пигмента, последующим их снижением в начале лета, новым нарастанием во второй половине лета, когда отмечаются максимальные величины, и значительным уменьшением осенью (табл. 4.7).

Таблица 4.7

**Сезонные изменения содержания хлорофилла *a* (мкг/л)
в плесах Ивановского водохранилища по данным 1986–1988 гг.**

Период наблюдений	Плес		
	Волжский	Иваньковский	Шошинский
Весна	<u>4.8–24.2</u>	<u>5.3–16.6</u>	<u>10.9–41.7</u>
	11.6±3.6	8.8±1.4	25.8±8.9
Лето	<u>6.7–22.0</u>	<u>2.9–27.1</u>	<u>28.6–67.1</u>
	14.2±2.0	13.3±1.9	45.6±8.0
Осень	<u>2.4–14.0</u>	<u>0.6–22.0</u>	<u>19.1–45.8</u>
	6.0±1.9	8.2±1.8	26.6±6.4

Примечание. Над чертой – пределы изменений, под чертой – средняя с ошибкой.

К настоящему времени для Ивановского водохранилища накоплен продолжительный ряд данных, дающий возможность проследить тенденции многолетних изменений продуктивности фитопланктона, которые отражают направленность развития экосистемы водоема. Во всех плесах отмечены значительные межгодовые колебания обилия фитопланктона. Размах концентраций Хл *a* при этом составил 3.7–4.4 раза для максимальных величин, которые отмечаются летом, и 3.3 раза для средних. Эти различия, по-видимому, обусловлены гидроклиматическими особенностями лет наблюдения.

В последние годы пигментный состав фитопланктона водохранилища не претерпел каких-либо изменений по сравнению с концом 50-х и началом 70-х годов. Общий уровень содержания хлорофилла в водоеме несколько повысился к началу 70-х годов по сравнению с 1958 г. за счет увеличения концентраций в Шошинском плесе (Елизарова, 1976). За последующие 25 лет роста величин не наблюдалось: средние концентрации пигмента (табл. 4.8), а также максимальные (63–120 мкг/л в 70-е годы, 66–96 мкг/л в 1985–1995 гг.) и наиболее часто встречаемые – 10–20 мкг/л (рис. 4.3) оставались на одном и том же уровне. По содержанию хлорофилла Ивановское водохранилище относится к водоемам эвтрофного типа и сохраняет данный статус на протяжении трех последних десятилетий.

Таблица 4.8

Содержание хлорофилла (мкг/л) в Ивановском водохранилище в разные годы

Год	Плес			Водоем в целом	Источник сведений
	Волжский	Иваньковский	Шошинский		
1958	<u>14.6</u>	<u>15.5</u>	<u>21.2</u>	<u>17.1</u>	Пырина, 1966а
	10.9	13.6	12.2	11.5	
1970	<u>9.6</u>	<u>8.3</u>	<u>21.4</u>	<u>13.1</u>	Елизарова, 1976
	9.0	7.8	23.0	13.3	
1973	<u>31.6</u>	<u>26.4</u>	<u>61.7</u>	<u>39.9</u>	Пырина, Сигарева, 1978
	24.4	18.2	53.5	31.8	
1974	<u>14.6</u>	<u>14.5</u>	<u>58.1</u>	<u>29.1</u>	то же
	15.9	15.2	47.8	26.7	
1978	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	Пырина, Сигарева, неопубл.
	6.1	6.2	29.2	14.2	
1979	<u>23.2</u>	<u>11.4</u>	<u>42.3</u>	<u>25.6</u>	Пырина, Минеева, неопубл.
	—	—	—	—	
1985	<u>5.2</u>	<u>10.2</u>	<u>32.9</u>	<u>11.9</u>	Метелева, 1994
	5.2	4.6	16.8	14.4*	
1986	<u>14.5</u>	<u>14.2</u>	<u>62.0</u>	<u>22.4</u>	Ляшенко, 1999
	9.4	18.4	34.9	17.4	
1988	<u>19.9</u>	<u>20.0</u>	<u>67.0</u>	<u>29.0</u>	то же
	19.2	17.3	42.7	22.4	
1989	<u>9.0</u>	<u>14.0</u>	<u>63.4</u>	<u>29.1</u>	Соловьева, 1998
	—	—	—	—	
1991	<u>31.6</u>	<u>16.1</u>	<u>27.6</u>	<u>25.1</u>	Минеева, 1995
	—	—	—	—	
1995	<u>27.8</u>	<u>21.7</u>	<u>68.1</u>	<u>39.2</u>	Минеева, неопубл.
	—	—	—	—	

Примечание. Над чертой – средние за летний период, под чертой – средние за май–октябрь для слоя 0–2 м; * – рассчитано как среднее арифметическое по данным автора.

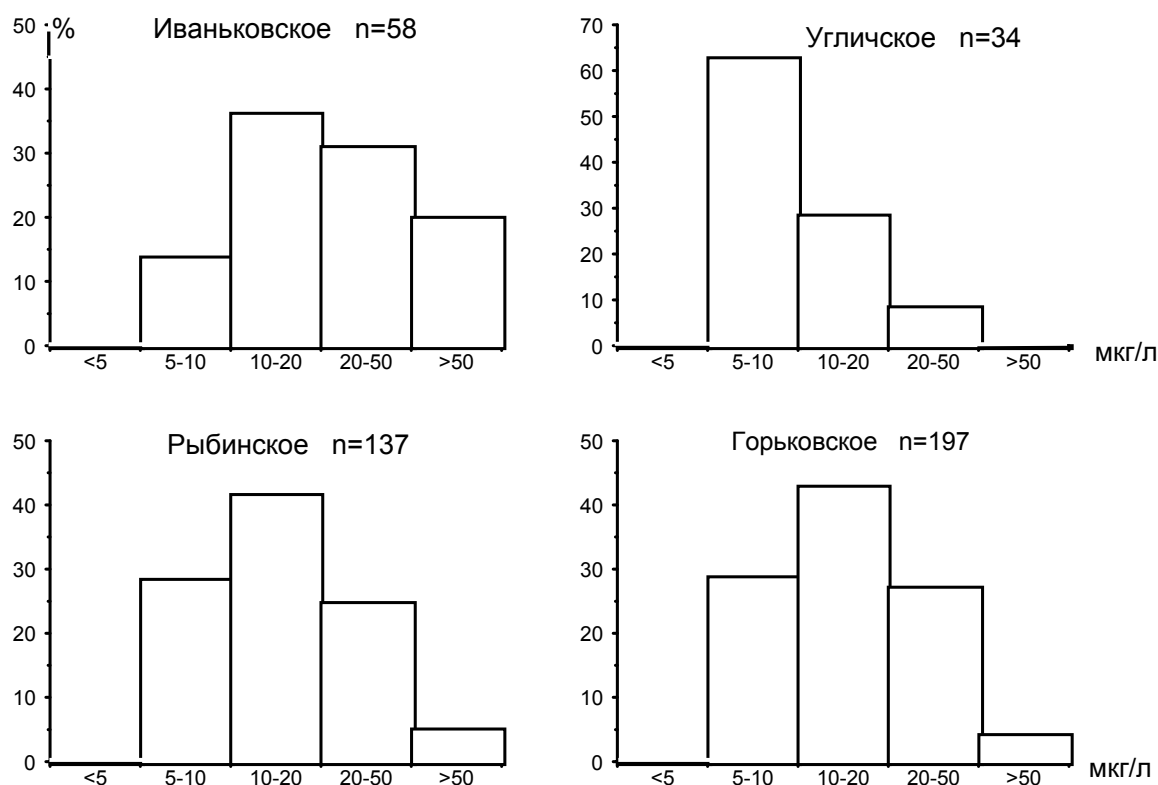


Рис. 4.3. Частота встречаемости концентраций хлорофилла *a* (% от общего числа наблюдений *n*) в водохранилищах Верхней Волги

Угличское водохранилище. Концентрации Хл *a* в Угличском водохранилище ниже, чем в Иваньковском и изменяются в более узком диапазоне 1–32 мкг/л при наиболее часто встречаемых значениях 5–10 мкг/л (см. рис. 4.3). Содержание феопигментов составляло 0.05–16.4 мкг/л или 8–67% от суммы с Хл *a*. Дополнительные хлорофиллы отмечались в небольших количествах – Хл *b* от 0 до 4.7, Хл *c* от 0.1 до 6.1 мкг/л. Содержание каротиноидов изменялись в пределах 0.4–29.5 мкг/л при значениях пигментного индекса E_{480}/E_{664} 0.7–2.4. Среднее для водоема содержание Хл *a* в фотическом слое (0–2 м) и слоях 2 м – дно (по данным 1986–1989 гг.) и 0 м – дно (1991 г.) достоверно не различалось, однако в летний период в местах массовой вегетации синезеленых водорослей повышенные концентрации отмечались в верхнем 2-метровом слое.

Сезонная динамика Хл *a* в Угличском водохранилище, как и в Иваньковском, характеризуется относительно высокими весенними концентрациями. В начале лета происходит их снижение, обусловленное раннелетней депрессией в развитии фитопланктона, во второй половине лета отмечаются максимальные величины, а осенью – минимальные (табл. 4.9). Наибольшее относительное содержание в суммарном фонде зеленых пигментов для Хл *a* отмечено летом при доминировании синезеленых водорослей (в среднем 91%), для Хл *c* (до 28%) – весной и осенью при доминировании диатомовых.

Таблица 4.9

Сезонные изменения содержания хлорофилла в Угличском водохранилище по данным 1985, 1986 и 1988 гг.

Период наблюдений	Хлорофилл, мкг/л	
	пределы	среднее
Весна	2.5–14.8	8.6±0.8
Лето	2.2–25.8	9.9±1.2
Осень	1.2–10.2	4.4±0.5

Распределение фитопланктона по акватории водохранилища неоднородно. В разгар лета (август 1995 г.) наибольшее содержание Хл *a* (17–22 мкг/л) наблюдалось в озеровидном расширении центральной части водохранилища и в нижнем бьефе Иваньковской ГЭС, а наименьшее (4 мкг/л) – в верхнем бьефе Угличской ГЭС. Повышенная продуктивность среднего участка, принимающего основные притоки, отмечалась во все годы наблюдений (Ляшенко, 1989; Метелева, 1990). Содержание пигмента в верхней части водохранилища существенно варьирует и, вероятно, в значительной степени определяется режимом работы Иваньковской ГЭС. Высокие концентрации пигмента обусловлены поступлением фитопланктона из более продуктивного Иваньковского водохранилища, тогда как обилие водорослей непосредственно на данном участке невелико.

По содержанию хлорофилла, которое в течение всего периода наблюдений варьировало незначительно и не изменилось по сравнению с 1979 г. (табл. 4.10), Угличское водохранилище характеризуется как мезотрофное.

Таблица 4.10

Содержание хлорофилла в Угличском водохранилище в разные годы

Год	Хлорофилл, мкг/л			Источник сведений
	максимальное	среднее		
		за лето	за сезон	
1979	27.7	15.6	—	Пырина, Минеева, неопубл.
1985	25.8	11.2	7.5	Метелева, 1990
1986	—	16.6	8.6	Ляшенко, 1989
1988	—	15.8	10.0	Ляшенко, неопубл.
1989	12.3	6.3	—	Соловьева, 1998
1991	31.6	12.2	—	Минеева, 1995
1995	—	11.8	—	Ляшенко, неопубл.

Горьковское водохранилище. Содержание пигментов в Горьковском водохранилище, близкое к величинам, отмечаемым в Ивановском и Рыбинском, изменялось в широких пределах: Хл *a* от 3 до 88 мкг/л при наиболее часто встречаемых 10–20 мкг/л (см. рис. 4.3), феопигменты – от 0.2 до 27 мкг/л (2–96% от суммы с Хл *a*), каротиноиды – от 4 до 87 мкг/л. Весенние концентрации Хл *a* обычно не превышают 13–18 мкг/л, максимальные значения (60–88 мкг/л) отмечаются в разгар лета и свидетельствуют о формировании летнего пика фитопланктона, осенью они достигают 15–20 мкг/л, что характерно для осеннего максимума (табл. 4.11). Относительное количество Хл *a* в общем фонде зеленых пигментов снижается до 58% в конце мая – начале июня и возрастает до 92% в августе. В начале лета отмечается максимальное содержание дополнительных пигментов: Хл *b* – до 17%, Хл *c* – до 26% (средние для водоема величины). Это может быть связано с увеличением в составе фитопланктона доли зеленых водорослей в первом случае либо диатомовых и криптофитовых – во втором. В другие периоды содержание дополнительных хлорофиллов невелико и относительно стабильно.

Таблица 4.11

Сезонные изменения содержания хлорофилла в Горьковском водохранилище по данным 1989–1992 гг.

Период наблюдений	Хлорофилл, мкг/л	
	пределы	среднее
Май	7.5–18.5	11.8±0.4
Июнь	2.7–14.3	5.9±0.4
Август	5.5–88.3	27.0±2.3
Октябрь	5.9–19.5	12.6±1.1

Распределение фитопланктона по акватории водохранилища характеризуется крупномасштабной неоднородностью, наиболее выраженной в период летнего максимума. Коэффициенты вариации, рассчитанные для средних концентраций хлорофилла, составили 25–124% в разгар лета и 6–66% в остальное время. Это объясняется значительной протяженностью Горьковского водохранилища, которое включает морфометрически неоднородные участки и принимает речные воды различного генезиса. Минимальное обилие фитопланктона отмечается ниже шлюза на речном участке, характеризующемся сложной гидродинамической ситуацией. Через шлюзовые камеры сюда поступают водные массы Волжского, а через плотину ГЭС – Главного плесов Рыбинского водохранилища. Большой объем поступления из Главного плеса обуславливает высокие скорости течения, а также формирование разнонаправленных потоков воды. Содержание хлорофилла весной и осенью, когда в составе фитопланктона преобладают диатомовые водоросли, представлено здесь такими же величинами, как и в Рыбинском водохранилище, однако летом, когда наряду с диатомовыми в массе развиваются синезеленые, оно заметно ниже.

Формирование зон повышенной продуктивности, по-видимому, связано с антропогенным воздействием. Увеличение концентрации хлорофилла, как правило, наблюдается на участках, расположенных вблизи промышленных центров – Рыбинска, Ярославля, Костромы, Кинешмы, а также ниже поступления подогретых вод Костромской ГРЭС. Увеличение концентраций пигмента часто отмечается и в озеровидном приплотинном расширении, что может быть результатом замедления скорости течения, а также поступления воды притоков – рек Елнати, Немды, Унжи. Существенное влияние на горизонтальное распределение фитопланктона оказывают гидродинамические условия и морфометрические особенности участков. К такому заключению приводит картина распределения хлорофилла на поперечных разрезах в речной части. Различия между его концентрациями на правобережной и левобережной станциях составляли 20–70% в мае 1992 г. и возрастали до 3.5 раз в августе (Охапкин и др., 1997).

Содержание хлорофилла в Горьковском водохранилище представлено величинами, типичными для вод эвтрофного типа (табл. 4.12).

Т а б л и ц а 4.12

Содержание хлорофилла в Горьковском водохранилище

Период наблюдений	Хлорофилл (мкг/л) в слое		Источник сведений
	0 – 2 м	0 м – дно	
1989, VIII	33.6±6.3	33.8±3.3	Соловьева, 1998
1990, VI	5.9±1.2	6.2±1.3	Минеева, 1995
1990, VIII	18.2±2.1	17.1±3.4	то же
1990, X	12.3±1.3	12.5±1.3	то же
1991, VI	5.4±0.3	5.8±0.2	то же
1991, VIII	31.9±9.2	17.0±1.5	то же
1992, V	11.9±0.6	11.3±0.7	Охапкин и др., 1997
1992, VIII	25.5±2.4	26.8±3.1	то же

Водохранилища Верхней Волги характеризуются широким спектром содержания Хл *a*, что отражает пространственно-временную неоднородность распределения фитопланктона. Наиболее высокие величины отмечены в Ивановском водохранилище, в частности в его мелководном Шошинском плесе, самые низкие в Угличском, сохраняющем на всем своем протяжении характер, близкий к речному. Повышенным обилием фитопланктона отличаются участки Горьковского водохранилища, расположенные ниже крупных городов и испытывающие значительное антропогенное воздействие, а также прибрежные мелководья Рыбинского водохранилища.

В общем фонде зеленых пигментов преобладает Хл *a*, его максимальное относительное содержание отмечается при массовом развитии синезеленых водорослей летом. Наибольшее процентное содержание Хл *c* наблюдается весной и осенью, когда в составе фитопланктона доминируют диатомовые водоросли (табл. 4.13).

Т а б л и ц а 4.13

Пигментный состав фитопланктона водохранилищ Верхней Волги (средние величины)

Период наблюдений	Хл <i>a</i> , мкг/л	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>c</i>	Феопигменты,		Каротиноиды, мкSPU/л	E ₄₈₀ /E ₆₆₄
		% в общем фонде			мкг/л	%		
Иваньковское водохранилище								
1989, VIII	33.4±6.8	83±8	3±4	14±5	4.7±1.3	27±4	17.8±4.2	0.90±0.08
1991, VIII	24.5±9.0	78±2	8±1	14±2	6.2±0.1	33±4	18.4±6.1	0.90±0.03
1995, VIII	39.2±5.4	80±3	6±1	14±1	3.7±0.4	14±2	21.6±2.5	0.91±0.02
Угличское водохранилище								
1989, VIII	5.7±1.3	73±11	6±4	21±8	1.7±1.2	41±4	5.6±0.5	1.10±0.09
1991, VIII	14.5±4.6	65±5	13±2	19±3	3.2±1.1	31±3	10.6±3.5	1.01±0.08
Горьковское водохранилище								
1989, VIII	33.6±6.3	89±1	—	10±1	4.6±0.8	15±2	24.5±4.2	0.80±0.07
1990, V	5.9±1.2	58±2	17±1	25±1	2.8±0.3	36±4	7.6±0.7	1.33±0.06
VIII	18.2±2.1	82±2	4±2	14±2	2.7±0.5	17±5	15.7±2.3	1.03±0.02
X	12.3±1.3	85±2	3±1	12±1	4.5±0.6	35±6	10.9±0.9	1.01±0.04
1991, VI	5.4±0.3	60±3	14±2	26±2	2.0±0.4	26±6	7.5±0.3	1.45±0.06
VIII	31.9±9.2	82±2	4±1	14±1	3.2±0.5	19±4	23.8±5.3	1.00±0.06
1992, V	11.9±0.6	85±1	3±1	14±1	3.9±0.2	28±1	9.9±0.3	0.98±0.02
VIII	25.5±2.4	92±1	2±0.4	8±1	5.5±0.6	21±2	24.0±2.0	1.05±0.02

Содержание феопигментов в Верхней Волге типично для пресных вод (Бульон, 1983), их относительное количество представлено такими же величинами, как и в других водохранилищах каскада (Минеева, 1995). Концентрации феопигментов и Хл *a* изменяются сопряженно при коэффициентах корреляции 0.6–0.7. Это означает, что около 40% объясненной вариации продуктов распада хлорофилла связано с содержанием основного пигмента и позволяет считать одним из основных источников феопигментов в водоемах сестон.

Синхронно с Хл *a* при коэффициентах корреляции 0.96–0.98 изменяется и соизмеримое с его уровнем содержание растительных каротиноидов. Колебания пигментного индекса E₄₈₀/E₆₆₄, отражающего физиологическое состояние водорослей и обеспеченность их минеральным питанием, невелики. Его средние значения во всех водохранилищах близки к единице, свидетельствуя о том, что фитопланктон водохранилищ функционирует в пределах своей физиологической нормы.

По содержанию хлорофилла водохранилища Верхней Волги относятся к различным трофическим типам: Иваньковское и Горьковское – эвтрофные, Рыбинское – умеренно эвтрофное, Угличское – мезотрофное. При этом обилие фитопланктона, оцениваемое по хлорофиллу, «отстает» от содержания основных биогенных элементов азота и фосфора, которое на всем протяжении Волги соответствует водам эвтрофного типа (Минеева, 1995). Можно предположить, что трофический статус Иваньковского водохранилища остается неизменным в течение трех последних десятилетий. К эвтрофному типу это водохранилище стали относить с начала 70-х годов (Елизарова, 1976), т.е. через 30 лет после его создания. Уровень трофии Рыбинского водохранилища повышался медленнее, и в разряд эвтрофных оно перешло в начале 80-х годов (Пырина, 1995; Mineeva, Litvinov, 1998).

1.1.4. Первичная продукция планктона

Продукционные исследования на водохранилищах Верхней Волги проводились в разные годы. Сведения о первичной продукции планктона Иваньковского и Рыбинского водохранилищ обширны, Угличское и Горьковское водохранилища изучены в меньшей степени (Волга и ее жизнь, 1978; Кудрявцев, 1974 а, б; Кузнецов, 1959; Кузнецов и др., 1966, 1974, 1977 а, б, в, 1979, 1982 а, б, 1984; Иваньковское водохранилище..., 1978; Лаврентьева, 1977; Минеева, 1987, 1990, 1993, 1995; Охапкин и др., 1997; Пырина, 1959, 1963, 1966 а, б; Пырина и др., 1977; Романенко, 1966, 1967 а, б, 1971, 1984, 1985; Рыбинское водохранилище..., 1972; Саппо, 1981; Сигарева, 1984; Сорокин, 1958, 1961; Сорокин и др., 1959; Тарасенко, Луценко, 1984; Тарасова, 1973, 1977; Шмелев, Субботина, 1983; Mineeva, 1998).

При исследованиях автотрофного звена водохранилищ Верхней Волги в 80-е и 90-е годы основное внимание уделялось структурным характеристикам фитопланктона и содержанию фотосинтетических пигментов, которые служат косвенным показателем обилия и фотосинтезирующей деятельности водорослей (см. разд. 1.1.2 и 1.1.3 данной главы). Непосредственное определение первичной продукции проводилось преимущественно в летний период (в Иваньковском водохранилище – 1979, 1991 и 1995 гг.; в Угличском – 1979 и 1991 гг.; в Рыбинском – 1989 г.; в Горьковском – 1991 и 1992 гг.). Интенсивность фотосинтеза (A_{\max}) определяли кислородной модификацией скляночного метода при суточной экспозиции проб из фотического (0–2 м) слоя в палубном инкубаторе с проточной водой на глубине около 15 см, к которой при существующих в водохранилищах световых условиях обычно приурочен максимум фотосинтеза (Пырина, 1995). В 1979 г. пробы экспонировали *in situ* – в водоеме на глубинах 0.1, 0.25, 0.5, 1.0, 2.0 и 3.0 м. При работе на Рыбинском водохранилище в 1989 г. использовали 4–6-часовые экспозиции с последующим пересчетом на суточные величины по схеме, предложенной В.И. Романенко (1985). В тех случаях, когда непосредственные измерения не проводились, прибегали к приближенным оценкам, рассчитывая A_{\max} по содержанию хлорофилла на станции и суточным ассимиляционным числам (САЧ), а деструкцию (R_0) – по хлорофиллу и его соотношению с величиной темнового дыхания планктона ($R_0/Xл$). Для расчетов использовали величины САЧ и $R_0/Xл$, полученные для данного водоема в аналогичные календарные сроки ближайших лет. Ассимиляционное число является распространенной характеристикой фотосинтетической активности водорослей и широко используется для расчетов первичной продукции (Винберг, 1960; Ryther, Yentsch, 1957), соотношение $R_0/Xл$ встречается гораздо реже (Anderssen, 1978; Jewson 1976). Средние для водохранилищ значения этих показателей приведены в табл. 4.14. Данные по содержанию хлорофилла в Угличском водохранилище в 1985 г. любезно предоставлены Н.Ю. Метелевой, материалы 1989 г. по Иваньковскому, Угличскому и Горьковскому водохранилищам – В.В. Соловьевой.

Таблица 4.14

Ассимиляционная и дыхательная активность фитопланктона водохранилищ Верхней Волги

Показатели	Водохранилище			
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
САЧ, мг O_2 /(мг Хлсут)	<u>20–464</u> 121±12	<u>160–296</u> 234±5	<u>38–336</u> 151±4	<u>39–295</u> 141±5
$R_0/Xл$, мг O_2 /(мг Хлч)	<u>0.10–5.10</u> 1.55±0.15	<u>1.57–2.54</u> 1.95±0.11	<u>0.37–4.13</u> 1.76±0.07	<u>0.19–6.94</u> 1.57±0.11

Примечание. Здесь, а также в табл. 4.16–4.19 над чертой – пределы изменений, под чертой – среднее с ошибкой.

Для характеристики биотического баланса интегральную первичную продукцию рассчитывали как произведение A_{\max} и величины прозрачности (Бульон, 1983), а деструкцию под 1 м² – как произведение R_0 и средней глубины водоема. Для расчетов эффективности утилизации солнечной энергии при фотосинтезе использовали актинометрические данные Костромской гидрометобсерватории и собственные материалы.

Водохранилища Верхней Волги расположены в пределах одной географической зоны в сходных гидроклиматических условиях, включая особенности водосборной территории, количество выпадающих осадков, поступление солнечной энергии. Зональные факторы оказывают влияние на ход многолетней сукцессии экосистемы. На этом фоне особенности развития и функционирования сообществ в отдельные годы преимущественно определяются внутриводоемными процессами.

К наиболее существенным для развития и фотосинтеза фитопланктона факторам среды относятся содержание основных биогенных веществ и гидрооптические условия. Водохранилища Верхней Волги характеризуются

ся высоким, типичным для эвтрофных вод (Vollenweider, 1979) содержанием общего азота и общего фосфора (табл. 4.15).

Таблица 4.15

Среднее содержание биогенных веществ в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Год, месяц	Общий азот, мг/л	Общий фосфор, мкг/л
Иваньковское	1991, VIII	1.08±0.17	124±28
Угличское	1991, VIII	1.02±0.10	127±7
Рыбинское	1989, VII	1.19±0.07	64±5
Горьковское	1990, VIII	0.94±0.11	108±11
То же	1991, VI	0.98±0.01	83±4
То же	1991, VIII	0.94±0.04	82±6

Примечание. Средние величины для Рыбинского водохранилища за 1989 г. рассчитаны по данным А.А. Былинкиной (1993), остальные определения выполнены С.В. Монаковой и И.К. Степановой.

Особенности подводного светового режима в водоеме зависят от содержания взвешенных и окрашенных веществ, влияющих на прозрачность и цветность воды. Вода всех верхневолжских водохранилищ характеризуется повышенной цветностью за счет поступления болотного гумуса с водосборной территории. Содержание взвеси (табл. 4.16) может достигать высоких величин, особенно в Рыбинском водохранилище, за счет взмучивания донных отложений при частом ветровом перемешивании.

Таблица 4.16

Показатели подводного светового режима водохранилищ Верхней Волги

Показатели	Водохранилище			
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
Прозрачность, м	<u>0.35–1.95</u>	<u>0.75–1.90</u>	<u>0.2–2.5</u>	<u>0.45–1.45</u>
	0.97±0.04	1.15±0.04	1.19±0.03	0.96±0.02
Цветность, град	<u>50–110</u>	<u>50–70</u>	<u>35–150</u>	<u>35–75</u>
	65±2	59±2	58±2	46±1
ВВ, мг/л	<u>4.1–35.0</u>	<u>7.5–10.0</u>	<u>5.6–15.4</u>	<u>5.3–9.5</u>
	10.1±0.9	8.5±0.2	8.4±0.3	7.5±0.1
Хл <i>a</i> , мкг/л	<u>4.5–83.9</u>	<u>2.2–31.6</u>	<u>3.9–122</u>	<u>3.2–88.3</u>
	26.8±2.9	9.9±1.2	22.4±1.7	18.9±1.5
Хл <i>a</i> , % от ВВ	<u>0.08–0.75</u>	<u>0.06–0.32</u>	<u>0.04–0.22</u>	<u>0.12–1.10</u>
	0.29±0.02	0.16±0.02	0.12±0.01	0.42±0.03
<i>Z/Z_p</i>	<u>0.16–1.23</u>	<u>0.26–0.92</u>	<u>0.23–1.85</u>	<u>0.31–1.39</u>
	0.65±0.03	0.52±0.03	0.69±0.02	0.57±0.02
Эвфотная зона, м	<u>1.05–4.67</u>	<u>2.07–4.58</u>	<u>0.62–5.71</u>	<u>1.32–3.66</u>
	2.58±0.10	3.0 ±0.10	3.07±0.07	2.57±0.04

Примечание. ВВ – взвешенное вещество, *Z/Z_p* – отношение прозрачности измеренной к рассчитанной по формуле $Z_p = 5.7 \text{ Хл}^{-0.44}$ (Измельцева и др., 1990).

Совокупность этих показателей определяет границу эвфотной зоны (глубину проникновения 1% энергии суммарной солнечной радиации I_0 , поступающей на поверхность водоема), в которой за счет фотосинтеза планктона создается фонд органического вещества. Мощность фотосинтезирующего слоя в водохранилищах Верхней Волги колеблется в пределах 0.6–5.7 м при средних значениях 2.6–3.1 м (см. табл. 4.16) и значительно уступает глубине перемешивания или толще воды, где идут деструкционные процессы. При сопоставлении со средней глубиной водохранилищ эвфотная зона оказывается в 1.3 (Иваньковское) – 2.1 (Горьковское) раза меньше.

В составе взвешенного вещества наряду со взмученными донными отложениями присутствуют организмы планктона. При этом к оптически активным компонентам, поглощающим и рассеивающим световую энергию в водной среде, в основном относятся клетки водорослей, содержащие хлорофилл, относительное количество которого невелико и лишь в редких случаях приближается к 1% от общей массы взвеси (см. табл. 4.16). Это находится в соответствии с соотношением измеренной и рассчитанной по содержанию хлорофилла прозрачности *Z/Z_p*. Величины *Z/Z_p* во всех водохранилищах ниже 1, что свидетельствует о невысокой доле хлорофилл-содержащей взвеси и существенном влиянии терригенного материала на подводный световой режим.

В результате высокой обеспеченности планктона биогенным питанием в водохранилищах идут интенсивные процессы новообразования и окисления органического вещества. Показатели фотосинтеза и деструкции характеризуются значительной изменчивостью (табл. 4.17), при этом за счет пространственной неоднородности в распределении фитопланктона в большей степени (в 2.1–8.9 раза) различаются величины, относящиеся к конкретным срокам наблюдения, и гораздо меньше варьируют средние, которые отражают сезонные и межгодовые

различия. Интенсивность фотосинтеза представлена типичными для эвтрофных вод (Винберг, 1960) значениями, наиболее часто встречаемые составляют 1–3 мг О₂/(лсут).

Таблица 4.17

**Первичная продукция и деструкция органического вещества (суточные величины)
в водохранилищах Верхней Волги в разные годы**

Год, месяц	Первичная продукция		Деструкция		$\frac{A_{\max}/R_0}{\Sigma A/\Sigma R_0}$
	A_{\max} , мг O ₂ /л	ΣA , г O ₂ /м ²	R ₀ , мг O ₂ /л	ΣR_0 , г O ₂ /м ²	
Иваньковское водохранилище					
1979, VII	$\frac{1.55-7.12}{4.02}$	3.52	$\frac{0.43-2.74}{1.23}$	3.98	$\frac{3.3}{0.9}$
1989, VIII*	$\frac{1.08-9.64}{4.41}$	2.56	$\frac{0.28-6.06}{2.10}$	4.69	$\frac{2.1}{0.5}$
1991, VIII	$\frac{1.57-7.28}{3.82}$	3.64	$\frac{0.43-2.83}{1.25}$	3.74	$\frac{3.3}{1.0}$
1995, VIII	$\frac{0.26-6.92}{1.96}$	1.67	$\frac{0.03-1.66}{0.62}$	2.35	$\frac{3.2}{0.7}$
1997, VIII*	$\frac{0.68-6.37}{2.88}$	1.76	—	—	—
Угличское водохранилище					
1979, VII	$\frac{0.86-4.32}{2.69}$	3.39	$\frac{0.28-1.40}{0.79}$	4.21	$\frac{3.4}{0.8}$
1985, V*	$\frac{1.18-2.78}{2.05}$	2.47	$\frac{0.14-0.32}{0.24}$	1.18	$\frac{8.5}{2.1}$
VII*	$\frac{0.54-1.13}{0.77}$	0.88	$\frac{0.18-0.37}{0.25}$	1.25	$\frac{3.1}{0.7}$
VIII*	$\frac{1.08-6.35}{2.75}$	2.80	$\frac{0.19-1.10}{0.48}$	2.39	$\frac{5.7}{1.2}$
1989, VIII*	$\frac{0.91-2.72}{1.41}$	1.60	$\frac{0.16-0.47}{0.24}$	1.22	$\frac{5.9}{1.4}$
1991, VIII	$\frac{0.95-6.38}{3.44}$	3.17	$\frac{0.19-1.19}{0.60}$	3.00	$\frac{5.7}{1.0}$
Рыбинское водохранилище					
1989, VII	$\frac{1.42-6.95}{2.93}$	3.13	$\frac{0.28-2.27}{0.86}$	4.76	$\frac{3.4}{0.7}$
1992, V	$\frac{0.98-3.07}{1.90}$	2.77	$\frac{0.17-0.81}{0.44}$	2.64	$\frac{4.3}{1.0}$
1992, VIII	$\frac{0.25-2.08}{1.22}$	1.58	$\frac{0.10-0.79}{0.29}$	1.75	$\frac{4.2}{0.9}$
1993, VI	$\frac{0.61-2.88}{1.65}$	2.70	$\frac{0.18-0.83}{0.48}$	2.86	$\frac{3.4}{0.9}$
1993, VIII	$\frac{1.84-4.65}{3.32}$	4.64	$\frac{0.25-0.62}{0.44}$	2.66	$\frac{7.5}{1.7}$
1994, VI	$\frac{0.76-2.61}{1.41}$	1.96	$\frac{0.22-0.75}{0.42}$	2.54	$\frac{3.4}{0.8}$
1995, VII	$\frac{1.08-4.77}{2.84}$	2.86	$\frac{0.19-1.08}{0.62}$	3.73	$\frac{4.6}{0.8}$
Горьковское водохранилище					
1989, VIII	$\frac{2.02-6.98}{4.03}$	4.02	$\frac{0.72-2.49}{1.43}$	7.88	$\frac{2.8}{0.5}$
1990, VI	$\frac{0.71-3.17}{1.33}$	1.41	$\frac{0.17-0.76}{0.32}$	1.76	$\frac{4.2}{0.8}$
VIII	$\frac{0.66-4.04}{2.21}$	2.27	$\frac{0.20-1.02}{0.64}$	3.52	$\frac{3.4}{0.6}$
1991, VI	$\frac{0.72-6.40}{2.04}$	1.30	$\frac{0.07-1.92}{0.59}$	1.66	$\frac{3.4}{0.8}$
VIII	$\frac{1.19-3.45}{2.23}$	2.26	$\frac{0.41-1.36}{0.68}$	3.71	$\frac{3.3}{0.6}$
1992, V	$\frac{0.70-2.42}{1.34}$	1.20	$\frac{0.06-0.59}{0.19}$	1.04	$\frac{7.0}{1.2}$
VIII	$\frac{1.10-8.15}{3.50}$	3.04	$\frac{0.32-2.85}{1.08}$	5.92	$\frac{3.2}{0.5}$

Примечание. Данные 1979 г. получены совместно с И.Л. Пыриной; * – расчетные величины; прочерк – отсутствие данных.

Первичная продукция в единице объема воды в 2–8 раз превосходит деструкцию, однако в пересчете на водную толщу получаются соизмеримые значения, отношение которых ($\Sigma A/\Sigma R_0$) колеблется в пределах 0.5–2.1

(см. табл. 4.17). Первичная продукция в толще воды ограничена небольшой глубиной фотосинтезирующего слоя и относительно невелика. Отношение $\Sigma A/\Sigma R_0$ отражает направленность баланса органического вещества в водной толще и указывает на гетеротрофный ($\Sigma A/\Sigma R_0 < 1$) или автотрофный ($\Sigma A/\Sigma R_0 > 1$) характер функционирования экосистемы. В первом случае, который наиболее типичен для водохранилищ, в водоеме преобладают окислительные процессы, идущие за счет как автохтонного, так и аллохтонного ОВ, второй может отмечаться в ходе сезонной сукцессии (чаще в летний период) и связан с накоплением продуцированного в системе ОВ (Одум, 1986). Величины $\Sigma A/\Sigma R_0$ свидетельствуют об относительной сбалансированности продукционных и деструкционных процессов в толще воды Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ и преобладании окислительных процессов в Горьковском, отрицательная направленность баланса органического вещества в котором отмечалась и ранее (Кудрявцев, 1974а; Романенко, 1967б; Тарасова, 1973, 1977; Шмелев, Субботина, 1983).

При оценке потоков энергии в экосистеме важно получить представления об энергетических затратах ее отдельных компонентов. Расчеты показывают, что дыхательные потери фитопланктона – основного продуцента органического вещества – в среднем составляют 36.2%–53.6% от суммарной деструкции в воде Ивановского и Угличского водохранилищ соответственно (табл. 4.18). При этом на собственный обмен водорослей расходуется от 38.6 (Ивановское) до 57% (Горьковское) валовой первичной продукции. В виде доступной следующим трофическим уровням чистой продукции в водоем поступает от 66.1% валовой продукции в Ивановском до 79.9% в Угличском водохранилище.

Основным энергетическим источником для водной экосистемы служит энергия Солнца. Энергетическая эффективность первичного продуцирования в четырех исследованных водохранилищах высока, она оценивается сходными величинами и в среднем составляет 0.20–0.24% от интегральной по спектру солнечной радиации, поступающей на поверхность водоема. Большая часть этой энергии (от 0.13 до 0.18%) остается в экосистеме в виде чистой продукции (табл. 4.19).

Таким образом, показатели как первичной продукции, так и деструкции в водохранилищах Верхней Волги представлены близкими величинами. Несмотря на различия в обилии фитопланктона (содержании хлорофилла) одинаково высокая интенсивность фотосинтеза, характерная для эвтрофных вод, во всех водохранилищах обусловлена высокой обеспеченностью водорослей биогенным питанием. Интегральная первичная продукция, зависящая в основном от световых условий, ограничена небольшой глубиной фотосинтезирующего слоя, ее величины типичны для вод со средней продуктивностью.

Таблица 4.18

Составляющие баланса органического вещества в воде водохранилищ

Показатели	Водохранилище			
	Ивановское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
ΣA , г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$	<u>0.29–7.50</u> 2.37±0.21	<u>0.85–6.67</u> 2.44±0.25	<u>0.28–6.98</u> 2.81±0.09	<u>0.66–8.08</u> 2.16±0.15
$\Sigma A_{\text{ч}}$, г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$	<u>0.23–4.68</u> 1.57±0.15	<u>0.57–5.51</u> 1.96±0.20	<u>0.21–6.05</u> 2.06±0.08	<u>0.27–5.49</u> 1.54±0.10
То же, % от ΣA	<u>27.2–91.8</u> 66.1±21.1	<u>66.3–99.1</u> 79.9±1.5	<u>10.0–93.0</u> 70.9–1.2	<u>24.5–97.4</u> 73.1±1.4
ΣR_0 , г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$	<u>0.15–11.5</u> 3.15±0.40	<u>0.70–7.0</u> 2.22±0.28	<u>0.51–12.7</u> 3.21±0.16	<u>0.33–15.7</u> 3.54±0.34
$\Sigma R_{\text{ф}}$, г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$	<u>0.15–4.12</u> 1.0±0.12	<u>0.05–3.20</u> 1.10±0.13	<u>0.08–3.89</u> 1.22±0.06	<u>0.07–4.51</u> 1.07±0.09
То же, % от ΣA	<u>13.8–81.5</u> 38.6±1.8	<u>5.2–64.7</u> 44.1±2.0	<u>9.8–93.2</u> 42.3±1.2	<u>1.3–93.5</u> 57.0±1.3
То же, % от ΣR_0	<u>14.1–87.6</u> 36.2±2.7	<u>4.8–90.0</u> 53.6±3.7	<u>2.1–142</u> 40.5±1.5	<u>13.2–90.9</u> 43.8±2.0

Примечание. ΣA – валовая, $\Sigma A_{\text{ч}}$ – чистая первичная продукция, ΣR_0 – суммарная деструкция, $\Sigma R_{\text{ф}}$ – дыхание фитопланктона.

Таблица 4.19

Эффективность использования энергии солнечной радиации (% от I_0) планктоном водохранилищ на создание валовой (U_1) и чистой (U_2) первичной продукции

Показатели	Водохранилище			
	Ивановское	Угличское	Рыбинское	Горьковское
U_1	<u>0.02–0.59</u> 0.20±0.02	<u>0.07–0.51</u> 0.20±0.02	<u>0.05–0.70</u> 0.24±0.01	<u>0.04–0.94</u> 0.21±0.02
U_2	<u>0.02–0.36</u> 0.13±0.01	<u>0.05–0.45</u> 0.16±0.02	<u>0.01–0.60</u> 0.18±0.01	<u>0.02–0.48</u> 0.14±0.01

1.1.5. Азотфиксирующие организмы и поступление азота в Рыбинское водохранилище

Существенным источником поступления азота в экосистемы служит процесс восстановления атмосферного (молекулярного) азота синезелеными водорослями и бактериями. В зависимости от степени развития этих организмов вклад азотфиксации в пул азота в озерах и водохранилищах умеренной зоны может достигать 80% от содержания общего азота в воде. Это дает основание рассматривать биологическую азотфиксацию как существенную компоненту естественного азотного эвтрофирования водоемов. Можно выделить три основных биотопы, где локализуются азотфиксирующие организмы:

1. Толща воды, в пределах которой в соответствии со световыми и окислительно-восстановительными условиями, а также в зависимости от интенсивности перемешивания и наличия органических и неорганических субстратов (метана, сероводорода, водорода, железа) формируется несколько экологических ниш с разным набором микроорганизмов – синезеленых водорослей и бактерий. Основные виды водорослей, определяющих азотфиксацию, относятся к родам *Anabaena* и *Aphanizomenon*. Планктонные водоросли из рода *Gloeotrichia* встречаются реже. В микроаэрофильных условиях определенную роль в восстановлении азота, возможно, играют и безгетероцистные виды водорослей, например *Gloeocapsa sp.* и *Aphanothece stagnina*, у которых нами впервые обнаружена азотфиксация в аэробных условиях.

2. Донные отложения, которые служат местом поселения азотфиксирующих бактерий из родов *Clostridium*, *Azotobacter*, *Methilomonas*, *Pseudomonas* и *Desulfovibrio*, окисляющих органическое вещество, метан, водород и сероводород.

3. Литоральная зона водоемов, где комплекс обрастания, состоящий из различных синезеленых водорослей (гетероцистных и без гетероцист) и азотфиксирующих бактерий из родов *Azotobacter*, *Clostridium*, *Rhodopseudomonas*, *Rhodospirillum*, формируется на дне, а также на органических и неорганических субстратах (камни, железобетонные сооружения, коряги, высшие водные растения).

В полимиктических мезотрофных водоемах, таких как Рыбинское водохранилище, вследствие небольшой глубины и интенсивного ветрового перемешивания, в летнее время редко наблюдаются вертикальные градиенты кислорода и температуры. Видовое разнообразие синезеленых азотфиксирующих водорослей в толще воды невелико – около 10 видов, которые относятся в основном к родам *Anabaena* (6 видов), *Aphanizomenon* (2 вида) и *Gloeotrichia* (2 вида). В мелководной зоне водохранилища водоросли распространены до дна, а в более глубоких его частях концентрируются в фотическом слое (3–4 м), где и наблюдается максимум азотфиксации. Численность азотфиксирующих бактерий родов *Clostridium* и *Azotobacter* в толще воды незначительна. Они в основном концентрируются в донных отложениях, где образуют вторую экологическую нишу азотфиксаторов в микроаэрофильных условиях.

Изучение азотфиксации в Рыбинском водохранилище было начато А.И. Сараловым в 1973–1974 гг. (Саралов, 1978) и продолжено нами в 80-х и 90-х годах. Основной упор был сделан на изучение азотфиксации эпифитным комплексом макрофитов. Азотфиксацию определяли ацетиленовым методом *in situ* без нарушений целостности организмов (Костяев, 1986).

Азотфиксация в Рыбинском водохранилище, как и в других водоемах умеренной зоны, носит сезонный характер и начинается, как правило, с середины июня, когда в фитопланктоне появляются синезеленые водоросли *Anabaena scheremetievi*, *A. spiroides*, *A. flos-aquae*. В разгар лета в фитопланктоне доминирует *Aphanizomenon flos-aquae* и азотфиксация достигает максимума. С понижением температуры воды до 7–8°C процесс восстановления молекулярного азота прекращается. Гетеротрофная (бактериальная) азотфиксация в толще воды практически отсутствует. В целом, азотфиксирующая ниша в толще воды функционирует около 4 месяцев.

Для анализа вклада азотфиксации в бюджет азота в водоемах хорошим показателем служит отношение интенсивности азотфиксации к содержанию в воде общего азота ($N_2/N_{\text{общ}}$). Эффективность азотфиксации в Рыбинском водохранилище была невысокой в июле (0.3%) и повышалась в сентябре в среднем до 3% за сутки. Максимальные значения $N_2/N_{\text{общ}}$ не превышали 8% за сутки и отмечались в единичных случаях. Исследования, проведенные в июле–октябре 1973 г., показали, что среднесуточная эффективность азотфиксации фитопланктоном за этот период в среднем составляла не менее 1% от содержания общего азота в воде.

Обращает на себя внимание тенденция к увеличению в последние годы соотношения $N_2/N_{\text{общ}}$, что, несомненно, связано с повышением обилия и продуктивности азотфиксирующих синезеленых водорослей в водохранилище. Это, в свою очередь, может свидетельствовать об усилении эвтрофирования водоема. Общая азотфиксация за сезон в Рыбинском водохранилище составила около 1 г N_2/m^2 водной поверхности.

Азотфиксирующие бактерии и синезеленые водоросли распространены не только в толще воды, илах, но и в обрастаниях водных макрофитов, занимающих обширные площади мелководий. Чтобы иметь представление о размерах азотфиксации в водоемах, необходимо знать вклад азотфиксирующего эпифитного комплекса водных макрофитов. С этой целью были исследованы обрастания камыша, урути, тростника, горца земноводного, ряски и 3 видов рдестов.

Видовое разнообразие гетероцистных азотфиксирующих водорослей в эпифитоне макрофитов было гораздо выше по сравнению с толщей воды. Всего в обрастаниях зарегистрировано 19 гетероцистных видов из восьми родов, которые практически отсутствовали в планктоне: *Anabaena* (5 видов), *Calothrix* (2), *Cylindrospermum* (1), *Gloeotrichia* (2), *Nodularia* (1), *Nostoc* (5), *Rivularia* (2) и *Stigonema* (1 вид).

На макрофитах с сильно рассеченной листовой поверхностью, в частности на урути колосистой (рис. 4.4), наибольшего развития достигает *Gloeotrichia natans*.

Азотфиксация на молодых растениях начинается примерно в конце мая за счет колонизации их синезелеными водорослями и, достигая максимума к августу, продолжается до ледостава даже при низкой температуре воды 1–2°C. Вероятно, процесс идет и подо льдом до тех пор, пока снежный покров не достигнет толщины, препятствующей проникновению света.

Таким образом, в полимиктических водоемах основная роль в фиксации атмосферного азота принадлежит синезеленым гетероцистным водорослям, причем этот процесс протекает в аэробных условиях. Макрофитная азотфиксирующая ниша функционирует около 6.5 месяцев. Суммарная азотфиксация эпифитным комплексом на макрофитах составляет за сезон около 1.0–1.2 г N₂/м². Следует заметить, что величины азотфиксации в Рыбинском водохранилище могут быть выше указанных, так как не исследованы ее интенсивность в зимний период (подо льдом), а также в илах под макрофитами и в прибрежье – зоне, периодически омываемой водой.



Рис. 4.4. *Gloeotrichia natans* на урути колосистой

1.1.6. Элементы питания как фактор формирования структуры фитопланктона Рыбинского водохранилища

Многие вопросы биологии, экологии и экологической физиологии фитопланктона требуют изучения скорости роста водорослей и определяющих ее факторов, одним из которых является обогащение воды биогенными элементами, поступающими с бытовыми, промышленными и сельскохозяйственными стоками, а также из рекреационных зон. Обогащение воды элементами питания служит потенциальным фактором формирования структуры фитопланктона в водоеме. В 1988 г. было исследовано влияние небольших добавок биогенных веществ и микроэлементов (N, P, Si, Fe, Mn, Cu), а также сточных вод Череповецкого металлургического комбината из места их глубинного выпуска на скорость роста фитопланктона Рыбинского водохранилища (Елизарова, 1990б; 2000 а, б; Елизарова, Королева, 1990).

Реакцию естественного фитопланктона на внесение добавок биогенных элементов выявляли *in situ* методом биологических испытаний по схеме полного факторного эксперимента (Максимов, Федоров, 1969). Природной водой, освобожденной от крупного зоопланктона, заполняли 1.5-литровые прозрачные плексигласовые емкости. Сосуды экспонировали в течение 3–4 сут на глубине 0.25 м в прибрежье, где за счет ветровой активности обеспечиваются необходимые условия перемешивания.

Сточную воду освобождали от фитопланктона последовательной фильтрацией через мембранные фильтры № 6 и № 5 Мытищинской фабрики и добавляли к освобожденной от зоопланктона воде из Волжского плеса, не подвергающейся воздействию череповецких стоков, в отношении 1:1000 и 1:100 в мае, 1:100 и 1:10 – в июле и сентябре. Волжская вода без добавок служила контролем. Использовали также тест-культуры, адаптированные к росту на природной воде: весной и осенью – *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge, летом – *Anabaena spiroides* Kleb. Их вносили в стерилизованную в аппарате Коха природную воду из Волжского плеса (контроль), в сточ-

ную воду и в нее же, но разбавленную природной водой в отношении 1:100 в мае и 1:10 – в июле и сентябре. Опытный материал экспонировали в плексигласовых емкостях в течение 3 сут на глубине 0.25 м в прибрежье.

Фосфорная добавка (50 мкг/л в форме K_2HPO_4), близкая к средней концентрации минерального фосфора в водохранилище, изменяет интенсивность роста водорослей на протяжении всего вегетационного сезона (Елизарова, Королева, 1990). До середины лета происходит стимуляция роста фитопланктона, причем не только в июне, когда налицо сильное фосфорное голодание, но также в мае и июле, когда этого элемента в водоеме достаточно. Дополнительный фосфор активизирует рост диатомовых, синезеленых и, особенно, зеленых водорослей. Последние, по мнению некоторых исследователей (Rodhe, 1948), характеризуются повышенной потребностью в этом элементе. Весной в равной степени ускоряется рост процветающей в водохранилище водоросли *Stephanodiscus hantzschii* и пока еще малочисленной, но прогрессирующей в других водоемах *Nitzschia acicularis*. Во второй половине лета дополнительная доза фосфора, наоборот, ингибирует рост как всего альгоценоза, так и его основных групп – диатомовых и синезеленых, в том числе, возбудителя «цветения» воды – *Aphanizomenon flos-aquae*. Осенью фитопланктон в целом и определяющие его облик диатомовые индифферентны к внесению фосфора, а зеленые реагируют сильно и положительно. Следует отметить, что в водоеме в этот период, когда температура не превышает 5°C, зеленые не растут (Елизарова, 1990), что и наблюдалось в контроле.

Внесение нитратного азота (в форме KNO_3) в концентрации 0.5 мг/л, близкой к средней для водохранилища, влияет на скорость роста водорослей только летом, причем главным образом отрицательно. Рост всего фитопланктонного сообщества, а также диатомовых и синезеленых, в том числе *Aphanizomenon flos-aquae*, замедляется (Елизарова, Королева, 1990). Рост зеленых водорослей, для которых характерна повышенная потребность в данном элементе, ускоряется, при этом их видовое разнообразие увеличивается. Особого внимания заслуживает увеличение содержания хлорофилла на фоне снижения скорости роста альгоценоза.

Введение кремния в количестве 0.6 мг/л SiO_2 (оптимальная доза для основных его потребителей – диатомей) активизирует рост диатомовых и увеличивает видовую насыщенность золотистых летом (Елизарова, 2000 б). Это связано с исчерпанием во время весеннего «цветения» запаса растворенного Si, необходимого и тем и другим водорослям в качестве строительного материала. Под влиянием добавки кремния отмечается сильная вспышка роста зеленых водорослей весной и увеличение их видового разнообразия летом. В этом, возможно, проявляется острая весенняя потребность этой группы в фосфоре, который кремнием удерживается в растворе.

Вода Рыбинского водохранилища бедна железом. Однако его добавка (0.5 мг/л в форме лимоннокислого Fe), не выходящая за уровни, свойственные незагрязненным водоемам, действует на фитопланктон негативно: рост тормозится, физиологическое состояние, судя по снижению клеточного содержания хлорофилла, ухудшается (Елизарова, 2000 б).

Концентрации марганца в воде водохранилища невысоки, они относятся к разряду благоприятствующих развитию фитопланктона, в результате чего стимулирующее влияние добавок этого элемента (200 мкг/л в форме MnSO_4) проявляется лишь в редких случаях. В частности, у синезеленых водорослей, которые в наименьшей степени нуждаются в марганце, активизация роста отмечается только после летнего «цветения» воды (Елизарова, 2000 б), тогда как во время самого «цветения» дополнительная доза марганца губительна для *Aphanizomenon flos-aquae*.

Внесение меди (10 мкг/л в форме CuSO_4) на протяжении всего вегетационного сезона оказывает тормозящее (Елизарова, 2000 б), а летом и осенью – губительное воздействие на рост фитопланктона. Отсутствие альгицидного эффекта весной, несмотря на самую высокую фоновую концентрацию элемента, связано с доминированием диатомовых. Эти водоросли при добавке меди росли и в другие сезоны, хотя гораздо медленнее, чем в контроле. Синезеленые в этом случае всегда отмирают, а зеленые весной и летом дают вспышку роста.

На внесение сточной воды (разбавление 1:100) майский фитопланктон, почти целиком состоящий из диатомовых, реагировал повышением общей численности и численности доминирующей группы водорослей в 1.5 раза, а также увеличением концентрации хлорофилла *a* в 1.2 раза. В это время сточная вода, как разбавленная, так и неразбавленная, стимулировала рост тест-культуры – диатомей *Skeletonema subsalsum*, увеличивая ее численность в 1.6 раза против 1.2 в контроле. По-видимому, стимулирующий эффект обусловлен высоким содержанием в сточной воде фосфора (более 100 мкг/л), который весной лимитирует развитие планктонных водорослей в Волжском плесе (Елизарова, Королева, 1990).

В июле фитопланктон откликался на добавку сточной воды, особенно в более высокой дозе, увеличением общей численности и численности синезеленых в 2.4 раза, а концентрации хлорофилла – в 1.2 раза. Реакция тест-культуры *Anabaena spiroides* (рост численности в 5.4 раза в неразбавленной сточной воде против 2.6 раза в разбавленной и в 1.6 раза в контроле) подтверждает положительное воздействие испытуемой воды на рост синезеленых в это время.

В сентябре внесение сточной воды вызвало рост общей численности водорослей и численности основных групп (диатомовых и синезеленых) в 1.4 раза против 1.2 в контроле. Однако при этом ухудшилось физиологическое состояние фитопланктона, о чем свидетельствовало 3-кратное возрастание доли продуктов распада хлорофилла – феофигментов. Неразбавленная сточная вода как среда для тест-культуры *Skeletonema subsalsum* оказалась менее благоприятной. Если через 3 сут численность этой водоросли в контроле увеличилась в 2.2 раза, с добавкой сточной воды – в 1.3 раза, то в сточной воде она не изменилась.

Таким образом, проведенные исследования позволили выявить особенности реакции фитопланктона различного состава на внесение дополнительной дозы питательных веществ и микроэлементов в ходе сезонного развития сообщества и его основных групп. Сточные воды г. Череповца, даже сильно разбавленные, стимули-

руют рост водорослей, и в первую очередь доминирующих видов, на всех этапах сезонного цикла, что потенциально опасно в экологическом плане, так как грозит повышением трофии водохранилища со всеми вытекающими негативными последствиями.

1.2. Бактериопланктон

Общая микробиологическая характеристика водохранилищ р. Волга. До 90-х годов прошлого столетия определения общей численности планктонной микрофлоры в водохранилищах Волги проводились методом А.С. Разумова (1932) с использованием окраски бактерий на мембранных фильтрах эритрозином. Благодаря многочисленным исследованиям, было получено большое количество данных о пространственном и временном распределении бактериопланктона в волжских водохранилищах (Волга и ее жизнь, 1978; Ивановское водохранилище..., 1978; Романенко, 1985; Рыбинское водохранилище..., 1972).

Однако в последние два десятилетия в практику микробиологических работ широко вошли методы эпифлуоресцентной микроскопии, и данные, полученные ранее эритрозиновым методом, не принимаются рядом исследователей во внимание из-за невозможности достаточно четких сравнительных оценок (Van Es, Meyer-Reil, 1982).

Несомненно, что методы учета микроорганизмов с использованием флуорохромов и люминесцентной микроскопии имеют существенные преимущества перед ранее применявшимся методом окраски бактерий эритрозином, в особенности при изучении микробного компонента сообществ, богатых фототрофным пикопланктоном и детритом. Тем не менее, накопленный за несколько десятилетий методом Разумова обширный материал, особенно для вод с низкой концентрацией детрита, нельзя полностью игнорировать, так как расхождения в полученных для водохранилищ Волги (табл. 4.20) величинах численности микроорганизмов (50–100%) чаще всего близки к субъективной ошибке метода прямого учета бактериальных клеток.

Таблица 4.20

Численность (N, млн. кл./мл), средний объем клетки (V, мкм³) и биомасса (B, мг/м³) в воде волжских водохранилищ

Район наблюдений	V–X 1970 **	V–IX 1972 **	VIII 1991 ***			
	N ₁	N ₁	N ₁	N ₂	V	B
Выше г. Тверь	–	1.3	2.67	3.37	0.114	384.2
Иваньковское	3.1	2.6	4.13±0.47 *	5.04±0.45	0.098	493.0±34.3
Угличское	2.2	1.9	3.51±0.57	4.40±0.11	0.114	501.5±28.2
Рыбинское	2.1	1.5	3.51±0.68	4.30±0.08	0.105	451.8±36.2
Горьковское	2.5	1.8	3.44±0.39	4.59±0.14	0.107	490.4±36.4
Чебоксарское	2.9	2.7	3.89±0.71	4.22±0.25	0.095	399.7±13.1
Куйбышевское	2.6	2.3	3.99±0.33	4.04±0.11	0.083	336.4±16.5
Саратовское	2.0	1.9	3.25±0.32	4.36±0.23	0.078	341.6±24.9
Волгоградское	2.5	2.0	3.01±0.36	4.32±0.22	0.076	329.9±29.1
Волгоград–Астрахань	3.6	2.1	2.89±0.24	4.35±0.27	0.078	338.6±33.4
Среднее за рейс	2.6	2.0	3.43	4.29	0.095	406.4

Примечание. N₁ – метод Разумова; N₂ – эпифлуоресцентный метод; * – среднее для столба воды; ** – по: В.И. Романенко, 1985; *** – собственные данные (август 1991 г.); (±) – ошибка средней.

Сравнение результатов определения численности бактерий методом Разумова в 90-е годы прошлого столетия с таковыми, полученными в 70-е годы (Кудрявцев, 1973; Волга и ее жизнь, 1978), свидетельствует о том, что численность бактериопланктона во всех водохранилищах Волги в течение этого периода увеличилась в 1.3–2.0 раза. Однако, как и в предыдущие годы, наименьшее количество бактерий было обнаружено на участке Волги выше г. Твери, а наибольшее – в Иваньковском водохранилище. Средние величины численности бактерий в других волжских водохранилищах в период исследования отличались незначительно. Вместе с тем, в верхневолжских водохранилищах были зарегистрированы более высокие значения как среднего объема бактериальных клеток, так и биомассы бактериопланктона (см. табл. 4.20).

В результате количественной оценки микроорганизмов, входящих в состав различных структурно-морфологических групп микробного сообщества, было установлено, что основной компонент бактериопланктона волжских водохранилищ – одиночные клетки (табл. 4.21). Наиболее высокое содержание бактерий, ассоциированных с детритными частицами, было обнаружено в Горьковском водохранилище на участке Рыбинск–Красный Профинтерн, а также в Костромском расширении (12.77–15.38% от суммарной биомассы бактериопланктона). В Горьковском водохранилище на участке от г. Костромы до верхнего бьефа Горьковской ГЭС заметным компонентом бактериопланктона были микроорганизмы, находящиеся в составе микроколоний (2.99–3.89%). Существенное влияние на формирование биомассы планктонного микробного сообщества в Иваньковском водохранилище оказывали нитевидные формы (4.46%).

Таблица 4.21

Доля (%) различных групп бактериопланктона в суммарной численности (над чертой) и биомассе (под чертой) в водохранилищах Волги (глубоководные станции, август 1991 г.)

Район	Одиночные		На детрите	В микро- колониях	Нити
	< 2 мкм	> 2 мкм			
Выше г. Тверь	97.00	0.23	1.76	0.92	0.09
	90.98	2.88	2.11	2.60	1.43
Иваньковское	90.89±0.73	0.04±0.01	8.14±0.91	0.75±0.22	0.17±0.03
	85.80 ±1.14	0.56±0.09	7.84±0.97	1.34±0.77	4.46±1.01
Угличское	90.47 ±1.11	0.07±0.02	8.72±1.06	0.91±0.03	0.11±0.02
	85.07±1.97	0.71±0.20	9.99±1.90	1.73±0.06	1.77±0.35
Рыбинское	95.70 ±0.82	0.03±0.01	2.82±0.65	1.42±0.19	0.03±0.01
	89.87±2.48	4.35±1.40	3.80±1.10	1.25±0.25	0.73±0.40
Горьковское:					
Рыбинск–Кр. Профинтерн	91.03 ±1.98	0.08±0.01	7.81±1.55	0.91±0.49	0.17±0.05
	81.96 ±4.86	1.18±0.41	12.77 ±3.47	1.43±0.72	2.66±1.18
Костромское расширение	81.18	0.28	16.72	1.82	0.08
	55.02	26.50	15.38	0.40	2.50
Кострома – верхний бьеф Горьковской ГЭС	90.3 ±2.24	0.10±0.02	7.34 ±0.93	2.13±1.72	0.13±0.01
	83.44±2.32	1.66±0.42	8.39 ±0.61	3.89±2.85	2.62±0.91
Чебоксарское	91.59±1.46	0.02±0.01	7.59 ±1.30	0.58±0.22	0.22±0.05
	84.16±2.87	1.41±0.15	7.68±1.33	1.45±0.55	6.30±1.95
Куйбышевское	91.69±1.13	0.03±0.01	7.63±1.04	0.54±0.17	0.11±0.01
	88.69±3.74	0.55±0.12	7.49±1.08	0.82±0.33	2.45±0.33
Саратовское	93.57±.64	0.04±0.01	5.68±0.57	0.65±0.20	0.06±0.01
	90.91±0.99	0.70±0.15	5.04±0.97	1.47±0.54	1.88±0.42
Волгоградское	91.62±0.97	0.07 ±0.01	7.10±0.49	1.13±0.51	0.08±0.02
	88.32±2.45	1.21±0.20	6.48±0.87	2.99±1.63	1.00±0.24
Волгоград–Астрахань	89.83±0.93	0.15±0.09	9.53 ±0.90	0.37±0.12	0.12±0.01
	84.24±2.27	2.65±1.08	10.33 ±1.53	0.77±0.28	2.01±0.34

В составе планктонной микрофлоры присутствуют как активно функционирующие или находящиеся в состоянии «покоя» микроорганизмы, так и «мертвые» бактерии. Активно дышащие клетки бактерий выявлялись прямым микроскопическим путем после инкубации образцов воды с искусственными акцепторами электронов – солями тетразолия (Dutton et al., 1986). Мертвые клетки и клетки с сильно поврежденными клеточными мембранами определялись методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома примулина (Романенко, Кузнецов, 1974). Доля активно дышащих бактерий в суммарной численности бактериопланктона волжских водохранилищ изменялась от 23.3% в Чебоксарском до 39.3% в Куйбышевском (табл. 4.22). В среднем для верхневолжских водохранилищ она составила 27.2%. Следует отметить, что наиболее высокие значения (51.2–59.6%) были зарегистрированы в устьях рек Оки и Камы. Содержание отмерших клеток бактерий в составе бактериопланктона варьировало от 6.2% в Рыбинском водохранилище до 11.8% на участке Волгоград–Астрахань (см. табл. 4.22).

Таблица 4.22

Величины численности активно дышащих (Ч_a , млн. кл./мл) и мертвых (Ч_m , млн. кл./мл) бактерий в воде водохранилищ Волги в августе 1991 г.

Водохранилище	Ч_a	$\text{Ч}_a/\text{Ч}_o$, %	Ч_m	$\text{Ч}_m/\text{Ч}_o$, %
Иваньковское	1.09±0.16	29.3±3.4	0.34±0.06	9.1±1.7
Угличское	1.14±0.19	26.0±4.9	0.32±0.06	8.0±1.6
Рыбинское	1.18±0.33	28.1±7.6	0.26±0.07	6.2±1.6
Горьковское	1.07±0.12	25.6±7.7	0.37±0.08	8.8±2.0
Чебоксарское	0.88±0.20	23.3±4.2	0.42±0.07	11.2±1.8
Куйбышевское	1.36±0.16	39.3±4.9	0.36±0.07	10.4±2.1
Саратовское	0.95±0.78	25.7±1.8	0.41±0.08	11.1±2.1
Волгоградское	1.16±0.15	31.1±3.6	0.37±0.04	9.9±1.3
Волгоград–Астрахань	1.90±0.93	27.6±4.5	0.81±0.11	11.8±1.6
Среднее	1.19±0.28	28.4±1.5	0.41±0.05	9.6±0.6

Примечание. Ч_o – общее количество бактерий.

Общая численность и биомасса. Для оценки структурной и функциональной роли бактериопланктона в водных экосистемах определяющее значение имеют сведения об общей численности и биомассе микроорганизмов, которые также широко используются для оценки степени трофии водоемов (Романенко, 1985).

Иваньковское водохранилище. В 1991–2000 гг. общая численность бактериопланктона в Иваньковском водохранилище испытывала незначительные межгодовые колебания. Средние для столба воды значения плотности микроорганизмов в этот период изменялись в августе от 5.04 до 6.54 млн. кл./мл (см. табл. 4.20, 4.23). Общая численность бактериопланктона водохранилища в 1970–1980 гг. (метод Разумова) составляла в среднем 2.2–3.7 млн. кл./мл (Кудрявцев, 1973). Таким образом, количество бактерий в толще воды явно возросло. В отличие от флуктуаций общего количества бактерий, межгодовые колебания размеров их клеток были более значительными. В Волжском и Шошинском плесах водохранилища минимальные и максимальные значения среднего объема бактериальной клетки отличались в 2 раза, в Иваньковском – в 1.4 раза. В целом, в Иваньковском водохранилище прослеживается тенденция к увеличению биомассы от 391–439 мг/м³ (сырой вес) в 1991–1995 гг. до 517–678 мг/м³ в 1997–2000 гг. Наибольшие величины численности и биомассы планктонных бактерий регистрировались в Шошинском плесе (см. табл. 4.23).

Таблица 4.23

Общая численность (N, млн кл./мл), средний объем клетки (V, мкм³) и биомасса (B, мг/м³) планктонных бактерий в Иваньковском водохранилище

Год, месяц	Параметры	Р а й о н (п л е с) в о д о х р а н и л и щ а			В среднем для водохранилища
		Волжский	Шошинский	Иваньковский	
1991 август	N	<u>3.38–5.55 *</u> 4.64±0.65	7.06	<u>4.60–4.69</u> 4.64	5.04±0.45
	V	<u>0.094–0.114</u> 0.102	0.089	<u>0.089–0.106</u> 0.097	0.098
	B	<u>385–572</u> 475±54	628	<u>417–488</u> 452	439±34
1995 август	N	<u>4.49–7.37</u> 6.15±0.38	<u>7.26–13.18</u> 10.22	<u>3.18–9.20</u> 5.58±0.50	6.16±0.59
	V	<u>0.045–0.083</u> 0.062	<u>0.052–0.058</u> 0.055	<u>0.046–0.098</u> 0.067	0.063
	B	<u>260–474</u> 379±25	<u>421–685</u> 553	<u>242–543</u> 375±29	391±30
1997 август	N	<u>4.54–4.94</u> 4.74	<u>6.47–11.32</u> 8.89	<u>5.22–6.78</u> 6.00	6.54±1.02
	V	<u>0.099–0.174</u> 0.136	<u>0.094–0.107</u> 0.100	<u>0.060–0.102</u> 0.081	0.104
	B	<u>449–859</u> 654	<u>608–1211</u> 910	<u>407–532</u> 470	678±125
2000 август	N	<u>2.10–4.71</u> 3.46±0.48	10.15	<u>3.15–8.58</u> 4.78±0.98	6.13±2.05
	V	<u>0.093–0.111</u> 0.097	0.083	<u>0.069–0.092</u> 0.078	0.084
	B	<u>195–513</u> 336±52	842	<u>245–592</u> 373±64	517±163

Примечание. * – здесь и в следующих таблицах раздела над чертой – пределы, под чертой – средняя с ошибкой.

Угличское водохранилище. В период с 1991 по 1999 гг. суммарная численность бактериопланктона в июне находилась в пределах 2.78–4.41 млн. кл./мл, в августе – 3.53–4.40 млн. кл./мл и в сентябре – 3.40–8.77 млн. кл./мл (см. табл. 4.20, 4.24). Таким образом, общее количество планктонных микроорганизмов в воде водохранилища в разные годы наблюдений, но в одни и те же месяцы отличалось незначительно. Вместе с тем, наблюдались существенные межгодовые колебания размеров клеток бактериопланктона и так же, как и в Иваньковском водохранилище, прослеживалась тенденция к увеличению биомассы бактериопланктона. Если в августе 1991 г. суммарная биомасса планктонных микроорганизмов составила 384 мг/м³, то в 1995–1999 гг. она возросла до 531–865 мг/м³, а в сентябре увеличилась от 244 мг/м³ в 1994 г. до 423–693 мг/м³ в 1996–1997 гг.

Таблица 4.24

Характеристика бактериопланктона Угличского водохранилища

Год, месяц	N _o	V	B	N _s	N _s /N _o , %
1994, июнь	<u>3.59–5.39</u>	<u>0.069–0.098</u>	<u>352–382</u>	<u>0.20–0.54</u>	<u>0.004–0.003</u>
	4.41±0.52	0.083	366±9	0.38±0.09	0.009±0.003
1994, сентябрь	<u>3.05–3.75</u>	<u>0.069–0.074</u>	<u>210–277</u>	<u>0.09–0.69</u>	<u>0.003–0.018</u>
	3.40	0.071	244	0.39	0.010
1995, июнь	<u>2.01–3.79</u>	<u>0.080–0.100</u>	<u>161–379</u>	<u>0.98–1.01</u>	<u>0.027–0.049</u>
	2.78±0.53	0.095	264±63	0.99±0.10	0.038±0.009
1995, август	<u>3.01–6.41</u>	<u>0.066–0.208</u>	<u>306–1231</u>	<u>0.50–47.00</u>	<u>0.013–1.291</u>
	4.25±1.19	0.133	566±73	11.30±3.61	0.310±0.108
1996, сентябрь	<u>7.07–9.92</u>	<u>0.070–0.087</u>	<u>615–814</u>	<u>0.70–1.66</u>	<u>0.010–0.017</u>
	8.77±0.87	0.079	693±61	1.12±0.28	0.013±0.002
1997, август	<u>3.63–5.06</u>	<u>0.147–0.246</u>	<u>581–1225</u>	<u>4.20–26.30</u>	<u>0.105–0.725</u>
	4.21±0.26	0.205	865±105	16.18±3.83	0.427±0.124
1997, сентябрь	<u>3.01–5.78</u>	<u>0.074–0.077</u>	<u>307–531</u>	<u>6.77–9.04</u>	<u>0.225–0.284</u>
	3.99	0.117	423	7.90	0.256
1999, август	<u>3.16–3.90</u>	<u>0.137–0.167</u>	<u>528–534</u>	<u>7.92–8.00</u>	<u>0.200–0.250</u>
	3.53	0.151	531	7.96	0.225

Примечание. Здесь и в табл. 4.25–4.27, N_o – общая численность, млн. кл./мл; V – средний объем клетки, мкм³; B – биомасса, мг/м³; N_s – численность сапрофитных бактерий, тыс. КОЕ/мл.

Рыбинское водохранилище. Распределение численности и биомассы бактериопланктона по акватории Рыбинского водохранилища, а также их межгодовые колебания представлены в табл. 4.25. Данные по многолетней динамике численности бактериопланктона в Волжском плесе, рассчитанные в среднем для района, свидетельствуют о заметных колебаниях этого показателя в разные сроки – от 2.84 до 8.83 млн. кл./мл. Величина среднего объема бактериальных клеток также существенно варьировала по годам наблюдений. В 1994–1996 гг. зарегистрировано значительное уменьшение размеров бактериальных клеток. В этот же период наблюдалось резкое снижение содержания в воде сапрофитной микрофлоры, свидетельствующее об улучшении санитарного состояния данного участка водохранилища. В течение 1992–2000 гг. биомасса бактериопланктона в начале лета колебалась в пределах 126–595 мг/м³, а в августе–сентябре – 299–1642 мг/м³. Наибольшие значения были зарегистрированы в начале 90-х годов, что характеризовало исследованные воды как эвтрофные. В 1994–1996 гг. были обнаружены минимальные значения биомассы бактериопланктона – 126–271 мг/м³. В последующие годы наметилась тенденция к возрастанию биомассы планктонных микроорганизмов. Результаты исследований позволяют предположить, что многолетние колебания общей численности и биомассы планктонных микроорганизмов в значительной степени обусловлены объемом поступления в этот район Рыбинского водохранилища аллохтонного органического вещества с промышленно-бытовыми сточными водами.

Таблица 4.25

Характеристика бактериопланктона Рыбинского водохранилища

Год, месяц	N _o	V	B	N _s	N _s /N _o , %
Волжский плес					
1992, май-июнь	<u>3.01–4.44</u>	<u>0.146–0.173</u>	<u>440–720</u>	<u>10.70–71.70</u>	<u>0.436–1.938</u>
	3.72±0.22	0.160	595±39	32.88±9.03	0.809±0.238
1992, август	<u>3.73–5.84</u>	<u>0.185–0.424</u>	<u>691–2475</u>	<u>0.60–34.20</u>	<u>0.019–0.900</u>
	4.96±0.31	0.331	1642±264	7.50±5.37	0.191±0.142
1994, июнь	<u>2.23–3.55</u>	<u>0.072–0.089</u>	<u>167–245</u>	<u>0.15–1.66</u>	<u>0.007–0.054</u>
	2.88±0.27	0.075	216±14	0.67±0.26	0.023±0.008
1994, сентябрь	<u>2.50–4.05</u>	<u>0.073–0.107</u>	<u>217–389</u>	<u>0.08–1.91</u>	<u>0.003–0.076</u>
	3.08±0.27	0.088	271±26	0.66±0.28	0.025±0.012
1996, июнь	<u>2.25–5.86</u>	<u>0.025–0.047</u>	<u>82–170</u>	<u>0.40–4.20</u>	<u>0.007–0.080</u>
	4.12±0.46	0.030	126±11	1.40±0.44	0.036±0.009
1996, сентябрь	<u>4.35–10.96</u>	<u>0.057–0.085</u>	<u>241–932</u>	<u>0.18–1.30</u>	<u>0.004–0.030</u>
	8.83±1.28	0.071	628±115	0.66±0.21	0.010±0.005
1997, июнь	<u>3.61–12.06</u>	<u>0.038–0.129</u>	<u>407–820</u>	<u>1.12–30.01</u>	<u>0.045–0.472</u>
	5.44±1.03	0.092	503±47	9.15±3.12	0.183±0.051
1997, август	<u>2.71–6.76</u>	<u>0.111–0.152</u>	<u>413–856</u>	<u>1.40–90.00</u>	<u>0.039–1.017</u>
	4.60±0.83	0.128	588±96	21.72±17.14	0.315±0.158

Год, месяц	N ₀	V	B	N _s	N _s /N ₀ , %
1997, сентябрь	<u>1.62–3.63</u> 2.84±0.21	<u>0.087–0.120</u> 0.105	<u>195–403</u> 299±18	<u>0.54–23.75</u> 6.16±2.02	<u>0.025–0.679</u> 0.210±0.059
2000, июнь	<u>1.86–13.06</u> 5.75±3.66	<u>0.081–0.098</u> 0.094	<u>151–1280</u> 540±370	<u>1.23–11.60</u> 5.79±4.32	<u>0.009–0.498</u> 0.250±0.141
2000, август	<u>2.91–4.68</u> 3.55±0.40	<u>0.090–0.113</u> 0.103	<u>334–421</u> 365±20	<u>0.24–8.30</u> 2.17±0.63	<u>0.006–0.293</u> 0.042±0.016
Среднее	4.52±0.53	0.116	525±123	8.07±3.09	0.190±0.070
Главный плес					
1994, июнь	<u>1.33–4.54</u> 2.90±0.43	<u>0.047–0.108</u> 0.077	<u>63–324</u> 225±41	<u>0.04–3.42</u> 1.15±0.56	<u>0.001–0.258</u> 0.064±0.029
1994, сентябрь	<u>2.55–4.59</u> 3.37±0.53	<u>0.097–0.137</u> 0.109	<u>250–480</u> 366±50	<u>0.29–6.59</u> 1.89±0.15	<u>0.007–0.220</u> 0.062±0.052
1995, июнь	<u>2.00–4.60</u> 3.08±0.38	<u>0.080–0.120</u> 0.099	<u>180–387</u> 304±25	<u>0.47–5.88</u> 2.08±0.73	<u>0.023–0.167</u> 0.065±0.019
1997, август	<u>2.70–6.38</u> 4.20±0.31	<u>0.075–0.167</u> 0.100	<u>302–549</u> 420±22	<u>0.50–8.60</u> 2.81±0.74	<u>0.006–0.143</u> 0.061±0.014
2000, июнь	<u>2.02–10.04</u> 3.95±0.79	<u>0.060–0.128</u> 0.095	<u>174–1074</u> 376±96	<u>1.15–26.50</u> 9.10±2.60	<u>0.057–0.883</u> 0.268±0.089
2000, август	<u>2.10–7.79</u> 4.48±0.75	<u>0.075–0.105</u> 0.085	<u>198–584</u> 380±53	<u>0.50–4.43</u> 1.93±0.067	<u>0.024–0.175</u> 0.061±0.029
2000, сентябрь	<u>2.13–8.80</u> 4.34±0.94	<u>0.050–0.088</u> 0.064	<u>134–440</u> 277±46	<u>0.58–2.12</u> 1.21±0.28	<u>0.022–0.082</u> 0.045±0.009
Среднее	3.76±0.24	0.089	335±26	2.88±1.06	0.089±0.030
Шекснинский плес					
1993, май–июнь	<u>1.95–4.78</u> 2.82±0.28	<u>0.088–0.163</u> 0.125	<u>172–511</u> 353±37	<u>0.16–6.64</u> 1.56±0.77	<u>0.002–0.139</u> 0.043±0.018
1993, сентябрь	<u>1.17–4.54</u> 2.32±0.27	<u>0.104–0.225</u> 0.154	<u>137–708</u> 358±61	<u>0.12–18.60</u> 2.54±1.53	<u>0.006–0.410</u> 0.073±0.034
1994, июнь	3.01	0.091	274.3	0.60	0.020
1994, сентябрь	2.80	0.089	249.0	0.14	0.005
1997, июнь	<u>2.69–5.48</u> 4.06±0.47	<u>0.086–0.115</u> 0.102	<u>293–574</u> 413±47	<u>1.37–7.83</u> 3.77±1.04	<u>0.025–0.208</u> 0.097±0.032
1997, август	<u>4.96–12.30</u> 7.40±1.66	<u>0.075–0.126</u> 0.098	<u>472–923</u> 728±94	<u>1.70–3.50</u> 2.80±0.44	<u>0.024–0.103</u> 0.059±0.002
2000, июнь	3.44	0.085	294	2.00	0.056
2000, сентябрь	<u>4.32–5.38</u> 4.15±0.69	<u>0.061–0.082</u> 0.063	<u>106–388</u> 262±58	<u>0.63–0.80</u> 0.60±0.11	<u>0.013–0.015</u> 0.014±0.001
Среднее	3.75±0.57	0.098	366±55	1.75±0.45	0.046±0.011
Моложский плес					
1994, июнь	3.10	0.138	427	0.29	0.010
1995, июнь	4.50	0.200	900	8.46	0.188
1997, август	5.19	0.088	456	6.90	0.161
2000, июнь	4.02	0.088	356	3.56	0.089
2000, август	<u>2.65–9.87</u> 6.04±2.09	<u>0.089–0.112</u> 0.098	<u>275–878</u> 594±175	<u>0.81–3.81</u> 2.05±0.90	<u>0.009–0.067</u> 0.037±0.017
Среднее	4.57±0.50	0.120	547±96	4.25±1.51	0.097±0.034

Оценка уровня развития бактериопланктона в Моложском плесе проводилась на трех станциях – Первомай-ка, Противье и у г. Вьсьегонск. Величины общей численности и биомассы планктонной микрофлоры в летний период были достаточно высокими и находились в пределах 3.10–6.04 млн. кл./мл и 356–900 мг/м³ соответственно. Таким образом, в Моложском плесе содержание бактерий в толще воды оказалось близким к таковому в Волжском.

Средние величины общей численности и биомассы планктонной микрофлоры в Главном плесе варьировали в период с 1994 по 2000 гг. незначительно: 2.90–4.48 млн. кл./мл и 225–420 мг/м³ соответственно. По сравнению

с двумя предыдущими районами водохранилища, центральный участок водохранилища, в целом, отличался более низкими значениями концентрации микроорганизмов в толще воды, характерными для мезотрофных водоемов.

Руководствуясь полученными в последние годы данными о концентрации бактерий в толще воды на глубоководных станциях Шекснинского плеса, этот район Рыбинского водохранилища можно также отнести к водным объектам мезотрофного типа.

Горьковское водохранилище. Участок водохранилища в пределах Ярославской области характеризовался довольно высокой общей численностью бактериопланктона (табл. 4.26), соизмеримой с таковой в Угличском водохранилище и Волжском плесе Рыбинского.

Следует отметить, что характер многолетней динамики численности и биомассы планктонной микрофлоры в данном районе был весьма сходен с таковым в южной части Рыбинского водохранилища. В середине 90-х годов наблюдалось резкое уменьшение средних размеров бактерий и суммарной биомассы бактериопланктона. В 1999–2000 гг. наиболее высокие значения общего числа бактерий в воде были обнаружены в районе г. Рыбинска (устье р. Черемуха, выпуск городских очистных сооружений) – 4.96–5.45 млн. кл./мл (разряд качества воды – «умеренно-загрязненная»); в районе г. Тутаева (городской водозабор, нижняя граница города) – 8.43–11.15 млн. кл./мл (разряды качества воды – «сильно загрязненная» и «весьма грязная»); в районе г. Ярославль – 5.22–5.26 млн. кл./мл (разряд качества воды – «умеренно загрязненная»). Суммарная биомасса бактериопланктона на этих станциях достигала очень высоких значений – 585–740 мг/м³.

Таблица 4.26

Характеристика бактериопланктона на участке Рыбинск–Красный Профинтерн (Горьковское водохранилище)

Год, месяц	N ₀	V	B	N _s	N _s /N ₀ , %
1994, сентябрь	<u>2.00–4.90</u> 3.13±0.20	<u>0.074–0.158</u> 0.114	<u>189–624</u> 357±32	<u>0.23–5.70</u> 1.46±0.44	<u>0.005–0.141</u> 0.045±0.012
1995, июнь	<u>2.00–4.95</u> 2.96±0.28	<u>0.070–0.120</u> 0.096	<u>140–594</u> 285±37	<u>0.50–2.12</u> 1.26±0.18	<u>0.020–0.086</u> 0.046±0.008
1995, сентябрь	<u>3.81–6.56</u> 4.76±0.20	<u>0.022–0.053</u> 0.037	<u>110–249</u> 175±12	<u>1.00–18.00</u> 7.78±1.69	<u>0.023–0.419</u> 0.161±0.036
1996, июнь	<u>3.00–6.63</u> 4.81±0.44	<u>0.027–0.056</u> 0.042	<u>92–307</u> 204±26	<u>1.00–10.30</u> 4.82±1.61	<u>0.015–0.172</u> 0.087±0.028
1996, сентябрь	<u>2.36–22.71</u> 7.78±1.02	<u>0.037–0.096</u> 0.057	<u>190–840</u> 448±47	<u>0.75–8.42</u> 2.53±0.60	<u>0.008–0.357</u> 0.057±0.020
1997, июнь	<u>3.12–6.14</u> 4.26±0.20	<u>0.075–0.146</u> 0.098	<u>255–629</u> 416±26	<u>0.07–108.20</u> 15.94±5.15	<u>0.001–2.516</u> 0.388±0.121
1997, август	<u>2.80–6.99</u> 4.82±0.89	<u>0.075–0.122</u> 0.102	<u>311–853</u> 494±126	<u>5.80–79.70</u> 26.05±17.95	<u>0.109–2.236</u> 0.677±0.519
1997, сентябрь	<u>2.79–5.26</u> 4.16±0.13	<u>0.076–0.118</u> 0.101	<u>212–594</u> 410±20	<u>0.54–73.60</u> 6.18±2.98	<u>0.013–1.724</u> 0.149±0.069
1999, июнь	<u>1.80–3.47</u> 2.56±0.11	<u>0.077–0.150</u> 0.103	<u>178–445</u> 265±18	<u>3.46–47.60</u> 9.19±2.55	<u>0.110–1.480</u> 0.347±0.078
2000, август	<u>2.81–11.16</u> 5.24±0.58	<u>0.066–0.090</u> 0.079	<u>230–752</u> 415±40	<u>0.55–13.40</u> 3.40±1.03	<u>0.010–0.336</u> 0.078±0.026
Среднее	4.47±0.47	0.079	347±34	7.86±2.45	0.203±0.065

Участок Горьковского водохранилища от г. Костромы до Горьковской ГЭС отличался более низкими величинами общего количества и суммарной биомассы бактерий в водной толще глубоководных станций (табл. 4.27). Судя по результатам двух экспедиций, качество воды в этом районе Волги соответствовало разрядам «достаточно чистая» и «слабо загрязненная».

Таблица 4.27

Характеристика бактериопланктона на участке Кострома–Верхний бьеф Горьковской ГЭС (Горьковское водохранилище)

Станция	N ₀	V	B	N _s	N _s /N ₀ , %
Август 1997 г.					
Кострома	2.49	0.078	194	44.35	1.270
Плес	3.10	0.096	298	29.00	0.878
Кинешма	2.92	0.089	260	6.70	0.197
Юрьево	4.19	0.096	402	3.10	0.090
Среднее	3.17±0.36	0.091	288±39	20.78±9.72	0.609±0.281

Станция	N ₀	V	B	N _s	N _s /N ₀ , %
Сентябрь 2000 г.					
Русло Волги					
(против Костромского расширения)	2.90	0.066	191	1.90	0.040
Волгореченск	2.89	0.066	191	1.51	0.030
Плес	2.49	0.085	212	3.15	0.129
Кинешма	2.54	0.074	188	0.57	0.030
Юрьевец	2.21	0.090	199	4.45	0.096
Пучеж	3.14	0.071	223	1.43	0.032
Чкаловск	3.24	0.079	256	2.85	0.078
Верхний бьеф Горьковской ГЭС	4.34	0.058	252	0.88	0.017
Среднее	2.97±1.12	0.072	214±10	2.09±0.46	0.056±0.014

Темновая ассимиляция CO₂ и продукция бактериопланктона. Интенсивность микробиологических процессов в воде можно оценить по темновой ассимиляции углекислоты, которая представляет собой суммарную величину процессов хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO₂. Данный показатель используется в качестве критерия, определяющего степень трофии водоема. По данным В.И. Романенко (1985), гетеротрофная ассимиляция CO₂ летом составляет: в олиготрофных водоемах – 0.01–0.1 мкг С/(л·сут), в мезотрофных – 0.1–5.0 мкг С/(л·сут) и в эвтрофных – 5–70 мкг С/(л·сут).

Иваньковское водохранилище. Интенсивность гетеротрофной ассимиляции CO₂ в воде водохранилища (табл. 4.28) в 1995 г. составляла 1.6–32.3 (в среднем 7.5) мкг С/(л·сут). Большинство полученных значений темновой ассимиляции CO₂ характеризуют исследованные воды как эвтрофные (Романенко, 1985). Продукция бактериопланктона колебалась от 26.7 до 538.3 мкг С/(л·сут) (в среднем 125.1 мкг С/(л·сут)) с наибольшими значениями в Шошинском плесе. Темпы размножения планктонных микроорганизмов в водохранилище оказались относительно высокими – время удвоения биомассы составляло 8.1–50.7 ч (в среднем 20.9 ч). По сравнению с 1995 г., в 1997 г. гетеротрофная ассимиляция CO₂ возросла до 6.4–45.0 мкг С/(л·сут) (в среднем 16.6 мкг С/(л·сут)). Продукция бактериопланктона в среднем увеличилась в 2 раза, достигнув 276.7 мкг С/(л·сут), но осталась максимальной в Шошинском плесе. Время удвоения бактериальной биомассы изменилось незначительно и составило 16 ч. К концу 90-х годов продукция бактериальной биомассы увеличилась в 1.8 раза по сравнению с августом–сентябрем 1970 г. (Романенко, 1985), когда в среднем для водохранилища она составляла 149 мкг С/(л·сут).

Таблица 4.28

Темновая ассимиляция CO₂ (ТА, мкг С/л в сутки) и продукция бактериопланктона (П, мкг С/л в сутки) в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Год, месяц	Количество определений	ТА	П
Иваньковское	1995, август	24	7.5±1.6	125.1±26.3
	1997, август	6	16.6±6.8	276.7±113.7
Угличское	1995, август	14	4.5±0.6	74.7±9.6
	1997, август	6	9.3±1.8	155.3±30.2
Рыбинское	1997, август	21	6.7±0.8	111.7±13.3
	2000, сентябрь	28	5.1±0.6	85.0±11.5
Горьковское	1997, август	9	9.7±2.5	161.7±41.7
	2000, сентябрь	10	10.8±1.7	180.0±28.3

Угличское водохранилище. Скорость темновой ассимиляции CO₂ в воде водохранилища в 1995 г. находилась в пределах 1.88–8.71 (в среднем 4.48) мкг С/(л·сут). Такая интенсивность свойственна мезотрофным водоемам. Вместе с тем, имелись локальные эвтрофные участки с повышенной активностью бактериопланктона (ниже г. Углича, устье р. Каменка, литораль у с. Красное). Величины бактериальной продукции были равны 31.3–145.2 мкг С/(л·сут), а время удвоения биомассы бактерий – 12.5–41.7 ч (в среднем 21.8 ч). Значения гетеротрофной ассимиляции и продукции бактериопланктона в 1997 г. оказались в 2 раза выше, чем в 1995 г. В итоге, большинство исследованных участков водохранилища по данному показателю характеризовались как эвтрофные (Романенко, 1985). В среднем для 1995–1997 гг. бактериальная продукция в августе составила 115 мкг С/(л·сут), что превышало таковую в августе–сентябре 1972 г. в 2 раза.

Рыбинское водохранилище. Результаты определения гетеротрофной ассимиляции CO₂ (5.1–6.7 мкг С/л в сутки) в августе–сентябре 1997–2000 гг. в большей степени характеризуют Рыбинское водохранилище как мезотрофный водный объект. В конце 70-х годов темновая ассимиляция CO₂, по усредненным данным стандартных наблюдений, в августе–сентябре составила в Рыбинском водохранилище 3.0–4.4 мкг С/л в сутки (Кузнецов и

др., 1982). Следует отметить, что исследования проводились только на 6 глубоководных станциях, и полученные величины изменялись от 2.0 до 7.1 мкг С/л в сутки. Следовательно, по данному показателю уровень трофии Рыбинского водохранилища в конце 90-х годов был незначительно выше, чем в конце 70-х. В среднем за два года продукция бактериопланктона составила 98 мкг С/л в сутки, что в 1.5 раза выше бактериальной продукции водохранилища в тот же период года 30 лет назад.

При изучении продукционных процессов бактериопланктон в подавляющем большинстве случаев рассматривается как единое целое, и время удвоения численности микроорганизмов рассчитывают на основании изменения общей численности. Полученная величина является усредненной и не может объективно характеризовать активность компонентов бактериального сообщества и происходящие в нем структурные изменения. Для Рыбинского водохранилища установлены скорости размножения одиночных свободноживущих бактерий, принадлежащих к различным размерным фракциям, а также нитей и микроорганизмов, ассоциированных с частицами детрита или находящихся в составе микроколоний. Определение времени удвоения численности разных размерных фракций бактериопланктона показало, что наиболее интенсивно размножались бактерии, ассоциированные с частицами детрита, и одиночные клетки размером более 2 мкм (табл. 4.29). Время удвоения их численности составило (в среднем для 7 экспериментов) 13.4 и 26.3 ч соответственно. Однако вклад крупных бактерий в формирование суммарной биомассы планктонных микроорганизмов был гораздо выше (53%). Незначительная роль (6%) детритной микрофлоры в формировании общей бактериальной продукции обусловлена их невысокими биомассами. Доля одиночных бактерий размером менее 2 мкм составила 34%. Бактерии, находящиеся в микроколониях, и нитевидные формы имели гораздо меньшее значение в продуцировании бактериальной биомассы.

Таблица 4.29

Время удвоения численности (Д, ч) и продукция (мг/м³·ч) микроорганизмов из различных эколого-морфологических групп бактериопланктона в Рыбинском водохранилище (июнь–июль, 1977 г.)

Станция	Одиночные				На детрите		В микро- колониях		Нити		P _s
	< 2 мкм		> 2 мкм								
	Д	Р	Д	Р	Д	Р	Д	Р	Д [*]	Р	
Коприно	154.0	1.06	14.7	1.08	5.7	0.25	0	0	22.6	0.46	2.85
Молога	495.1	0.28	7.9	5.29	14.9	0.85	7.7	1.09	0	0	7.51
г. Череповец (водозабор)	19.5	7.86	13.5	7.04	14.6	1.24	15.5	1.12	15.6	0.70	17.96
г. Череповец (ниж. граница)	27.4	4.06	11.0	7.21	18.2	0.30	364.8	0.02	0	0	11.59
5 км ниже г. Череповца	38.5	2.68	73.7	2.23	16.2	0.29	0	0	111.8	0.12	5.32
20 км ниже г. Череповца	32.8	4.03	31.3	6.92	8.6	0.34	15.7	0.17	150.7	0.06	11.52
40 км ниже г. Череповца	35.7	5.22	32.2	9.00	15.8	0.56	0	0	25.9	0.37	15.15

Примечание. * – рассчитано по времени удвоения биомассы нитей; P_с – суммарная продукция бактериопланктона.

Горьковское водохранилище. Исследуемый водоем отличался весьма значительными колебаниями величин темновой ассимиляции CO₂ – от 3 до 24 мкг С/л в час. В среднем для водохранилища данный показатель составил 10 мкг С/л в сутки, что соответствовало уровню эвтрофных вод. Продукция бактериопланктона оказалась равной 171 мкг С/л в сутки, что было значительно выше таковой (45 мкг С/л в сутки), определенной в водохранилище в тот же период года в 1972 г. (Романенко, 1985).

Сапрофитные бактерии. Бактериологические показатели качества воды широко используются для оценки степени загрязнения водного объекта в результате поступления сточных вод, а также внутриводоемного продуцирования органического вещества (Оксиук и др., 1993). Анализ распределения сапрофитов по акватории водохранилищ позволяет выявить локализацию загрязнений, вызванных поступлением в водоемы неочищенных бытовых сточных вод.

Иваньковское водохранилище. В 1995 г. в воде водохранилища численность сапрофитных бактерий колебалась от 1.01 до 11.92 тыс. (в среднем 4.54 тыс.) колониеобразующих единиц (КОЕ)/мл (табл. 4.30). Повышенным содержанием этих микроорганизмов характеризовалась вода, отобранная у входа в канал им. Москвы, напротив п. Перетрусово, в русле Волги у ст. Корчева, в устье р. Созь, Мошковичском заливе, выше устья р. Шоша. В 1997 г. содержание сапрофитной микрофлоры было более высоким и находилось в пределах 3.00–24.20 тыс. КОЕ/мл (в среднем 13.80 тыс. КОЕ/мл). Наибольшее содержание сапрофитов было зарегистрировано в воде станций Шоша, Безбородово, Корчева. По этому показателю, в соответствии с комплексной экологической классификацией качества поверхностных вод суши (Оксиук и др., 1993), в 1995 г. вода на 11 исследованных станциях соответствовала уровню «достаточно чистая», на 9 станциях – «слабо или умеренно загрязненная» и на 5 станциях – «сильно и весьма загрязненная». В 1997 г., за исключением проб, отобранных на станциях Липня («достаточно чистая») и Свердлово («умеренно загрязненная»), образцы воды относились к категории «сильно и весьма загрязненные».

**Численность сапрофитных бактерий (Ns, тыс. КОЕ/мл) в Ивановском водохранилище
в поверхностном слое воды (N_о – общая численность бактерий)**

Год, месяц	Параметры	Район (плес) водохранилища			Среднее для водохранилища
		Волжский	Шошинский	Иваньковский	
1995, август	Ns	<u>0.08–5.51</u> 3.49±1.60	<u>2.40–3.13</u> 2.76	<u>2.11–11.92</u> 5.39±2.95	3.88±0.78
	Ns/N _о , %	<u>0.017–0.097</u> 0.058±0.026	<u>0.018–0.043</u> 0.030	<u>0.037–0.200</u> 0.100±0.046	0.063±0.020
1997, август	Ns	<u>5.90–10.00</u> 7.95	<u>18.00–22.00</u> 20.00	<u>3.00–24.20</u> 13.60	13.85±3.48
	Ns/N _о , %	<u>0.154–0.210</u> 0.168	<u>0.275–0.280</u> 0.277	<u>0.056–0.541</u> 0.298	0.248±0.040
2000, август	Ns	<u>0.53–19.00</u> 7.54±2.66	0.97	<u>2.44–26.50</u> 11.22±4.58	6.55±2.99
	Ns/N _о , %	<u>0.018–0.797</u> 0.271±0.111	0.009	<u>0.032–1.260</u> 0.397±0.251	0.226±0.114

Угличское водохранилище. С 1995 г. в воде водохранилища постоянно регистрируется очень высокое количество сапрофитных бактерий (см. табл. 4.24). Наибольшая численность сапрофитов была обнаружена в августе 1995–1997 гг. в районах городов Калязин, Дубна, Углич и в устье р. Нерль (26–47 тыс. КОЕ/мл). Отметим, что по данному показателю, рассчитанному в среднем для водоема, вода в эти годы соответствовала разрядам «сильно загрязненная» и «весьма загрязненная». Последующие наблюдения выявили существенное снижение содержания сапрофитной микрофлоры, но вода в водохранилище продолжает соответствовать категории «сильно загрязненная».

Рыбинское водохранилище. В 1992 г. вода в Волжском плесе водохранилища соответствовала разряду качества воды «весьма грязная». На всех исследованных станциях численность сапрофитных бактерий превышала 10 тыс. КОЕ/мл. Однако в последующие годы содержание сапрофитной микрофлоры резко снизилось и продолжало оставаться невысоким до 1997 г. (см. табл. 4.25). В конце 90-х годов ситуация опять изменилась к худшему. Довольно часто очень высокое бактериальное загрязнение сапрофитной микрофлорой (до 20–90 тыс. КОЕ/мл) регистрировалось в районах городов Углич, Мышкин и п. Переборы. Однако в 2000 г. на большинстве исследуемых станций число сапрофитов не превышало 5 тыс. КОЕ/мл, т.е. вода была «достаточно чистая» и «слабо загрязненная». Исключением оказалась станция Коприно, где содержание сапрофитной микрофлоры превысило 10 тыс. КОЕ/мл (разряд качества воды – «сильно загрязненная»).

В Моложском районе наиболее низкое содержание сапрофитов в последние годы регистрировалось в Весе-гонском расширении, где вода постоянно соответствовала разрядам качества «вполне чистая» и «достаточно чистая». Летом 2000 г. численность сапрофитной микрофлоры на станциях Первомайка и Противье составила 1.5–5.1 тыс. КОЕ/мл (разряды качества воды – «достаточно чистая» и «слабо загрязненная»).

Результаты многолетних микробиологических исследований акватории Главного плеса свидетельствуют о низком уровне загрязнения воды сапрофитной микрофлорой. Качество воды на глубоководных станциях, как правило, соответствует категории «вполне чистая». Лишь в начале 2000 г. обнаружены довольно высокие концентрации этой группы бактериопланктона в районах станций Брейтово (26.5 тыс. КОЕ/мл), Наволок (8.0 тыс. КОЕ/мл) и Всехсвятское (8.6 тыс. КОЕ/мл). Однако к концу лета содержание сапрофитов в воде резко снизилось.

В Шекснинском плесе численность сапрофитных бактерий оказалась значительно ниже, чем в других районах водохранилища, и в среднем за период наблюдений составила 1.75 тыс. КОЕ/мл. В 2000 г., по используемому показателю санитарного состояния водоема, вода на этом участке водохранилища характеризовалась как «вполне чистая» и «достаточно чистая».

Горьковское водохранилище. Участок Волги от г. Рыбинска до п. Красный Профинтерн следует отнести к наиболее загрязненным сапрофитной микрофлорой районам Верхней Волги (см. табл. 4.26). В 1999–2000 гг. наиболее высокие величины численности сапрофитных бактерий были зарегистрированы в районе г. Рыбинска (нижняя граница города) – 7.2 тыс. КОЕ/мл (категория качества воды – «сильно загрязненная»); в районе г. Тутаева (нижняя граница города) – 13.6 тыс. КОЕ/мл (разряд качества воды – «весьма грязная»); в районе г. Ярославля (центральный водозабор, устье р. Которосль, особенно ниже городских очистных сооружений и в 5 км ниже города) – 7.1–47.6 тыс. КОЕ/мл (разряд качества воды – «сильно загрязненная» и «весьма грязная»); в районе п. Красный Профинтерн (выше водозабора, нижняя граница поселка) – 7.06–7.62 тыс. КОЕ/мл (разряд качества воды – «сильно загрязненная»). Однако, в целом для всей акватории, в 2000 г. санитарное состояние участка Рыбинск – Красный Профинтерн, оцениваемое по содержанию сапрофитной микрофлоры, несколько улучшилось по сравнению с 1999 г.

Сходная картина бактериального загрязнения вод Горьковского водохранилища проявилась при определении сотрудниками Ярославского областного центра санэпиднадзора коли-индекса (количество бактерий группы кишечной палочки в 1 литре) в 1996–1997 гг. (Лукьяненко и др., 1998 а, б). Значительное превышение санитарно-гигиенического норматива по коли-индексу имело место в районах гг. Рыбинска, Тутаева, Ярославля и п. Красный Профинтерн.

На участке Горьковского водохранилища от г. Костромы до Горьковской ГЭС в 1997 г. в воде глубоководных станций было обнаружено очень высокое содержание сапрофитных бактерий (см. табл. 4.27), и качество воды соответствовало разряду – «весьма грязная». В 2000 г. в этом районе сложилась более благополучная ситуация по санитарно-бактериологическим показателям воды.

Иваньковское водохранилище, особенно в его Шошинском плесе, характеризуется относительно высоким уровнем развития бактериопланктона. Результаты определения общей численности, биомассы, продукции и других структурно-функциональных показателей планктонных микроорганизмов позволяют в настоящее время охарактеризовать это водохранилище как эвтрофное. Оценка степени загрязнения по общей численности бактериопланктона и численности сапрофитных бактерий свидетельствует о том, что в последние годы вода на значительной акватории водохранилища относится к категории «сильно и весьма загрязненная».

Результаты определения структурно-функциональных характеристик планктонных микроорганизмов свидетельствуют о том, что Угличское водохранилище по уровню трофии является водоемом мезотрофно-эвтрофного типа. По-видимому, высокая скорость микробиологических процессов в данном случае определяется значительным поступлением аллохтонного органического вещества, в том числе с промышленно-коммунальными сточными водами. Данное предположение подтверждается сведениями о превышении в Угличском водохранилище предельно допустимых концентраций органического вещества по величине БПК₅ (Доклад о состоянии..., 1997, 1999). Рыбинское водохранилище в целом относится в большей степени к категории водоемов мезотрофного типа. Однако периодически регистрируемое в Волжском плесе водохранилища высокое содержание сапрофитной микрофлоры вынуждает отнести этот район к разряду экологически неблагоприятных. Горьковское водохранилище на участке Рыбинск – Красный Профинтерн по интенсивности продуцирования бактериальной биомассы приближается к эвтрофному Иваньковскому. Данный факт свидетельствует о значительном запасе легкоусвояемого органического вещества в водах этого участка Волги. Высокие величины численности сапрофитных бактерий в воде многих станций характеризуют ее качество как «сильно загрязненная» и «весьма грязная».

Выполненные микробиологические исследования показали, что одной из важнейших экологических проблем Верхней Волги в современный период является существенное загрязнение воды на многих локальных участках региона, и в особенности в районах крупных промышленных центров.

1.3. Простейшие

1.3.1. Гетеротрофные жгутиконосцы

Гетеротрофные жгутиконосцы (зоофлагелляты) широко представлены во всех экологических группировках гидробионтов и встречаются в планктоне, бентосе, обрастаниях и нейстоне. Значительная их часть является эпибионтами. Однако следует отметить, что четкой границы между этими группировками не существует – одни и те же виды зоофлагеллят присутствуют как в планктоне и бентосе, так и в обрастаниях. В первую очередь, это объясняется мелкими размерами организмов и эврибионтностью большинства из них.

Количество чисто планктонных видов незначительно. К ним относятся колониальные и одиночные формы представителей двух отрядов Choanoflagellida и Bicosoecida: лентовидные колонии *Kentrosiga*, шаровидные – *Sphaeroeca*, ветвящиеся – *Stelaxomonas*, табличные или близкие формы – *Protospongia*, звездчатые – *Bicosoeca socialis*. Среди воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellida) типичными планктонными организмами являются преимущественно колониальные формы. В отряде Bicosoecida, наоборот, довольно хорошо представлены одиночные формы, живущие в домиках (*B. planctonica*, *B. tubiformis*).

Наряду с вышеуказанными, в планктоне встречаются представители всех других отрядов жгутиконосцев, в основном одиночные формы. В планктонных пробах довольно обычны жгутиконосцы бентоса и перифитона, тяготеющие к субстрату. Из-за мелких размеров (3–10 мкм) им достаточен и субстрат микроскопических размеров (детрит, скопления бактерий, водоросли и т.д.), находящийся в толще воды во взвешенном состоянии. Таким образом, жгутиконосцы, способные прикрепляться к субстрату, оказываются одновременно и планктонными организмами. К этой группе относятся прикрепленные одиночные и колониальные виды воротничковых жгутиконосцев (*Monosiga*, *Salpingoeca*), бикозоециды (*Bicosoeca lacustris*), хризомонадины (*Spumella*), ползающие и плавающие кинетопласты (*Bodo*), церкомонадины (*Cercomonas*), а также гетеротрофные эвгленовые жгутиконосцы и криптомонады. Некоторые из прикрепленных форм (*Spumella*, *Pleuromonas*), по существу, являются полуприкрепленными организмами, способными самопроизвольно покидать субстрат, переходить к свободному плаванию и прикрепляться на новом субстрате. У постоянно прикрепленных форм в толще воды находятся свободноплавающие расселительные стадии, возникающие в результате деления материнских особей. Таким образом, в планктоне нестратифицированных водоемов можно обнаружить все экологические группировки зоофлагеллят.

Отдельно следует упомянуть о широко представленной в планктоне группе эпибионтных или симфорионтных флагеллят. Это, в первую очередь, жгутиконосцы, поселяющиеся на планктонных водорослях, причем явное предпочтение отдается диатомовым (*Stephanodiscus*, *Melosira*, *Asterionella*), хотя в принципе представители данной группы способны поселяться на любых планктонах как животного, так и растительного происхождения, за исключением синезеленых водорослей.

В специфических условиях, например, при отсутствии кислорода под сплавами Иваньковского водохранилища, в планктоне могут присутствовать и анаэробные жгутиконосцы из отряда Diplomonadida.

К настоящему времени наиболее изучены планктонные зоофлагелляты двух верхневолжских водохранилищ – Рыбинского и Иваньковского (Жуков, 1973, 1976, 1978, 1981, 1990; Моисеев, Жуков, 1980), где зарегистрировано более 140 видов, и список видов продолжает пополняться.



Рис. 4.5. Сезонная динамика численности планктонных жгутиконосцев в Рыбинском водохранилище (усредненные данные по 6 станциям) в 1988 г.

Рыбинское водохранилище.

Первые данные по гетеротрофным жгутиконосцам Рыбинского водохранилища были получены на 14 стандартных станциях в 1971 г. Наблюдение за сезонной динамикой численности, биомассы и видового состава продолжалось все последующие годы, правда, уже на 6 стандартных станциях. Многолетние исследования подтверждают, что в сезонной динамике жгутиконосцев прослеживаются два пика численности и биомассы: весенний и позднелетний (рис. 4.5). Наибольшее видовое разнообразие приходится на отряды Choanoflagellida и Kinetoplastida.

Говоря о численности и биомассе зоофлагеллят, следует указать на следующие закономерности (табл. 4.31). Максимальные значения численности и биомассы отмечаются на станциях Коприно, Молога и Средний двор. Наиболее бедными по обилию жгутиконосцев станциями в течение всего сезона остаются Измайлово и Наволок, расположенные в открытой части водохранилища. В 1988 г. абсолютный максимум численности (1484 тыс. экз./л) зарегистрирован в мае на ст. Молога, а биомассы (0.091 мг/л) – на ст. Коприно. Обе станции относятся к Волжскому плесу водохранилища.

Таблица 4.31

Численность (тыс. экз./л – над чертой) и биомасса (мг/л – под чертой) гетеротрофных флагеллят в Рыбинском водохранилище в 1988 г.

Дата наблюдения	С т а н ц и и					
	Коприно	Молога	Наволок	Измайлово	Средний Двор	Брейтово
11 мая	<u>954</u> 0.028	<u>318</u> 0.018	<u>159</u> 0.007	<u>53</u> 0.003	<u>265</u> 0.017	<u>318</u> 0.030
25 мая	<u>1007</u> 0.091	<u>1484</u> 0.059	<u>1060</u> 0.027	<u>106</u> 0.002	<u>742</u> 0.056	<u>318</u> 0.011
14 июня	<u>477</u> 0.027	<u>371</u> 0.034	<u>212</u> 0.008	<u>212</u> 0.008	<u>848</u> 0.046	<u>371</u> 0.011
28 июня	<u>265</u> 0.015	<u>159</u> 0.009	<u>53</u> 0.003	<u>265</u> 0.017	<u>318</u> 0.021	<u>106</u> 0.006
12 июля	<u>689</u> 0.042	<u>424</u> 0.014	<u>159</u> 0.012	<u>477</u> 0.024	<u>477</u> 0.023	<u>583</u> 0.022
26 июля	<u>1060</u> 0.072	<u>530</u> 0.039	<u>159</u> 0.015	<u>477</u> 0.039	<u>265</u> 0.016	<u>424</u> 0.025
9 августа	<u>424</u> 0.030	<u>318</u> 0.024	<u>212</u> 0.008	<u>159</u> 0.005	<u>265</u> 0.013	<u>159</u> 0.016
13 сентября	<u>265</u> 0.005	<u>159</u> 0.007	<u>53</u> 0.001	<u>212</u> 0.013	<u>106</u> 0.002	<u>212</u> 0.010
28 сентября	<u>106</u> 0.004	<u>159</u> 0.004	<u>371</u> 0.024	<u>424</u> 0.021	<u>265</u> 0.013	<u>159</u> 0.009
11 октября	<u>106</u> 0.007	<u>106</u> 0.002	<u>53</u> 0.006	<u>53</u> 0.003	<u>53</u> 0.002	<u>106</u> 0.007

Необходимо также отметить характерные черты формирования и развития планктонных сообществ зоофлагеллят в мелководной части Рыбинского водохранилища и впадающих в него малых реках. Многолетние на-

блюдения позволяют сделать вывод, что на мелководных станциях отмечается большая продуктивность, особенно в весенний период, при сохранении в динамике численности двух пиков – весной и осенью. На рис. 4.6 представлены результаты экспедиций 1997 г. Указанный сезон отличался необычайно высоким уровнем водохранилища, и поэтому второй пик численности оказался сдвинутым на конец августа. Сравнивая мелководные станции в малых реках и глубоководную станцию (Коприно) в Рыбинском водохранилище, следует указать на отличия в видовом составе жгутиконосцев, особенно в моменты достижения максимальной численности. Так, максимум развития зоофлагеллят на ст. Коприно имел место в июне (13 июня) и составлял 477 тыс. экз./л. Основное их количество приходилось на один вид колониальных воротничковых жгутиконосцев *Codonosiga botrytis*. При этом практически все представители данного вида выступали в роли эпибионтов, заселяя планктонные диатомовые водоросли *Asterionella*. Ранее весенний пик в устье р. Сутка приходился на 23 мая (численность 313 тыс. экз./л). Однако в данном случае массовое развитие наблюдалось преимущественно у жгутиконосцев рода *Spumella* (Monas), расселявшихся на планктонных диатомеях и бактериальном детрите. Абсолютный максимум численности гетеротрофных жгутиконосцев был отмечен в р. Сутка 28 августа (689 тыс. экз./л). Эта величина отражает массовое развитие всего лишь одного вида *Oicomonas* sp., также заселявшего водоросли и бактериальные зооглейные скопления бактерий. В отличие от ст. Коприно, на р. Сутка в данный период преобладали синезеленые водоросли (*Gloeotrichia*), что, очевидно, связано со значительным подпором воды и застойными явлениями. Таким образом, как на глубоководной станции, так и на мелководье основная численность жгутиконосцев определялась видами, связанными с водорослями или с бактериальным детритом.

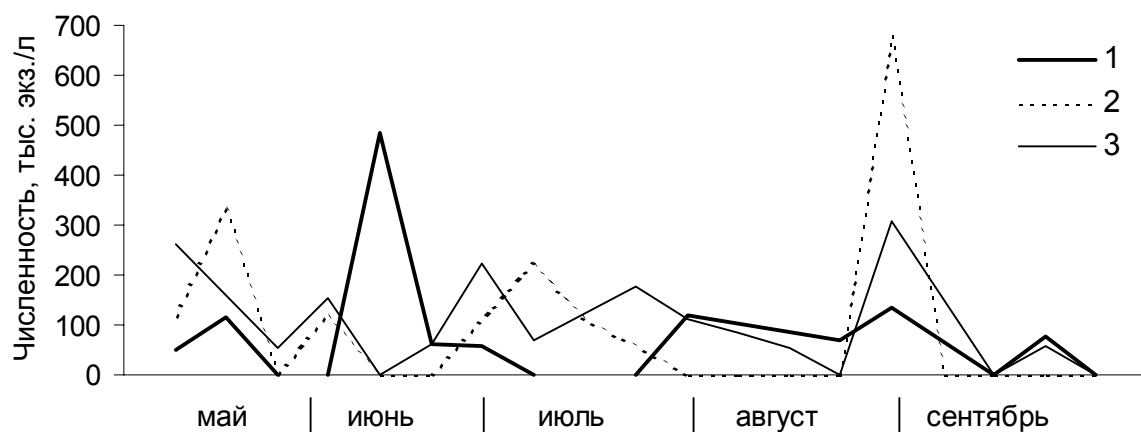


Рис. 4.6. Сезонная динамика численности гетеротрофных жгутиконосцев на глубоководной станции Коприно (1) и в малых реках Сутка (2) и Ильдь (3) в 1997 г.

Иваньковское водохранилище. Первые исследования гетеротрофных жгутиконосцев были проведены в 1973 г. в серии ежемесячных рейсов (Жуков, 1976, 1978). Видовой состав и динамика численности зоофлагеллят Иваньковского и Рыбинского водохранилищ оказались весьма сходными. Выявлены также особенности их распространения по акватории водоема. Наибольшие значения численности и биомассы приурочены к двум плесам – Волжскому (от г. Тверь до устья р. Шоша) и Шошинскому. В озерном участке водохранилища эти показатели значительно ниже. Средние значения численности и биомассы жгутиконосцев в Волжском и Шошинском плесах (численность 1478 тыс. экз./л, биомасса 0.091 мг/л) приблизительно в 3 раза превышали таковые в озерном Иваньковском плесе (481 тыс. экз./л и 0.034 мг/л соответственно).

В августе 1995 г. в комплексном рейсе по Иваньковскому водохранилищу были проведены исследования планктонных жгутиконосцев на тех же станциях. Сравнение результатов наблюдений (табл. 4.32) показывает, что за прошедший период времени численность гетеротрофных жгутиконосцев практически на всех станциях оказалась на порядок ниже. Тем не менее, значительных различий в видовом составе зоофлагеллят не обнаружено. Сравнивая сезонные изменения численности и биомассы основных таксономических групп зоофлагеллят, можно отметить, что весной максимальные значения этих показателей наблюдаются у воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellida), в то время как кинетопластиды (Kinetoplastida), и в частности бодониды, представлены очень бедно. По мере повышения температуры воды, в июне и августе главенствующую роль начинают играть представители отрядов Kinetoplastida и Bicosoecida, а к концу сентября их значение снижается, и на первое место снова выходят воротничковые жгутиконосцы. Отметим, что среди воротничковых имеются холодолюбивые виды, в массе развивающиеся не только ранней весной или поздней осенью, но и зимой, подо льдом. Смена главенствующего положения отдельных групп гетеротрофных жгутиконосцев не обязательно связана со снижением их численности. Например, если в летний период Choanoflagellida начинают уступать по численности и биомассе другим группам, то это не означает снижения данных показателей для воротничковых. Напро-

тив, по сравнению с весенними значениями, эти характеристики могут увеличиваться вдвое. Наиболее стабильными в сезонном аспекте оказываются количественные показатели у представителей отряда Bicosoecida – типичных планктеров (*Bicoeca planctonica*) или эпибионтов водорослей, в основном диатомовых (*B. lacustris*).

Таблица 4.32

Численность (тыс. экз./л) и биомасса (мг/л) гетеротрофных жгутиконосцев в Иваньковском водохранилище в августе 1973 и 1995 гг.

Станции	Г о д ы			
	1973		1995	
	численность	биомасса	численность	биомасса
Мигалово	678	0.041	0	0
Устье р. Орша	2712	0.163	161	0.008
Юрьевское	1130	0.084	40	0.003
Городня	2147	0.219	40	0.003
Видогощи	1582	0.097	81	0.004
Выше р. Шоша	2486	0.160	81	–
р. Шоша	2938	0.142	40	–
Свердлово	1469	0.111	322	0.034
Водозабор	1130	0.059	161	0.010
р. Созь	2712	0.104	81	0.002
Городище	904	0.056	121	0.006
Мошковичский залив	226	0.019	41	0.003
Корчева	452	0.030	0	0
Уходово	678	0.072	162	0.006
Мелководье Перетрусовского залива	339	0.023	81	0.005
Омутня	1808	0.117	524	0.030
Липня	678	0.024	40	0.021
Коровинский залив	1017	0.042	161	0.007
Вход в канал им. Москвы	904	0.038	81	0.005

Примечание. Прочерк – отсутствие данных.

Как отмечено выше, многие виды гетеротрофных жгутиконосцев, в частности воротничковые, успешно существуют и размножаются в зимнее время подо льдом, т.е. являются холодолюбивыми организмами. Так, результаты круглогодичных наблюдений на Рыбинском водохранилище показали, что в зимнее время развиваются своеобразные виды колониальных планктонных воротничковых жгутиконосцев, практически отсутствующие летом. При этом в зимнем планктоне обычно присутствуют 3–4 вида (*Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni*, *Protospongia laeckeli* и *Stelexomonas dichotomata*), а доминирует только один вид (*S. volvox*). Оказалось, что зимой этот вид развивается в таких количествах, что его биомасса достигает 0.425 мг/л и оказывается близкой к значениям, характерным для летних пиков численности всех зоофлагеллят.

Наблюдения за планктоном Шекснинского водохранилища и озер Северо-Двинской системы поздней осенью также показывают, что при низких температурах воротничковые жгутиконосцы начинают доминировать среди зоофлагеллят. Так, в оз. Покровском при температуре воды 1.8°C подо льдом численность жгутиконосцев *Stelexomonas dichotomata* оказалась необычно высокой – 2.4 млн. экз./л при биомассе 0.162 мг/л. Эти показатели близки к значениям летнего максимума для Рыбинского и Иваньковского водохранилищ, когда широко представлены все группы зоофлагеллят.

1.3.2. Инфузории

Планктонные инфузории – важный компонент планктонного сообщества пресноводных водоемов. Особая роль этих простейших состоит в том, что они служат промежуточным звеном между фито- и бактериопланктоном, с одной стороны, и более крупными консументами (зоопланктоном, личинками рыб) – с другой. Наряду с прочими простейшими инфузории играют существенную роль в трофических взаимоотношениях гидробионтов и составляют значительную долю общей продуктивности водоемов. Кроме того, цилиаты очень чувствительны к любым изменениям в состоянии среды обитания, что ставит их в число наиболее ценных индикаторов при выявлении уровня антропогенного загрязнения природных вод (Мамаева, 1990; Небрат, 1989).

Первые сведения о видовом составе и сезонном развитии планктонных инфузорий Рыбинского водохранилища содержатся в работе Э.Д. Мордухай-Болтовской (1965). Некоторые данные по численности этой группы организмов имеются в работе Ю.И. Сорокина (Сорокин, 1971). Однако полученные ранее материалы не дают полного представления об этой группе организмов и ее значении в водоеме. Наиболее подробные сведения по численности, видовому составу, сезонному распределению и экологии некоторых массовых видов инфузорий приводятся в монографии Н.В. Мамаевой (1979).

С 1988 г. и по настоящее время нами проводятся регулярные наблюдения за развитием планктонных инфузорий в прибрежье у п. Борок и в открытой части Рыбинского водохранилища на шести стандартных станциях (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово). В июле 1989 г. изучали видовой состав, численность, биомассу и распределение планктонных инфузорий по всей акватории Рыбинского водохранилища (в Волжском, Главном, Моложском и Шекснинском плесах).

Инфузорий определяли и подсчитывали в живом состоянии без предварительного концентрирования в камере Богорова под микроскопом МБС-10, а мелкие формы – под микроскопом Ergaval (Германия). Идентификацию видов проводили по определителям (Мамаева, 1979; Carey, 1991; Foissner, Berker, 1996; Kahl, 1930–1935). При расчете биомассы использовали индивидуальные веса цилиат, указанные Н.В. Мамаевой (1979) и Ф.П. Чориком (1980), удельный вес организмов принимали равным 1.

В настоящее время среди водохранилищ волжского каскада наиболее полно изучена фауна свободноживущих инфузорий Рыбинского водохранилища (158 видов). Наши дополнения к данным 1972–1976 гг. по видовому составу фауны планктонных и перифитонных инфузорий Рыбинского водохранилища (Мамаева, 1979) составили 36 видов. За период наблюдений (1988–1998 гг.) в пелагиали водохранилища зарегистрировано 56 видов инфузорий, относящихся к трем классам: Kinetofragminophora – 21 вид, Oligohymenophora – 16, Polihymenophora – 19. Инфузории в водохранилище встречаются в течение всего года, но степень их развития и видовой состав значительно различаются по сезонам.

Весной на мелководье у п. Борок при температуре воды 2°C сообщество планктонных цилиат было представлено видами *Marituja pelagica*, *Astylozoon pyriformis*, *Cyclotrichium viride*, *Stokesia vernalis*. Их суммарная численность и биомасса изменялись от 1.8 до 3.8 млн. экз./м³ и от 0.9 до 1.8 г/м³ соответственно. При прогреве воды до 10°C в планктоне появлялись *Paradileptus elephantinus*, *Bursellopsis spumosa*, *Teuthophrys trisulcata* и другие виды. Максимальные значения общей численности и биомассы цилиат весной 1989 г. составляли 16 млн. экз./м³ и 5 г/м³, 1997 г. – 2.7 млн. экз./м³ и 0.64 г/м³, 1998 г. – 1.38 млн. экз./м³ и 0.98 г/м³ соответственно. Массовому развитию инфузорий на мелководье способствовало обилие пищи и запаздывание в развитии метазойного зоопланктона, в результате чего инфузории ранней весной не имели существенных конкурентов в питании и не подвергались значительному выеданию. В настоящее время наблюдается резкое снижение численности ранее массовых весенних видов инфузорий: *Phascolodon vorticella*, *Bursellopsis spumosa*, *Bursaridium pseudobursaria*, *Urotricha pelagica* (Мамаева, 1979). Если в 1974 г. их численность достигала 2–80 млн. экз./м³, то в 1998 г. – 0.02–0.2 млн. экз./м³.

Летом видовой состав цилиат меняется. Весенние формы выпадают из состава инфузорного планктона, и появляются летние: *Epistylis rotans*, *Paradileptus conicus*, *Codonella cratera*. К этому времени происходят изменения в составе водорослей, и на мелководье в значительном количестве появляются хищники метазойного зоопланктона, потребляющие большое количество инфузорий. Массовыми видами планктона в этот период становятся *Tintinnidium fluviatile*, *Strombidium viride*, *Strobilidium velox*. Общее количество цилиат заметно снижается – до 0.2–0.3 млн. экз./м³ и 0.03–0.5 г/м³. В отдельные годы, например в 1997 г., численность *Strombidium viride* в июле достигала 4 млн. экз./м³. На мелководье эта инфузория, питающаяся мелкими диатомовыми, зелеными водорослями и бактериями, доминирует по частоте встречаемости. В июле в большом количестве появлялись *Epistylis rotans*, *Tintinnidium fluviatile*, *Codonella cratera*. За счет их массового развития численность инфузорий достигала 8.6 млн. экз./м³, биомасса – 0.57 г/м³. Средние показатели приведены в табл. 4.33. Интенсивность развития других видов была невысокой (0.03–0.40 млн. экз./м³).

Таблица 4.33

Динамика средних значений численности (тыс. экз./м³, над чертой) и биомассы (мг/м³, под чертой) планктонных инфузорий в прибрежье и открытой части Рыбинского водохранилища

Месяц	Мелководье			Волжский плес (ст. Коприно)	
	1971 г.	1997 г.	1998 г.	1971 г.	1997 г.
Май	<u>5592</u>	<u>2700</u>	<u>1243</u>	<u>3935</u>	–
	864	640	690	587	
Июнь	<u>1854</u>	<u>1542</u>	<u>627</u>	<u>1872</u>	<u>700</u>
	401	53	49	221	36
Июль	<u>478</u>	<u>3583</u>	<u>60</u>	<u>2613</u>	<u>1000</u>
	88	214	78	127	90
Август	<u>325</u>	<u>1383</u>	<u>415</u>	<u>692</u>	<u>3300</u>
	81	169	20	67	739
Сентябрь	<u>170</u>	<u>433</u>	<u>323</u>	<u>312</u>	<u>75</u>
	–	91	34	21	3
Октябрь	<u>29</u>	<u>16.7</u>	<u>620</u>	<u>90</u>	<u>100</u>
	–	133	217	24	30
Средняя	<u>1408</u>	<u>1609</u>	<u>648</u>	<u>1586</u>	<u>1035</u>
	358	217	183	173	180

Примечание. Прочерк – отсутствие данных.

Осенью происходит уменьшение численности и видового разнообразия инфузорий. Кроме эвритермных форм, которые преобладают в этот период, встречаются также весенние – *Phascododon vorticella*, *Amphileptus trachelioides*. Инфузория *Stokesia vernalis*, ранее принадлежавшая к весенним формам, в 1997–1998 гг. в небольшом количестве встречалась в прибрежье в течение всего вегетационного периода. В октябре биомасса цилиат увеличивалась за счет крупных форм – *Amphileptus trachelioides* и *Stentor coeruleus*, хотя численность их была невысокой (20 тыс. экз./м³).

В открытой части водохранилища инфузории появляются позже, но и здесь в весенний период в Волжском плесе (ст. Коприно и Молога) их биомасса достигает 0.5–1 г/м³. В Главном плесе пик численности инфузорий, обусловленный развитием теплолюбивых и эвритермных форм, наблюдается в июне–июле, когда в достаточной степени прогреваются водные массы. Следует отметить, что в последние годы в открытой части водохранилища происходит увеличение биомассы планктонных инфузорий. Если в 1988–1991 гг. после аварии в г. Череповце средние значения не превышали 28–42 мг/м³, то в 1992–1995 гг. они достигали 71–225 мг/м³. Показатели сапробности за этот период уменьшились с 1.63–1.78 в 1988–1991 гг. до 1.49–1.55 в 1993–1995 гг. Это свидетельствует о постепенном улучшении качества воды в водохранилище после аварии на очистных сооружениях г. Череповца.

Определение концентрации инфузорий по всей акватории водохранилища выявило значительную неоднородность их распределения (рис. 4.7). Максимальные показатели численности (9 млн. экз./м³) и биомассы (700 мг/м³) наблюдались в Волжском плесе у д. Сысоево. Минимальные значения численности (70 тыс. экз./м³) и биомассы (3 мг/м³) были зарегистрированы на ст. Волковский ручей. Планктонные цилиаты были наиболее многочисленными в водах, прилегающих к населенным пунктам, мелководным заливам и устьям рек. Низким содержанием исследуемых простейших отличались станции, расположенные в центральной части Главного плеса, а также на некоторых участках Моложского плеса (русловые станции у д. Противье и в Весьегонском расширении). Средние для каждого плеса значения плотности и биомассы инфузорий на мелководных станциях находились в пределах 1.0–2.3 млн. экз./м³ и 70–154 мг/м³, а на глубоководных – 0.8–1.2 млн. экз./м³ и 60–92 мг/м³ (табл. 4.34). По данным многолетних наблюдений, развитие инфузорий достигает наибольшего уровня в Волжском плесе, а наименьшего – в Главном.

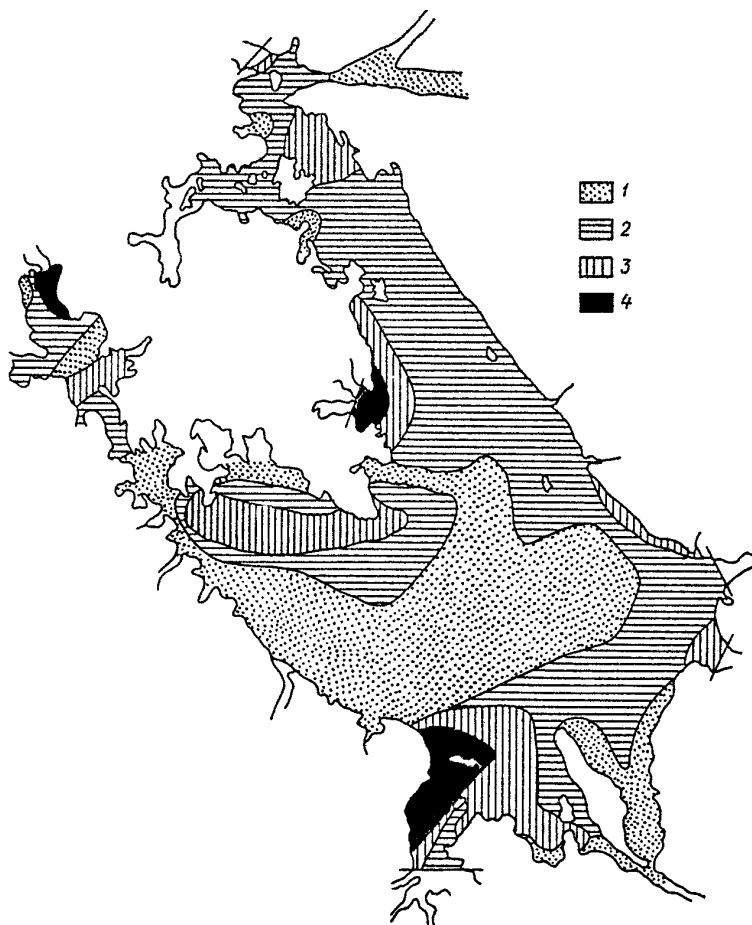


Рис. 4.7. Распределение биомассы планктонных инфузорий по акватории Рыбинского водохранилища, мг/м³:
1 – менее 50, 2 – 50–100, 3 – 100–200, 4 – более 200

Т а б л и ц а 4.34

Средние показатели обилия планктонных инфузорий в плесах Рыбинского водохранилища в 1989 г.

Плеса	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, мг/м ³
Волжский	1050	92
	2250	154
Главный	893	60
	1170	70
Моложский	800	79
	1580	100
Шекснинский	1200	80
	1430	88

Примечание. Над чертой – глубоководная зона, под чертой – мелководная.

Инфузории служат хорошими индикаторами сапробного состояния водоемов. По составу и численности инфузорий Рыбинское водохранилище в целом может быть отнесено к β -мезосапробной зоне (при наличии отдельных районов повышенной сапробности). Средний индекс сапробности на разных участках водохранилища колебался от 1.4 до 2.9. Особенно выделяется Шекснинский плес, подверженный значительному влиянию крупного промышленного центра – г. Череповца. Наиболее высокие значения биологической сапробности отмечались на станциях, расположенных в черте города (между станциями Ягорба и Каргач). Здесь доминировали виды, характерные для α -мезосапробной зоны. Полисапробная зона занимает небольшой непроточный участок залива р. Кошта. Здесь инфузории почти не развивались, за исключением единичных полисапробных форм. Участки, расположенные выше города в реках Шексна и Суда, характеризовались как β -мезосапробные.

Доля инфузорий в общей биомассе планктонного сообщества в различных районах Рыбинского водохранилища изменялась от 0.1 до 9.4%, а в биомассе зоопланктона – от 0.3 до 30.7%. На некоторых станциях количество инфузорий было сопоставимо с количеством коловраточно-рачкового планктона и иногда даже превышало его. По отношению к биомассе фито- и бактериопланктона, являющихся основными источниками пищи для инфузорий, биомасса цилиат составляла в среднем для водоема 2% и 9% соответственно.

Таким образом, планктонные инфузории формируют существенную часть биомассы всех планктонных организмов, что свидетельствует о значительной роли этой группы гидробионтов в функционировании пелагического сообщества Рыбинского водохранилища (Мыльникова, 1993).

Иваньковское водохранилище. Простейшие Иваньковского водохранилища до 1972 г. практически не изучались. Е.С. Неизвестной-Жадиной (1941) в зоопланктоне данного водоема отмечены 4 вида инфузорий. В работе Э.Д. Мордухай-Болтовской (1959) указывается на присутствие в планктоне 6 видов простейших, но их видовые названия не приводятся. Наиболее полное представление об этой группе организмов дают публикации Н.В. Мамаевой (1976, 1979), содержащие данные по их видовому составу, численности, биомассе и развитию в сезонном аспекте в 1972–1973 гг. Общее количество инфузорий (в планктоне, бентосе и перифитоне) в Иваньковском водохранилище составило 103 вида.

В июле 1990 г. и августе 1995 г. нами проводилось изучение планктонных инфузорий Иваньковского водохранилища в русловой части водоема с глубинами 5–14 м, а также в заливах с глубинами около 2 м (Мыльникова, 1992). Доминировали такие виды, как *Tintinnidium fluviatile*, *Strombidium viride*, *Codonella cratera*, *Strombidium velox*, на долю которых приходилось 82% от общей численности инфузорий. Наиболее высоких значений численность и биомасса инфузорий (1.2–9.6 млн. экз./м³; 0.5–1.2 г/м³) достигали в реках Созь, Орша, Шоша, заливах Омутинский и Перетрусово, а также в районе станций Свердлово, Безбородово, Скрылево за счет массового развития доминирующих видов-индикаторов α - β и β -мезосапробной зон. На двух станциях Мошковичского залива, куда сбрасываются подогретые воды Конаковской ГРЭС, температура воды, составлявшая 25–27°C, была на 3–5°C выше, чем на других станциях вне зоны подогрева. Повышение температуры оказывало заметное влияние на развитие простейших. Численность и биомасса инфузорий здесь были значительно меньше, чем на станциях, расположенных выше Конаковской ГРЭС (табл. 4.35).

Т а б л и ц а 4.35

Численность (тыс. экз./м³), биомасса (мг/м³) и сапробность планктонных инфузорий в Иваньковском водохранилище

Станция	Численность		Биомасса		Сапробность	
	1990	1995	1990	1995	1990	1995
Корчева	540	1485	28	127	1.48	1.77
Мошковичский залив	140	231	3	36	2.20	2.00
там же, стоки г. Конаково	160	132	6	23	2.00	2.00
Скрылево, выше Конаковской ГРЭС	1670	1254	98	112	1.80	1.68
Свердлово	4191	1353	557	158	1.40	1.47
Безбородово	1287	1287	111	67	1.40	1.96
Городня	726	594	234	174	1.76	1.80
оз. Выдогощ	396	561	20	80	1.40	1.87
ручей Перемерка	0	0	0	0	0	0
Мигалово	0	726	0	25	0	1.52

Наблюдалось также некоторое повышение сапробности в сторону β - α -мезосапробной зоны. Особо следует отметить ручей Перемерка, куда поступают стоки г. Твери. Инфузории в этом ручье полностью отсутствовали. Сравнение полученных данных по средней численности и биомассе планктонных инфузорий Иваньковского водохранилища с материалами 1972–1973 гг. показало, что в июле и августе 1990 и 1995 гг. характеристики количественного развития были во много раз выше, чем в этот же период 1972–1973 гг. (табл. 4.36).

Таблица 4.36

**Средние показатели численности, биомассы и сапробности планктонных инфузорий
в Иваньковском водохранилище в разные годы**

Показатели	1972 г.	1973 г.	1990 г.	1995 г.
Численность, тыс. экз./м ³	425	190	897	1417
Биомасса, мг/м ³	29	3	98	175
Сапробность	1.73	–	1.63	1.72

Увеличение этих показателей в 90-е годы связано с массовым развитием β -мезосапробов: *Tintinnidium fluviatile*, *Strombidium viride*, *Codonella cratera*, на долю которых приходилось 72% численности и 33% биомассы цилиат. В целом Иваньковское водохранилище может быть охарактеризовано как β -мезосапробный водоем.

1.4. Зоопланктон

Озера верховьев Волги (Стерж, Вселуг, Пено, Волго) населены обычным лимническим зоопланктоном, в составе которого преобладают: среди ветвистоусых рачков – *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *D. cucullata*, *Bosmina coregoni*, *B. longispina*, *B. longirostris*, среди веслоногих – *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, коловраток – *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*. Зоопланктон количественно богат, его биомасса достигает 4–7.6 г/м³ (Столбунова, 1998).

Ниже бейшлота Волга принимает приток – р. Селижаровку, вытекающую из водной системы озера Селигер, населенного обильным и разнообразным зоопланктоном, сходным с таковым вышеописанных озер, но имеющим в своем составе ракообразных, свойственных более северным водоемам и довольно редких в Верхневолжских озерах (*Heteroscope appendiculata*, *Cyclops kolensis*, *Bosmina obtusirostris*).

Ниже слияния с р. Селижаровкой Волга течет через Валдайскую возвышенность, проходит через порожистые участки и характеризуется высокой скоростью течения. После Бенского порога в планктоне остаются только коловратки, имеющие панцирь, такие как *Kellicottia*, *Keratella*. Рачковый зоопланктон здесь отмирает, особенно страдают ветвистоусые, неспособные к нормальной ориентации тела в потоке воды. Общее количество зоопланктона снижается в 15–30 раз по сравнению с Верхневолжскими озерами (Столбунова, 1998).

Иваньковское водохранилище. Ниже г. Твери течение Волги постепенно замедляется, и зоопланктон обогащается. В марте–мае, когда осуществляется основной сброс воды через гидроузел, скорости течений в районе г. Твери особенно высоки. В результате этого происходит размывание верхней части наилка вместе с покоящимися стадиями зоопланктеров, которые сносятся ниже по течению. Население толщи воды от г. Твери вплоть до д. Городня остается относительно бедным в течение всего вегетационного периода (рис. 4.8). Однако из протекающих в черте города рек (Тьмака, Тверца) и из ручья Перемерка со сточными водами в Волгу проникают формы, обычные для загрязненных вод и очистных сооружений. Впадение чистого левобережного притока – р. Орши – обогащает зоопланктон видами, характерными для незагрязненных вод, например *Bosminopsis deitersi*. Ниже по течению на правобережной пойме Волги расположено оз. Выдогощ (глубина до 16 м), прежде самостоятельный водоем, теперь в период половодья объединяющийся с русловой частью, а летом частично отгороженный зарослями водной растительности. Летом температура воды в глубинных слоях составляет 8–10°C, тогда как у поверхности она достигает величины 20–25°C. В результате отмирания водной растительности в котловину озера поступает большое количество детрита, в связи с чем в летний период в придонных слоях образуется заморная зона с высоким содержанием углекислого газа и метана. Зимой метан концентрируется подо льдом. Озеро населено разнообразным озерным зоопланктоном с преобладанием ракообразных; биомасса в поверхностных слоях летом варьирует от 4 до 10 г/м³ (Иваньковское водохранилище, Выдогощ, 1978; Волжский, 1986). В период половодья в водоем поступают воды из мелководного и сильно зарастающего Шошинского плеса, который населен богатым зоопланктоном. В верхней части Шошинского плеса вблизи устьев рек Шоши и Ламы отмечено большое разнообразие коловраток – *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *K. c. tecta*, *Polyarthra vulgaris*, *Pompholyx sulcata*, а также многочисленных видов рода *Brachionus*. На нижних участках возрастает роль ракообразных из родов *Mesocyclops*, *Acanthocyclops*, *Daphnia*, *Chydorus*, *Diaphanosoma*. Общая численность зоопланктона летом достигает 4 млн. экз./м³, а биомасса – 8–11 г/м³ (Столбунова, 1999), в отдельных случаях – до 40 г/м³ (по данным И.К. Ривьер за 1989 г.). Шошинский плес отличается высокой продуктивностью, и поступление больших масс обильного и разнообразного зоопланктона обогащает все участки, расположенные ниже по течению Волги (см. рис. 4.8).

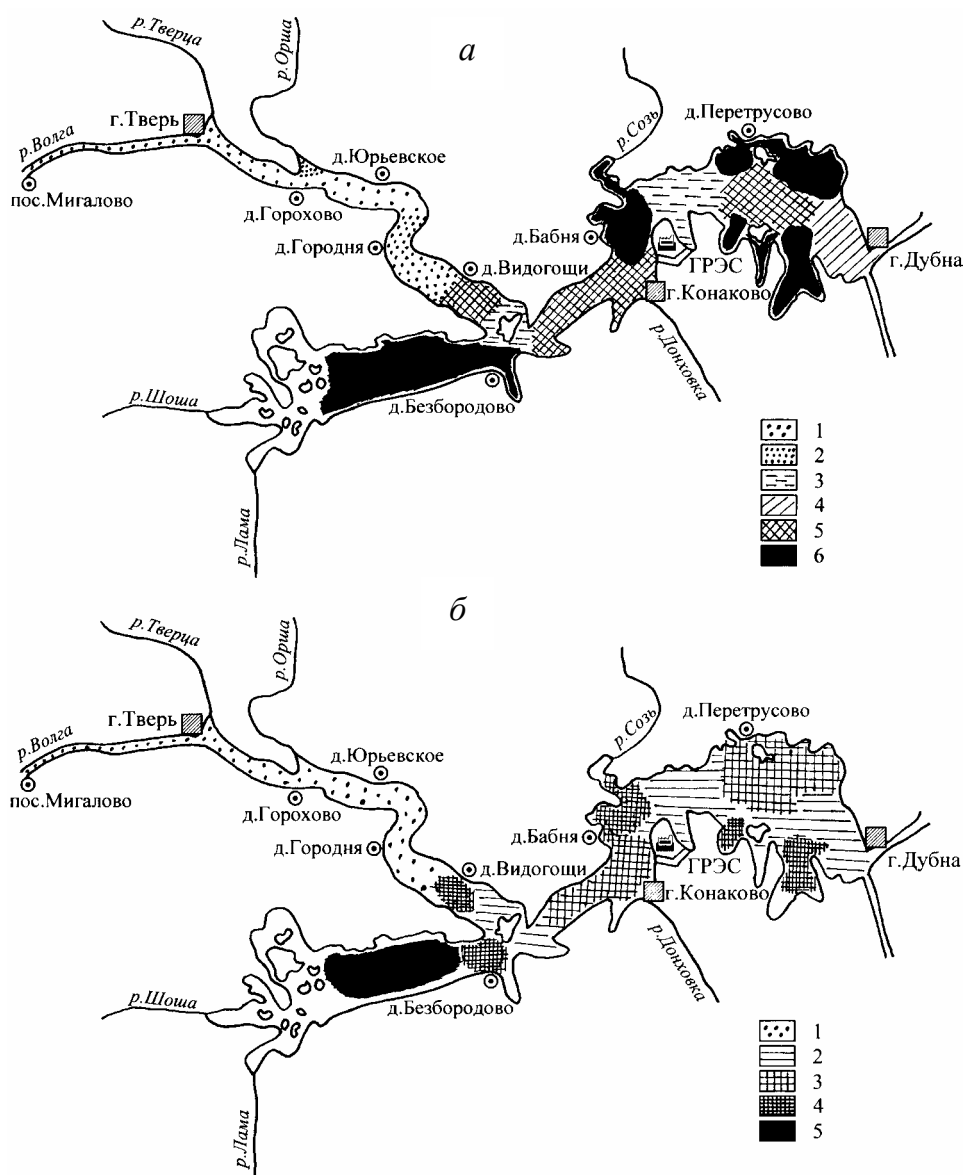


Рис. 4.8. Горизонтальное распределение зоопланктона в Иваньковском водохранилище летом в 90-е годы:

а – биомасса: 1 – 0-0.1 г/м³; 2 – до 1; 3 – 1.1-2; 4 – 2.1-3; 5 – 3.1-4; 6 – 5-11.

б – численность: 1 – 0-100 тыс. экз./м³; 2 – 101-500; 3 – 501-1000; 4 – 1001-1500; 5 – более 2000

Акватория водохранилища от водозабора Конаковской ГРЭС до участка ниже устья Мошкovichского залива находится в зоне влияния Конаковской электростанции. В ее охладительную систему поступают массы воды, населенной рачковым зоопланктоном. Проходя через охладитель, организмы испытывают тепловой шок и гидравлические удары. В канале при выходе из станции они попадают в поток с высокой скоростью течения и затем – в водопад. Большинство крупных (кормовых для рыб) ракообразных погибает, и подогретая вода оказывается сильно обедненной зоопланктоном на всем пути своего распространения. Изменяется способность воды к самоочищению, размножаются сапрофитные бактерии, поселяющиеся на отмерших зоопланктерах (Мордухай-Болтовской, 1975; Ривьер, 1975).

В приплотинном расширении Иваньковского плеса зоопланктон приобретает озерный характер и состоит из ракообразных: дафний, босмин, лептодоры, диапомусов, циклопов. В последние годы реже отмечаются крупные ракообразные северного происхождения: *Heteroscope appendiculata* и *Bythotrephes longimanus*. Это связано с усиливающимся зарастанием водоема и его антропогенным эвтрофированием. Общая биомасса зоопланктона, в среднем составляющая в водохранилище 5–6 г/м³, на приплотинном участке снижается до 2–3 г/м³ (Иваньковское водохранилище..., 1978). Сезонная динамика зоопланктона в Иваньковском водохранилище характеризуется ранне-весенним развитием коловраток рода *Brachionus* и рачков *Bosmina longirostris*. Летом формируется комплекс *Daphnia cucullata* со значительной плотностью *Bosmina coregoni* и *Mesocyclops leuckarti* (Иваньковское водохранилище..., 1978). Общая биомасса зоопланктона (рис. 4.9) за последние 20 лет повысилась в 5 раз (Столбунова, 1999).

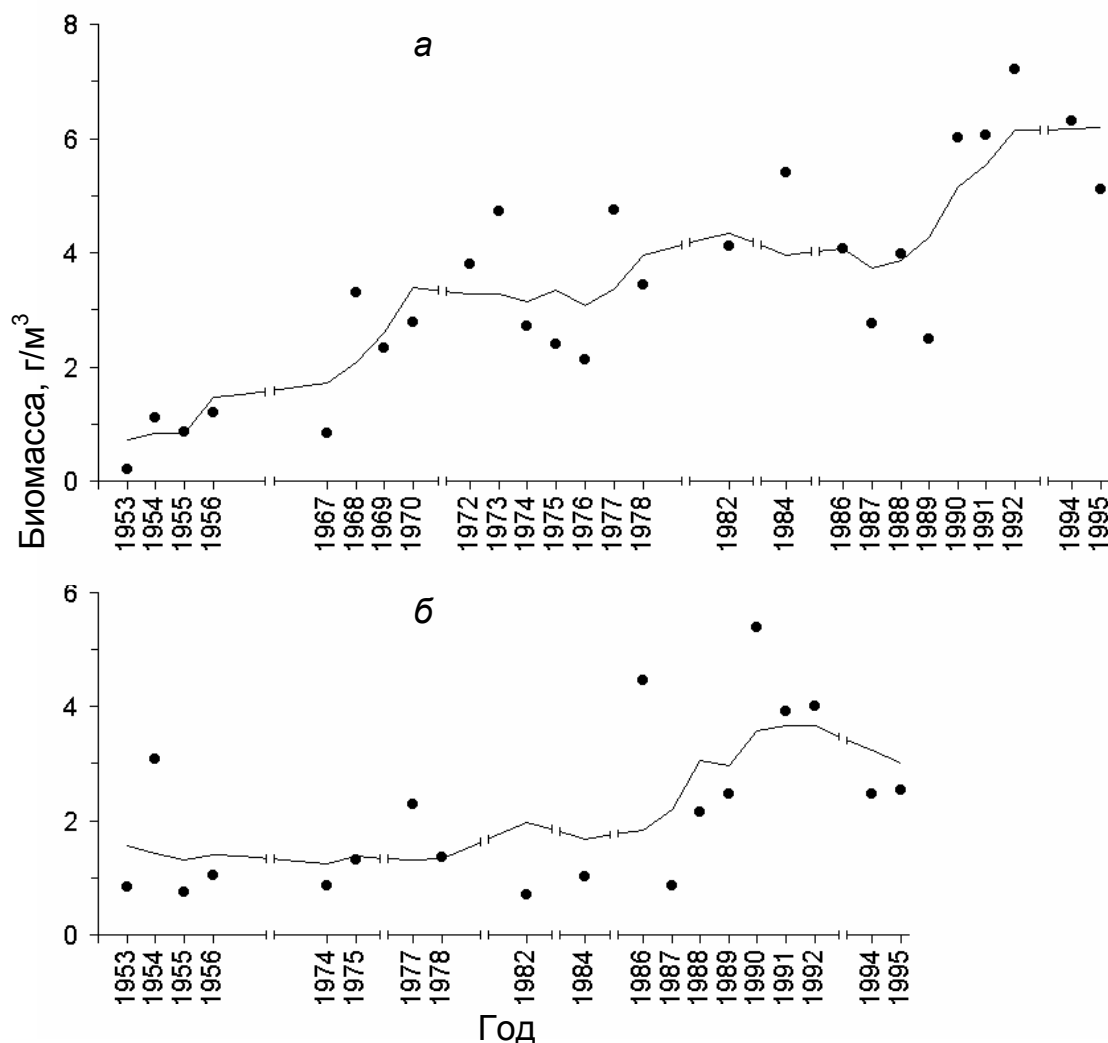


Рис. 4.9. Многолетняя динамика средней биомассы зоопланктона в Иваньковском (а) и Угличском (б) водохранилищах

Изрезанность береговой линии, многочисленные притоки и заливы, большие площади мелководий, а также достаточно стабильный летний уровень воды в Иваньковском водохранилище создают благоприятные условия для произрастания водной растительности. Мелководья составляют почти половину (48%) общей площади водоема, а заросли – почти треть (28%) его мелководной зоны (Экзерцев и др., 1990). Заросли заселяются специфическим зоопланктоном, который отличается от незаросших открытых мелководий и центральных районов водохранилища, расположенных вдоль русла Волги. В заросшей мелководной зоне (от уреза воды до глубины 1.5 м) преобладают прибрежные виды, обычные в зарослях водной растительности. Это крупные ветвистоусые, прикрепляющиеся головными присосками к листьям растений (*Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*), обитающие на поверхностной пленке (*Scapholeberis mucronata*), ползающие по дну (виды из родов *Eurycercus*, *Acroperus*, *Pleuroxus*, *Alona*). В открытых «окошках» воды между растениями в массовых количествах размножаются ветвистоусые рачки (полифемы, босмины, цериодафнии, диафанозомы), которые служат кормовыми объектами для подрастающей молоди рыб. Характерная особенность зоопланктона зарослей – способность образовывать скопления, в которых численность рачков возрастает в 500–1000 раз. Такие скопления формируют полифемы, цериодафнии, диафанозомы, что повышает доступность корма и его потребление мальками (Мордухай-Болтовской, Столбунова, 1982). При сильных волнениях большие количества прибрежных рачков выносятся в открытую часть водоема, где служат легкой доступной пищей для взрослых планктоноядных рыб. В открытые мелководья, в свою очередь, заносятся пелагические формы, быстро погибающие из-за большой мутности воды и присутствия в ней песчаных частиц.

На мелководьях, не защищенных берегами, островами или зарослями, в штилевую погоду состав зоопланктона сходен с составом сообщества открытых районов, но его численность значительно ниже, чем в зарослевой зоне. Биомасса зоопланктона заросших и недоступных для прибойного волнения мелководий достигает 25–55 г/м³, что в 3–7 раз выше по сравнению с открытым побережьем (Столбунова, 1993).

Угличское водохранилище. Угличское водохранилище – водоем речного типа, в котором максимальные скорости течения весной достигают 2 м/с (Волга и ее жизнь, 1978). Обширных высокопродуктивных заросших мелководий здесь нет, и участки водной растительности имеются только в устьях притоков. Площадь зарастания составляет 5% акватории водоема. Верховья водоема принимают зоопланктон озеровидного приплотинного расширения Иваньковского водохранилища, однако его количество снижается из-за существенной проточности (Мордухай-Болтовская, 1959; Столбунова, 1981, 1999). На узких участках Угличского водохранилища (от плотины до устья р. Медведицы) зоопланктон приобретает речные черты и состоит из коловраток и отдельных видов веслоногих. Вблизи Угличской плотины возрастает роль ветвистоусых. Весной, так же, как и в Иваньковском водохранилище, здесь доминируют коловратки, в последнее десятилетие – представители рода *Brachionus*. В это время года значительную биомассу образует *Bosmina longirostris*, летом – *Daphnia cucullata*, а также циклопы из родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Общее количество зоопланктона здесь в 2–3 раза ниже, чем в Иваньковском водохранилище, и составляет в среднем 2.4 г/м³. В последние 5 лет в этих водоемах возросла роль велигеров – личинок моллюска дрейссены, а также рачка *Chydorus sphaericus* (Столбунова, 1996а, 1999).

Состав зоопланктона в прибрежной зоне Угличского и Иваньковского водохранилищ сходен (Столбунова, 1984), но отличается меньшим развитием *Ceriodaphnia*. Максимальная летняя биомасса в зарослях достигает 40 г/м³, средняя – 12 г/м³. В открытом мелководье количество зоопланктона существенно ниже – 2–3 г/м³ (Столбунова, 1993).

Регулярные наблюдения за зоопланктоном этих водоемов, которые проводятся с 1955 г., показали, что в годы с температурой выше среднесезонной (например, 1972–1974) численность зоопланктона возрастала, и в нем преобладали ветвистоусые и коловратки. В более холодные годы (например, 1976–1978) доминировали босмины и дафнии. Численность зоопланктона в большей степени изменялась за счет колебаний количества коловраток (в 5–25 раз), тогда как биомасса (см. рис. 4.9), которая определяется преимущественно ракообразными, варьировала менее заметно (Столбунова, 1985). В Иваньковском водохранилище в маловодные жаркие годы прибрежные виды: *Bosmina longirostris*, *Moina micrura* распространялись на обширных акваториях открытых участков, причем биомасса босмин была необычайно высокой – 423 г/м³ (Иваньковское водохранилище..., 1978). В последние годы отмечено появление циклопа *Acanthocyclops americanus*, характерного для более южных, эвтрофных водоемов.

Рыбинское водохранилище. Это озеровидный водоем, занимающий обширную Молого-Шекснинскую низину. Основным источником формирования его зоопланктона послужил сток из Иваньковского водохранилища и оз. Белого. Раньше прочих образовалось сообщество в Волжском плесе, где озерный зоопланктон из Иваньковского водохранилища нашел более благоприятные условия для своего развития, чем в Угличском. Из оз. Белого через р. Шексну поступали бедные планктоном воды, в связи с чем зоопланктон Шекснинского и Главного плесов формировался намного дольше. После создания Шекснинского водохранилища в 1963 г. поступающая в Рыбинское вода стала значительно богаче ракообразными, что привело к подъему биомассы зоопланктона в Шекснинской части Рыбинского водохранилища. Позднее всего формировался зоопланктон Моложского плеса, поскольку р. Молога была бедна планктонными животными, а распространение зоопланктона по плесу шло против потока (Ривьер, 1998). В настоящее время Моложский плес испытывает наименьшее загрязнение, и в Весьегонском расширении отмечается наибольшая плотность ракообразных, свойственных чистым водам (например, *Bythotrephes*, *Heterocope*). В Шекснинский плес указанные виды попадают из приплотинного участка Шекснинского водохранилища, но на загрязненном участке в районе г. Череповца эти ракообразные погибают (Ривьер, 1993).

В озеровидном водохранилище, имеющем проточные речные верховья и обширный Главный плес, зоопланктон распределен неравномерно. В зонах контакта речных плесов с Главным (экотонах) проточность снижается, усиливается седиментация, утилизируются биогены и поступающее с потоком воды органическое вещество. Количество зоопланктона увеличивается, появляется много озерных форм. Конфигурация водоема и господствующие ветры способствуют перемешиванию водных масс, что приводит к возрастанию плотности животных в зонах циркуляции, которые располагаются в южной части Шекснинского и Моложского плесов (Литвинов, Ривьер, 1991). В зонах седиментации и в центре циркуляционных образований обычно регистрируются значительные скопления планктоноядных пелагических рыб (сетка, чехони, синца), а также молоди окуня и судака. Центральная водная масса Главного плеса относительно бедна зоопланктоном (до 1 г/м³). Наиболее обширные и плотные скопления зоопланктона (5–8 г/м³) наблюдаются в последние годы в верхней части Шекснинского плеса, что связано с антропогенным эвтрофированием (Ривьер, 1993) (рис. 4.10).

Зимой горизонтальное распределение зоопланктона определяется благоприятным кислородным и термическим режимом, наличием пищи. Такие условия складываются в Главном плесе над руслами рек и в котловинах затопленных озер. Здесь температура воды в придонных слоях достигает 3–4.6°C. В слое термо- и окисклина размножаются гетеротрофные и метаноокисляющие бактерии, а также водоросли, потребляющие растворенное органическое вещество и бактерий. В этом горизонте, где условия размножения зоопланктона оптимальны, их плотность достигает 1–3 млн. экз./м³, а биомасса – 2–60 г/м³ (Ривьер, 1986).

Прибрежная зона Главного плеса преимущественно представлена песчаными мелководьями, тянущимися на многие десятки километров. Заросли высшей водной растительности сохраняются только в устьях малых рек, а также в верховьях речных плесов (около 2% мелководий). В штормовую погоду в прибрежной зоне происходит взмучивание иловых отложений, минеральные частицы вызывают отмирание зоопланктона – фильтраторов и седиментаторов (ветвистоусых рачков и коловраток), забивая их пищедобывающие и дыхательные системы.

В тихую и теплую погоду зоопланктон в прибрежье быстро восстанавливается за счет интенсивного размножения, и его биомасса достигает 3–5 г/м³. Количество зоопланктона в зарослях защищенного прибрежья в десятки раз выше по сравнению с незащищенным (Столбунова, 1976, 1993). В Волжском плесе среди водной растительности (на глубине 0.5 м) биомасса составляет 27.5–43 г/м³ (по данным В.Н. Столбуновой за 1997 г.).

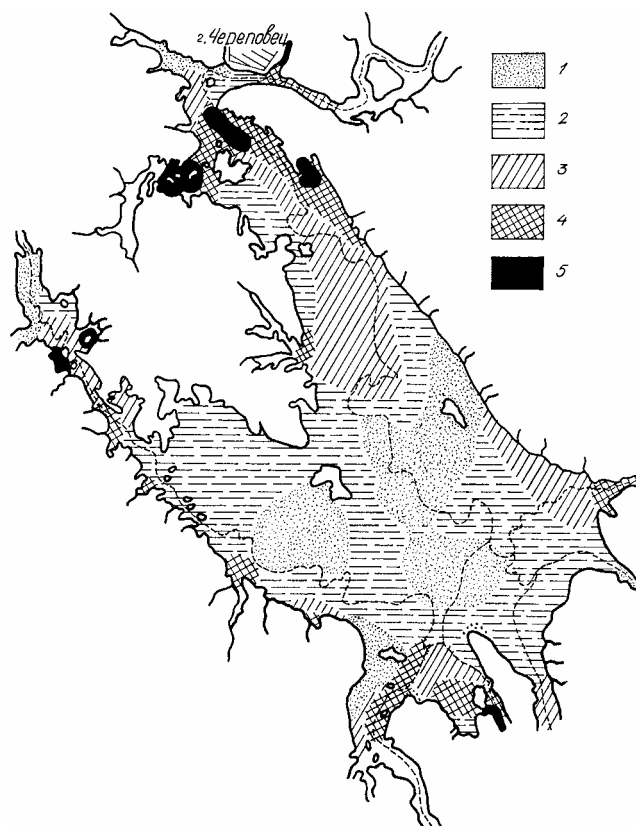


Рис. 4.10. Распределение биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в июле–августе 1989 г.

Биомасса: 1 – до 1 г/м³; 2 – 1.1–2; 3 – 2.1–3; 4 – 3.1–4; 5 – 5–8.

Последовательность развития отдельных видов, численность и общая картина сезонной динамики зоопланктона существенно различаются в отдельных плесах. В речных плесах на динамику зоопланктона влияет приток организмов, привносимых течением. В Главном озеровидном плесе сезонное развитие организмов сходно с таковым в естественных озерах. Весной в водохранилище широко распространяются и некоторое время функционируют зимние формы. Особенно многочисленны после таяния льда *Cyclops kolensis* и коловратки родов *Notholca* и *Keratella*. Запасы кольского циклопа только в центральной части водоема оцениваются величиной порядка 4.5 тыс. т. Этот вид размножается в мае – начале июня, причем по мере прогрева воды зона наибольшей плотности циклопов постепенно перемещается от берегов к центру водохранилища. При повышении температуры до 12–14°C копепоиды IV стадии теряют подвижность и опускаются на дно, где пребывают в состоянии диапаузы до замерзания водоема. Еще быстрее из планктона исчезают зимние виды мелких коловраток рода *Notholca*, а также крупный (до 600 мкм) вид *Conochiloides natans*. Напротив, представители рода *Keratella* начинают активно размножаться и образуют первый весенний максимум численности зоопланктона на всей акватории водохранилища. В конце мая и в июне начинается массовое размножение ракообразных (босмин, а затем дафний). В середине лета количество зоопланктона снижается, и наступает летняя депрессия. Особенно часто это наблюдается при продолжительной штилевой погоде, когда истощаются запасы пищи для организмов-фильтраторов, что в свою очередь приводит к увеличению прозрачности воды. В этот период в сообществе планктона возрастает роль хищных форм ракообразных: битотрефа, лептодоры, гетерокопы, циклопов. Существует мнение, что снижение количества мирных фильтраторов также обусловлено поеданием их хищными ракообразными. В начале осени, по мере увеличения поверхностного стока и взмучивания донных осадков, количество пищи (бактерий, водорослей и детритных частиц) возрастает. В результате, размножение зоопланктона усиливается, и образуется второй, осенний, пик численности, связанный с развитием коловраток и босмин.

Четкая картина сезонной динамики нарушается в Шекснинском плесе, куда поступают сточные воды Череповецкого промышленного комплекса. Они несут биогенные элементы, токсичные вещества и минеральные взвеси, губительно действующие на зоопланктонов и угнетающие их развитие. Кроме того, летом из очистных сооружений и загрязненных малых рек (Кошты, Ягорбы, Серовки) выносятся большое количество несвойственных естественному зоопланктону видов (*Asplanchna siboldi*, *Keratella tropica*). В отдельные периоды на участке от о. Ваганиха до с. Вычелово эти виды интенсивно развиваются и формируют специфическое зоопланктонное сообщество (Ривьер, 1990, 1993; Ривьер, Литвинов, 1997).

В Волжском плесе сезонная динамика зоопланктона искажается под воздействием поступления зоопланктеров из вышележащих водохранилищ, где они развиваются несколько раньше, чем в Рыбинском. Кроме того, стоковые течения по руслу Волги усиливаются за счет работы ГЭС и шлюзов, в результате чего изменяется не только скорость, но и направление течения. В Волжском плесе на протяжении вегетационного периода наблюдается 3–5 сменяющих друг друга пиков численности. Обычно повышение плотности организмов определяется интенсивным размножением 2–4 видов коловраток и ветвистоусых. В формировании летнего максимума также принимают участие циклопы.

На Рыбинском водохранилище с 1956 г. на 6 станциях проводятся регулярные наблюдения за зоопланктоном с использованием единой методики сбора и обработки проб. В результате этих исследований были установлены изменения видовой структуры зоопланктона, колебания его численности и биомассы в зависимости от метеоусловий, тенденции в развитии отдельных видов и всего сообщества в целом. За 40-летний период в сообществе уменьшилось значение олигосапробных видов, характерных для чистых вод (*Kellicottia longispina*), и возросла роль α - и β -мезосапробов, обычных для загрязненных вод, прудов, очистных сооружений (коловраток рода *Brachionus*). В верхневолжских водохранилищах и Волжском плесе Рыбинского один из массовых видов весеннего зоопланктона – *Brachionus calyciflorus*, встречающийся с 1953 г., не распространился в Главный плес (Рыбинское водохранилище..., 1972). В последнее десятилетие возник второй очаг интенсивного размножения коловраток-мезосапробов – Шекснинский плес, где они представлены большим количеством видов. Теперь эти формы обычны в зонах седиментации (границы речных плесов с Главным).

Как и в сообществе коловраток, в видовом составе планктонных ракообразных за период исследований произошли заметные изменения. Возросло количество *Bosmina longispina* (рис. 4.11), которое в период ее массового развития составляет в среднем по водохранилищу 78%. Этот наиболее крупный представитель рода *Bosmina* служит важным объектом питания планктоноядных рыб. Уменьшилась численность и сократилась область распространения рачка-битотрефа – представителя северного озерного комплекса. Обилие же другого крупного вида этого комплекса – ветвистоусого рачка *Limnospira frontosa*, напротив, увеличилось по численности в 2 раза, а по биомассе – до 4 раз (данные Е.А. Соколовой). Общая биомасса зоопланктона за 40 лет наблюдений возросла более чем в 3 раза и колеблется от 1.2 до 1.85 г/м³, составляя за последние 20 лет в среднем 1.43 г/м³ (рис. 4.12). Это связано с накоплением от года к году покоящихся стадий («насыщением среды»); увеличением количества пищи (фито-бактериопланктона), особенно доли мелких форм водорослей; поступлением из Шекснинского и Угличского водохранилищ высокопродуктивных вод, насыщенных планктоном. В настоящее время запасы зоопланктона в Рыбинском водохранилище достаточно велики и не лимитируют рост численности планктоноядных рыб (Ривьер, Баканов, 1984).

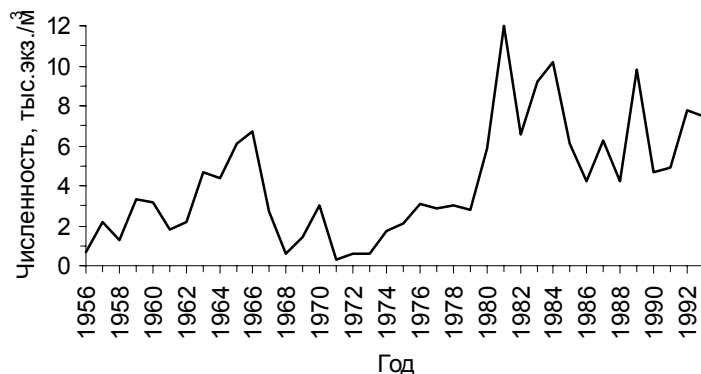


Рис. 4.11. Многолетняя динамика численности *Bosmina longispina* (средние данные по 6 стандартным станциям за вегетационный период, скользящая средняя при 5-летнем осреднении)

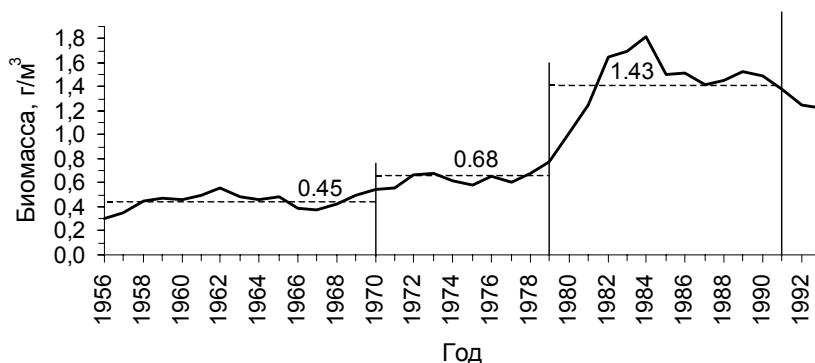


Рис. 4.12. Многолетняя динамика биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища (средние данные по 6 стандартным станциям за вегетационный период, скользящая средняя при 5-летнем осреднении)

Горьковское водохранилище. В речную часть Горьковского водохранилища планктон поступает из Рыбинского через плотину ГЭС. Этот озерный зоопланктон обедняется в результате отмирания ветвистоусых ракообразных в потоке воды и пополняется прибрежными формами, в основном коловратками, поступающими из малых рек, большинство из которых загрязнены. Верхняя речная часть Горьковского водохранилища подвергается значительному антропогенному влиянию. Здесь расположены крупные промышленные центры: Рыбинск, Тутаев, Ярославль, Кострома, Волгореченск. Ниже этих городов число видов зоопланктона сокращается в 1.5–3 раза, численность снижается в 2–7 раз, индекс видового разнообразия – в 2–2.5 раза, индекс сапробности достигает максимальных значений вблизи г. Рыбинска (табл. 4.37).

Таблица 4.37

Влияние городских стоков на характеристики сообщества зоопланктона

Показатели	Рыбинское водохранилище	Горьковское водохранилище, ниже городов				
		Рыбинск	Тутаев	Ярославль	Кострома	Волгореченск
Численность, тыс. экз./м ³	27.4	5.7	6.8	5.2	14.5	4.0
Число видов	17	8	6	12	11	10
Индекс видового разнообразия (Шеннона)	2.80	2.10	1.25	2.15	1.48	1.24
Индекс сапробности (Пантле-Букка)	1.83	2.02	1.49	1.75	1.59	1.78

В речной части водохранилища, в условиях повышенной проточности, прежде всего страдают ветвистоусые ракообразные. Из общего набора видов, поступающих в Горьковское водохранилище с водами Рыбинского, на участке до г. Костромы выпадают *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni* и *B. crassicornis*. В то же время, *Daphnia galeata* характеризуется 100%-ной встречаемостью по всему Горьковскому водохранилищу. Встречаемость 5 из 11 обычных видов «рыбинского» зоопланктона резко снижается, а некоторые полностью исчезают (табл. 4.38).

Общая биомасса зоопланктона на участке от г. Костромы до г. Кинешмы возрастает, а также происходят изменения в соотношении основных групп: увеличивается доля ракообразных (преимущественно веслоногих) и снижается доля коловраток (табл. 4.39). Кормовая ценность зоопланктона возрастает.

Таблица 4.38

Встречаемость различных видов (%) в зоопланктоне Рыбинского и Горьковского водохранилищ (июль–август 1992 г.)

Виды	Рыбинское	Горьковское (речная часть до г. Плес)
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	25	44
<i>Limnospira frontosa</i>	100	56
<i>Daphnia cristata</i>	83	0
<i>D. cucullata</i>	25	33
<i>D. galeata</i>	100	100
<i>Bosmina coregoni</i>	34	0
<i>B. longispina</i>	100	34
<i>B. crassicornis</i>	8	0
<i>Leptodora kindtii</i>	33	61
<i>Bythotrephes longimanus</i>	9	38
<i>Chydorus sphaericus</i>	100	22
Число проб	12	18

Таблица 4.39

Количественные показатели зоопланктона Горьковского водохранилища от верхнего бьефа до г. Кинешма (лето 1992 г.)

Группы организмов	Рыбинское водохранилище	г. Ярославль	г. Кострома	г. Плес	г. Кинешма
Коловратки	<u>10.2</u> 0.015	<u>50.0</u> 0.09	<u>51.7</u> 0.1	<u>15.1</u> 0.02	<u>15.3</u> 0.05
Веслоногие (циклопы, диапомусы)	<u>41.5</u> 0.50	<u>24.5</u> 0.07	<u>31.0</u> 0.47	<u>57.3</u> 0.75	<u>63.7</u> 0.21
Ветвистоусые	<u>3.8</u> 0.19	<u>0.8</u> 0.02	<u>0.9</u> 0.07	<u>1.8</u> 0.10	<u>3.1</u> 0.65
Общий зоопланктон	<u>55.5</u> 0.71	<u>75.3</u> 0.18	<u>83.6</u> 0.64	<u>74.3</u> 0.86	<u>82.1</u> 0.91

Примечание. Над чертой – численность, тыс. экз./м³, под чертой – биомасса, г/м³.

Протяженность речной части Горьковского водохранилища около 300 км, нижней озерной части, где скорость течения падает от 0.2 м/с до 0.07 м/с, – около 100 км. В планктоне озерной части доминируют ракообразные – как поступающие со стоком Рыбинского водохранилища, так и аборигенные формы. Речная часть переходит в озерную ниже устья р. Елнать. На этом участке уже в 60-х годах сформировался обильный зоопланктон с биомассой 13.2 г/м³ (Устеленцева, 1964). Приплотинный участок характеризуется большой глубиной (до 24 м), высокой прозрачностью и низкой численностью бактерий. Средняя биомасса зоопланктона здесь значительно ниже (0.7–0.9 г/м³), чем на границе речного и озерного участков (Кравченко и др., 1975). Летом в приплотинной зоне наблюдается максимальное количество крупных хищных планктонных ракообразных. Если в речной части численность битотрефа составляет 10–20 экз./м³, то в приплотинной – 100–150 экз./м³ (Зозуля, 1979).

На речном участке сезонная динамика зоопланктона сохраняет закономерности, свойственные сообществу озерного, только в тех местах, где скорости течения снижаются. На озерном участке последовательность развития видов, в свою очередь, сходна с наблюдающейся в нижней части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Весной в планктоне доминируют коловратки рода *Brachionus*, а также и циклопы *Cyclops kolensis* и *C. vicinus*. В конце весны и летом развиваются ветвистоусые (дафнии и босмины), циклопы родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. В конце лета и начале осени отмечается повышение количества коловраток.

В речной части Горьковского водохранилища, особенно до р. Костромы, зоопланктон беден и подвергается неблагоприятному воздействию течения, взвеси, загрязнений. В озерной же части он относительно богат и имеет в своем составе крупных ветвистоусых ракообразных, служащих кормовыми объектами для молоди и взрослых рыб. В озеровидном плесе ниже устья р. Елнать летние значения биомассы в зарослях и закрытых от волнения участках побережья достигают 23–31 г/м³ (Вилисова, 1974).

Мелководная зона в речной части Горьковского водохранилища развита слабо. Костромское расширение, представляющее собой обширные заросшие мелководья, затопленные малые озера и извилистое русло р. Костромы, характеризуется богатым и разнообразным зоопланктоном. Здесь присутствуют озерные, речные, прибрежные, зарослевые, донные виды коловраток и ракообразных. Во время весеннего половодья в заливе наблюдается массовое размножение мелких коловраток рода *Synchaeta*. По мере падения уровня воды и развития водной растительности разнообразие зоопланктона возрастает. Количество организмов колеблется на разных участках от единиц до десятков г/м³. Специфичен зоопланктон в затопленном оз. Идоломское, где встречаются озерные виды: гетерокопа, диаптомус, лимносида.

2. Бентосные сообщества

2.1. Пигменты в донных отложениях

Растительные пигменты в донных отложениях отражают наличие органического вещества (ОВ), прошедшего сложный путь преобразований – от синтеза автотрофными организмами до трансформации консументами и редуцентами. Несмотря на интенсивную деструкцию в водной толще и поверхностных отложениях, ОВ минерализуется не полностью и в виде трудноокисляемых соединений накапливается в седиментах. Фонд ОВ донных отложений пополняется осевшей из воды сравнительно свежей органической взвесью и в то же время потребляется в качестве пищи зообентосом и рыбами, а также подвергается бактериальной деструкции. При антропогенном воздействии на водоемы сбалансированность продукционно-деструкционных процессов нарушается: при эвтрофировании за счет внешней нагрузки скорость накопления ОВ опережает его разрушение, при деэвтрофировании происходят истощение внутренних запасов биогенов, уменьшение плодородия грунтов и продуктивности водоема в целом. Мониторинг этих процессов может быть основан на оценке валового содержания растительных пигментов в поверхностных слоях донных отложений. Пигменты донных отложений служат естественными индикаторами (биомаркерами) депонированного органического вещества. Для водохранилищ – резервуаров питьевой воды – сведения о содержании пигментов как показателе наличия ОВ растительного происхождения в донных осадках имеют особое значение, поскольку своеобразный гидрологический режим искусственных водоемов способствует частому взмучиванию поверхностного слоя седиментов и возврату в водную толщу веществ, ухудшающих качество воды.

Разработка лимнологического подхода к изучению пигментных характеристик донных отложений начата в 1993 г. на Рыбинском (Сигарева, Шарапова, 1999а), а затем продолжена на других водохранилищах Верхней Волги (Сигарева, Шарапова, 1998, 1999б; Шарапова, 1999; Шарапова, Сигарева, 2000; Sigareva et al., 1999). Для обеспечения сопоставимости данных по пигментам в воде и грунтах пробы анализировали известным для фитопланктона методом Лоренцена (Lorenzen, 1967), а содержание ОВ определяли по потере массы сухого грунта при прокаливании при 600°C. В настоящем разделе обобщены материалы по валовому содержанию растительных пигментов (хлорофилл в сумме с феофигментами) в сухом осадке и органическом веществе донных отложений, полученные в 1996–1998 гг.

Содержание седиментационных пигментов в водохранилищах Верхней Волги изменяется в зависимости от гидродинамики, морфометрии дна и типа грунта. Как правило, увеличение вклада растительных пигментов отмечается в понижениях рельефа дна, на более глубоких участках с замедленным водообменом, где осевшая из водной толщи взвесь концентрируется и образует отложения. Ранжирование данных, полученных для четырех водохранилищ, по принадлежности к типу грунта показало, что в целом содержание пигментов в илах заметно выше, чем в песках (табл. 4.40). При этом в расчете на грамм органического вещества минимальная концентрация пигментов отмечается для торфянистого ила, а максимальная – для песчанистого и серых илов. Включение

торфа в качестве грунтообразующего материала в таких отложениях, как песок с торфом, торфянистый и торфогенный илы, нарушает последовательность увеличения концентраций пигментов, установленную при расчете на сухой осадок (см. табл. 4.40). Относительное содержание ОВ в седиментах разного типа меняется незакономерно, причем относительное содержание пигментов в органическом веществе не соответствует этим изменениям из-за неоднородности состава и происхождения ОВ, а также различной интенсивности биохимических процессов.

Т а б л и ц а 4.40

Среднее содержание пигментов и органического вещества в различных типах донных отложений (слой 0–2.5 см) водохранилищ Верхней Волги

Тип грунта	Хлорофилл + феопигменты		Органическое вещество, %
	мкг/г сухого грунта	мг/г ОВ	
Песок	1.4 ± 0.4	0.18 ± 0.05	0.7 ± 0.0
Илистый песок	8.5 ± 1.2	0.41 ± 0.04	2.3 ± 0.3
Песок с торфом	30.8 ± 31.1	0.19 ± 0.02	12.6 ± 10.5
Торфянистый ил	37.8 ± 15.3	0.11 ± 0.01	32.3 ± 11.2
Песчанистый ил	97.6 ± 8.7	0.88 ± 0.06	11.4 ± 0.6
Торфогенный ил	136.2 ± 17.2	0.57 ± 0.05	24.3 ± 2.3
Серый ил	137.2 ± 12.1	0.85 ± 0.06	16.6 ± 0.8

С типом грунта связаны не только пигментные характеристики, но и другие количественные параметры различных звеньев трофической цепи. В разнотипных грунтах изменяются численность и биомасса бентосных микроорганизмов, а также вклад различных бактериальных процессов в анаэробную деструкцию ОВ. Так, биомасса макрозообентоса в песках Рыбинского водохранилища в 2–7 раз ниже, чем в серых и песчанистых илах (Поддубная, 1988); в торфянистом иле преобладает минерализация целлюлозы, а в сером иле возрастает вклад сульфатредукции и метаногенеза (Косолапов, 1996).

Данные по седиментационным пигментам можно использовать для характеристики степени загрязнения донных отложений растительной органикой. Нами предложены соответствующие градации для водохранилищ, основанные на аналогичном подходе к оценке трофического статуса озер по содержанию осадочного хлорофилла (Möller, Sharf, 1985). Грунты с концентрациями пигментов до 13 мкг/г сухого осадка характеризуются низким содержанием ОВ (1-й класс качества), 13–60 – средним (2-й класс), 60–120 – высоким (3-й класс) и > 120 – очень высоким (4-й класс), что соответствует олиго-, мезо-, эв- и гипертрофным условиям.

Для большей части образцов донных отложений водохранилищ характерно высокое содержание пигментов, в соответствии с которым исследованные участки относятся к 3-му и 4-му классам. Максимальные для глубоководной зоны величины (387 и 609 мкг/г в 0.5-сантиметровом слое серого ила) получены нами в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на ст. Молога и Переборы, что значительно выше концентрации 120 мкг/г – пороговой для эвтрофных озер (Möller, Sharf, 1985).

Вклад пигментов в органическое вещество на отдельных станциях приближается к 0.15–0.20% – такие величины регистрируются на загрязненных участках озер (Белкина, Васильева, 1999), но он не одинаков в разных водохранилищах, даже для грунтов со сходным (10–20%) содержанием ОВ. Для таких грунтов средние концентрации пигментов (удельные и валовые) в Ивановском и Горьковском водохранилищах выше, чем в Рыбинском и Угличском (табл. 4.41). Следует отметить, что локальное увеличение содержания растительных пигментов в глубоководной зоне водохранилищ, обусловленное понижением рельефа дна, может быть и не связано с антропогенным влиянием.

Т а б л и ц а 4.41

Валовое и удельное содержание седиментационных пигментов в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Валовое содержание, мкг/г сухого грунта	Удельное содержание	
		мг/г ОВ	% от ОВ
Иваньковское	162.0	1.15	0.12
Угличское	97.8	0.74	0.07
Рыбинское	129.4	0.84	0.08
Горьковское	161.0	1.00	0.10

Концентрация седиментационных пигментов значительно возрастает в литорали, куда поступает аллохтонное органическое вещество с водосбора и где идет интенсивный фотосинтез высших водных растений, а также водорослей планктона, перифитона и бентоса. В наиболее продуктивном биотопе литорали – защищенном прибрежье – содержание пигментов во всех типах грунта выше, чем в глубоководной зоне (см. табл. 4.0), а максимальные концентрации отмечаются для макрофитного ила (табл. 4.42). Серые и макрофитные илы можно рассматривать как потенциальные источники вторичного органического загрязнения водоема.

Таблица 4.42

**Среднее содержание пигментов и органического вещества в различных типах донных отложений
в защищенном побережье Рыбинского водохранилища (1998 г.)**

Тип грунта	Хлорофилл + феопигменты		Органическое вещество, %
	мкг/г сухого грунта	мг/г ОВ	
Илистый песок	46.2 ± 5.2	1.51 ± 0.19	3.2 ± 0.2
Материнская порода (глина, песок)	59.5 ± 31.9	0.98 ± 0.28	3.8 ± 0.8
Почва	100.6 ± 36.4	1.12 ± 0.23	8.7 ± 1.7
Серый песчанистый ил	264.1 ± 32.4	2.42 ± 0.14	9.7 ± 0.7
Макрофитный ил	1035.6 ± 171.5	3.96 ± 0.31	25.6 ± 2.5

В органическом веществе защищенной литорали отмечается довольно высокое для донных отложений удельное содержание пигментов (0.1–0.4%). Оно выше, чем в загрязненных зонах озер (Белкина, Васильева, 1999), и приближается к величинам, характерным для функционирующих сообществ, в частности – фитопланктона. Накоплению ОВ в открытом побережье препятствуют активные гидродинамические процессы и значительные колебания уровня, смещающие границу мелководий. В результате ОВ и растительные пигменты в донных отложениях литорали распределяется неравномерно как по площади дна, так и по вертикали колонки грунта, резко убывая с глубиной (табл. 4.43). В целом, содержание седиментационных пигментов уменьшается в годы с низким уровнем: в 1997 г. оно было меньше, чем в 1998 г. при более высоком уровне водохранилища.

Таблица 4.43

**Вертикальное распределение пигментов (мкг/г сухого вещества) в грунтах литорали Рыбинского водохранилища
(глубина 1 м) в годы с различным уровнем**

Год	Число наблюдений	Слой грунта, см		
		0–0.5	0.5–1.5	1.5–2.5
1997	18	114 ± 25	30 ± 6	10 ± 2
1998	21	635 ± 90	207 ± 44	77 ± 16

В глубоководных отложениях изменения концентрации пигментов по вертикали выражены не так явно из-за большей стабильности грунтового комплекса (табл. 4.44).

Таблица 4.44

**Вертикальное распределение пигментов (мкг/г сухого вещества) в грунтах
глубоководной зоны Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (1998 г.)**

Станция	Глубина, м	Слой грунта, см		
		0–0.5	0.5–1.5	1.5–2.5
Устье р. Суды	4.5	124	110	103
Мякса	13.5	191	189	160

Основу пигментного фонда в донных отложениях (70–80%) как в прибрежной, так и глубоководной зоне составляют продукты распада хлорофилла – феопигменты. Более низкие значения, характерные для фитопланктона (20–30%) и являющиеся признаком менее трансформированной растительной органики, в донных отложениях верхневолжских водохранилищ не отмечены.

Как отмечено выше, пигменты донных отложений наряду с другими показателями можно использовать для характеристики трофического состояния водохранилищ. Средневзвешенные концентрации хлорофилла в сумме с феопигментами, рассчитанные по данным табл. 4.40 с учетом площадей, занятых различными грунтами, такими как песок, илистый песок, песчанистый ил, серый ил (Законнов, 1984, 1995) характеризуются минимальными значениями в Рыбинском водохранилище и максимальными – в Горьковском. Такие же величины характерны для мезотрофных озер (Möller, Sharf, 1985). Их последовательность в четырех исследованных водохранилищах соответствует изменениям таких показателей, как скорость аккумуляции фосфора в донных отложениях и деструкция ОВ в толще воды (табл. 4.45).

Более высокие концентрации пигментов зарегистрированы в седиментах Горьковского и Ивановского водохранилищ, которые расположены южнее и по содержанию хлорофилла в планктоне относятся к эвтрофному типу. Это позволяет предположить существование тесной связи валового содержания пигментов в донных отложениях с первичной продукцией планктона и оценить роль не только внутриводоемных процессов, но и зональных (климатических) особенностей в формировании продуктивности водохранилищ.

Содержание седиментационных пигментов, скорость аккумуляции фосфора в донных отложениях и деструкция ОВ в толще воды верхневолжских водохранилищ

Водохранилище	Хлорофилл + феопигменты, мкг/г сухого грунта	Аккумуляция фосфора, г/(м ² ·год)*	Деструкция ОВ, г С/(м ² ·год)**
Иваньковское	48.2±2.9	1.2	160
Угличское	36.4±2.2	1.0	144
Рыбинское	34.4±2.1	0.7	129
Горьковское	59.4±3.7	1.4	185

Примечание. Приводится по: * – Законнов, 1993, ** – Романенко, 1985.

Уровень содержания растительных пигментов свидетельствует о средней степени загрязнения донных отложений водохранилищ Верхней Волги органическим веществом растительного происхождения. Мезотрофный статус водохранилищ, оцениваемый по количеству седиментационных пигментов, можно рассматривать как признак деэвтрофирования.

Таким образом, общее содержание седиментационных пигментов является интегральным показателем продукционно-деструкционных процессов в водной толще и донных отложениях. Соответствие между количеством пигментов и особенностями деструкционных процессов позволяет обоснованно считать хлорофилл и его дериваты индикаторами растительной органики, дающими представление о распределении легкоокисляемого ОВ и биогенных элементов. Все это свидетельствует о значительной информативности растительных пигментов как индикатора качества и количества ОВ в грунтах.

2.2. Простейшие

Простейшие разных систематических групп, раковинные амёбы (Testacea), инфузории (Infusoria) и гетеротрофные жгутиконосцы (Mastigophora), широко представлены в микробентосе. Наиболее полные данные по раковинным корненожкам, наблюдения за которыми проводились на протяжении последних 7–8 лет, к настоящему времени имеются для Рыбинского водохранилища и ряда небольших рек, впадающих в него.

К 1997 г. в Рыбинском водохранилище, а также в реках Ильдь и Сутка зарегистрировано более 20 видов раковинных амёб, принадлежащих к 5 семействам: Arcellidae, Centropxyidae, Cyphoderiidae, Lesquereusidae и Difflugidae, последнее из которых отличается наибольшим видовым разнообразием.

Изучение распространения и динамики численности раковинных амёб на 6 стандартных станциях выявило существенную неоднородность их распределения как по акватории водоема, так и в зависимости от сезона. Наименьшее количество корненожек зарегистрировано в центральной части водохранилища, а наибольшее – в Волжском плесе (станция Коприно) (рис. 4.13).

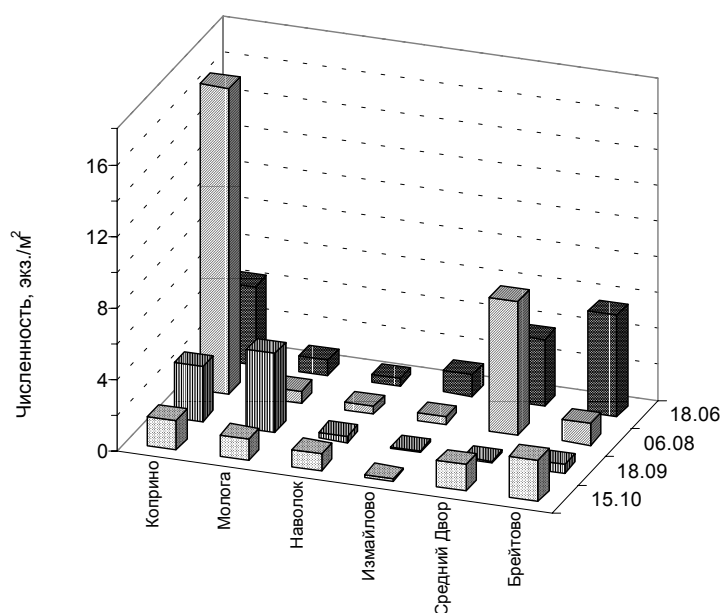


Рис. 4.13. Динамика численности раковинных амёб в Рыбинском водохранилище в 1996 г.

Средняя численность раковинных амёб на ст. Коприно в 1996 г. была равна 6.4 тыс. экз./м², а на ст. Измайлово – 0.4 тыс. экз./м². Максимум численности, отмеченный на ст. Коприно в августе, составлял 17 тыс. экз./м². Численность амёб подвержена межгодовым колебаниям, связанным прежде всего с гидрологической обстановкой (уровень воды, перемешивание и т.д.). Так, в 1993 г. средняя численность корневожек в водоеме за сезон достигала 4.7 тыс. экз./м², что в 1.6 раза выше по сравнению с 1992 г., а в 1994 г. составила всего лишь 2.8 тыс. экз./м².

Исследования 1991–1995 гг. показали, что в сезонной динамике количества раковинных амёб в Рыбинском водохранилище имеются два пика, приходящиеся на июль и август. На мелководьях и в небольших реках сезонная динамика численности может носить несколько иной характер (рис. 4.14). Как правило, обилие раковинных амёб заметно возрастает на мелководных станциях (в реках Сутка и Ильдь). Например, в 1994 г. средняя за сезон численность корневожек в устье р. Сутка была равна 13.3 тыс. экз./м², а в р. Ильдь – 22.8 тыс. экз./м². Абсолютный максимум численности (128 тыс. экз./м²) был зарегистрирован в августе 1994 г. в р. Ильдь.

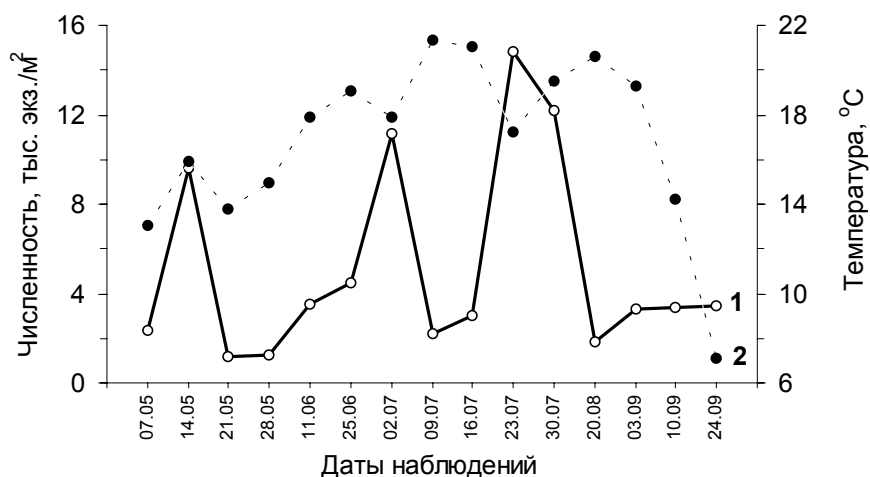


Рис. 4.14. Динамика численности раковинных амёб (1) и температуры воды (2) в р. Сутка в 1996 г.

В результате проведенных исследований обнаружено более 20 видов Testacea. Наиболее распространены представители двух родов – *Centropixis* и *Diffugia*. В последнем отмечено наибольшее число видов.

2.3. Зообентос

Зообентос верхневолжских водохранилищ, как и других водоемов, подразделяется на макро- и мейобентос. Это подразделение вызвано различиями в методике исследований и, по существу, условно. Практически все младшие возрастные группы хирономид, поденок, олигохет и моллюсков, имеющие размеры менее 2–3 мм, принадлежат к «псевдомейобентосу». Более крупных донных беспозвоночных принято относить к макрозообентосу.

2.3.1. Мейобентос

Одной из составных частей донного населения водоемов является мейобентос (донная мейофауна). Это богатое по составу сообщество представляет собой «естественно-экологическое объединение определенных систематических групп бентоса, которые выработали в процессе эволюции сравнительно небольшие размеры и массу и занимают определенные экологические ниши в донных биоценозах, часто играя в них весьма специфическую роль» (Курашов, 1994). В бассейне Верхней Волги основу мейобентоса образуют представители следующих групп беспозвоночных: круглые (Nematoda) и малощетинковые (Oligochaeta) черви; тихоходки (Tardigrada); водяные клещи (Hydrachnellae); ветвистоусые (Cladocera), ракушковые (Ostracoda) и веслоногие (Cyclopoida и Harpacticoida) рачки; личинки комаров-звонцов (Chironomidae); моллюски (Mollusca).

Вся донная мейофауна условно делится на две части (Численко, 1961) – эумейобентос (собственно мейобентос) и псевдомейобентос (временный мейобентос). Животные эумейобентоса на всех стадиях жизненного цикла имеют небольшие размеры и принадлежат к мейофауне. Псевдомейобентос включает в себя молодь более крупных видов, которые по мере роста переходят в размерную группу макрозообентоса. Это моллюски, многие малощетинковые черви, большинство личинок комаров-звонцов и других водных насекомых.

Одни организмы мейобентоса обитают в толще грунта, другие – держатся в самом верхнем его слое на границе с водой, третьи – способны активно плавать в придонном слое воды. Соответственно этому выделяют инфауну, эпифауну и планкто- или нектобентос (Гурвич, 1969; Жадин, 1940). В состав инфауны входят некоторые виды круглых и малощетинковых червей, ветвистоусые рачки рода *Ilyocryptus* (Чиркова, 1984). Многие виды кладоцер и остракод, а также практически все придонные циклопы и водяные клещи относятся к планктобентосу. Большинство же организмов мейобентоса принадлежит к эпифауне в связи с тем, что на границе «вода – донные осадки» складываются наиболее благоприятные экологические условия для бентосных животных. Ис-

ключение составляют прибойная зона побережья (литораль), участки с сильными течениями и некоторые другие биотопы. К эпифауне относятся и молодые стадии (копеподиты) планктонных видов циклопов, которые опускаются на поверхность грунта во время периода покоя (диапаузы).

В структуре мейобентоса выделяются также гомо- и гетеротопные группировки организмов (Николаев, 1968). Все фазы жизненного цикла гомотопных видов связаны с дном, в то время как у гетеротопов здесь проходит только определенная часть жизни. В свою очередь, среди гетеротопов, наряду с видами, никогда не покидающими водной среды, встречаются организмы, у которых отдельный жизненный период проходит вне водоема. Первые, по терминологии Н.Ф. Реймерса и А.В. Яблокова (1982), могут быть названы монобионтами, вторые – дибионтами. Характерным примером гетеротопов-монобионтов служат планктонные виды циклопов, у которых к мейобентосу принадлежат только определенные стадии копеподитов во время диапаузы. Комары-звонцы и другие водные насекомые являются гетеротопами-дибионтами, так как для них обязательна воздушная фаза в жизненном цикле. Массовые гетеротопные виды могут играть значительную роль в количественной динамике мейобентоса, в определенные периоды появляясь на дне или покидая его в соответствии с циклами своего развития.

К настоящему времени донная мейофауна бассейна Верхней Волги изучена недостаточно полно. В большинстве опубликованных работ содержатся сведения о мейобентосе Рыбинского водохранилища (Баканов, 1982; Гагарин, 1985, 1986, 1990; Гусаков, 1993, 1999, 2000; Мордухай-Болтовской, 1955; Мордухай-Болтовской и др., 1958). Имеются некоторые данные по Ивановскому и Горьковскому водохранилищам (Величко, 1975, 1985; Мордухай-Болтовской, 1961; Чиркова, Величко, 1974). В Угличском водохранилище анализ сообщества мелких донных беспозвоночных до сих пор не проводился. Недостаточно исследованы и небольшие водоемы региона – реки, озера, пруды. Более интенсивное изучение мейобентоса водохранилищ Верхней Волги, проведенное в последние годы, позволило получить дополнительные данные о составе, структуре, распределении и сезонной динамике этого сообщества.

Доминирующие представители и количественные характеристики мейобентоса. Видовой состав мейобентоса Верхней Волги представлен типичным для Европейской части России озерно-речным комплексом. Количественная оценка сходства видового состава сообществ в водохранилищах региона затруднена ввиду разной степени изученности. Тем не менее, даже по имеющимся данным, можно с уверенностью сказать, что набор доминирующих видов в них существенно не различается. Практически на всех биотопах наибольшим разнообразием характеризуются круглые черви, составляющие до половины всего списка видов. Значительный вклад в видовое богатство сообщества вносят также ветвистоусые и ракушковые рачки, циклопы, малощетинковые черви и личинки хирономид. Число видов в отдельных пробах мейобентоса верхневолжских водохранилищ может достигать 90. Максимальное видовое богатство наблюдается, как правило, в конце лета – в зарастающем побережье водохранилищ и на участках со средней глубиной в центральных частях водоемов. В этих же биотопах довольно часто регистрируются максимальные показатели численности и биомассы донной мейофауны. Однако «рекордные» значения этих величин отмечены в зоне наибольших глубин, где в массе скапливаются покоящиеся копеподиты пелагических циклопов (Гусаков, 2000, 2001).

В целом, качественные и количественные характеристики мейобентоса водохранилищ Верхней Волги определяются физико-химическими свойствами грунта и гидродинамическим режимом определенных участков дна.

Ивановское водохранилище. В теплый период года на центральных участках водоема, где грунты представлены преимущественно серым илом и сильно заиленными песками, в мейобентосе доминируют циклопы, олигохеты, клadoцеры, остракоды и нематоды (Величко, 1975; Ивановское водохранилище..., 1978; Чиркова, Величко, 1974) (табл. 4.46).

Т а б л и ц а 4.46

Средняя численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) мейобентоса в Ивановском водохранилище в июле 1991 г.

Группа	Зона зарослей		Глубоководная зона	
	N ± SE	B ± SE	N ± SE	B ± SE
Nematoda	56.2±32.6	0.24±0.12	7.1±2.1	0.03±0.00
Polychaeta	–	–	13.3±13.3	0.22±0.22
Oligochaeta	12.1±4.5	0.14±0.07	60.6±30.8	0.60±0.14
Tardigrada	0.2±0.1	< 0.01±0.00	0.1±0.1	< 0.01±0.00
Hydrachnellae	0.4±0.2	0.09±0.05	0.1±0.1	0.03±0.02
Cladocera	44.8±22.5	1.13±0.56	10.3±0.56	0.51±0.27
Cyclopoida	7.3±3.0	0.29±0.14	189.6±129.0	6.16±4.24
Harpacticoida	0.7±0.4	0.01±0.00	0.6±0.3	0.01±0.01
Ostracoda	9.0±4.7	0.24±0.09	10.3±3.8	0.49±0.28
Chironomidae	17.0±4.6	1.19±0.34	1.6±0.7	0.09±0.04
Mollusca	5.2±2.2	1.40±0.35	0.7±0.3	0.44±0.27
Varia	0.4±0.2	0.01±0.00	0.1±0.1	< 0.01±0.00
Эумейобентос	126.2±60.8	2.07±0.91	258.9±124.2	7.35±4.22
Псевдомейобентос	27.4±7.6	2.69±0.68	35.3±14.7	1.22±0.54
Сообщество в целом	153.6±67.7	4.76±1.55	294.2±123.6	8.57±4.47

Примечание. SE – ошибка средней; прочерк – представители не обнаружены.

Максимальные значения численности (910 тыс. экз./м²) и биомассы (31 г/м²) сообщества в водохранилище отмечены в июле 1991 г. в Шошинском плесе (район п. Безбородово) на глубине 9 м. При этом по обоим показателям более 80% приходилось на покоящихся копеподитов пелагического циклопа *Cyclops vicinus*. В среднем общее количество циклопов в водохранилище возрастает с увеличением глубины на участках затопленного русла Волги, где представители группы обычно составляют более 50% численности и биомассы всей мейофауны (Иваньковское водохранилище..., 1978). Численность малощетинковых червей в профундали водохранилища достигает 43 тыс. экз./м², а биомасса – 0.8 г/м² (26% и 18% от всей мейофауны соответственно). В 1991 г. в зоне влияния подогретых сбросных вод Конаковской ГРЭС (Мошковичский залив) численность олигохет составляла 213 тыс. экз./м². Более 90% всех особей приходилось на червей из рода *Aeolosoma*.

Максимальное количество ветвистоусых рачков в водохранилище превышает 30 тыс. экз./м² (19% от всего мейобентоса) и 1.8 г/м² (25%). Сходные значения отмечены и для ракушковых рачков. Численность круглых червей в мейофауне данного водоема достигает 110 тыс. экз./м² и более (Иваньковское водохранилище..., 1978), но в биомассе заметной роли они не играют. После вселения в водоем полихеты *Hypania invalida* ее молодь (размером менее 3 мм) на отдельных русловых участках заняла доминирующее положение в сообществе мейобентоса, составляя до половины его численности и биомассы.

Мейобентос большей части прибрежной зоны водохранилища по обилию близок к мейобентосу центральной части водоема, но более разнообразен. В открытой литорали на серых илах и в разной степени заиленных песках преобладают кладоцеры, олигохеты, циклопы и нематоды. Общая численность мейофауны здесь составляет в среднем 43.9–113.1 тыс. экз./м², биомасса – 1.4–2.2 г/м² (Иваньковское водохранилище..., 1978). В заросшем прибрежье донная мейофауна значительно богаче за счет фитофильных видов малощетинковых червей, ветвистоусых и ракушковых рачков, личинок комаров-звонцов. Наиболее богато сообщество смешанных зарослей гречихи, рдеста, роголистника, телореза. Беднее всего мейобентос среди заболачивающихся участков, заросших хвощем и тростником (Иваньковское водохранилище..., 1978). Количественные показатели донной мейофауны в зарослях существенно зависят от степени гидродинамической нагрузки на конкретные участки мелководья. Например, в июле 1991 г. численность и биомасса мейобентоса как в разреженных зарослях рдеста, расположенных на слабо защищенных от волнения и течения участках прибрежья, так и в открытой литорали, были сходными (48.5–55.5 тыс. экз./м² и 1.3–2.8 г/м²). В зарослях, частично изолированных от основной акватории водоема, эти величины были существенно выше (206.5–397.4 тыс. экз./м² и 8.2–8.8 г/м²).

Эумейобентос в водохранилище по средним показателям численности обычно значительно превосходит псевдомейобентос. По средним значениям биомассы псевдомейобентос преобладает в зарослях водной растительности, где плотность «тяжелой» фауны (личинок хирономид и молоди моллюсков), как правило, больше, чем в других донных биотопах (см. табл. 4.46). В среднем для водоема мейобентос составляет 10–20% биомассы макрозообентоса (Волга и ее жизнь, 1978).

Рыбинское водохранилище. Первые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища появились в начале 50-х годов. В это время изучение мейофауны не носило специального характера, а сопутствовало исследованию других сообществ водных животных. Возможно, с этим связаны первоначальные выводы об относительной бедности мейобентоса водоема. Так, Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1955) отмечал, что средняя биомасса мелких донных беспозвоночных в водохранилище не превышает 0.2–0.3 г/м². В конце 70-х – начале 80-х годов было показано, что сообщество донной мейофауны Рыбинского водохранилища достаточно богато для водоемов данной климатической зоны (Баканов, 1982). За пределами прибрежья биомасса колебалась от 0.2–1.4 г/м² (в мае) до 0.6–3.8 г/м² (в августе). В августе, на пике своего развития, мейобентос играл значительную роль в донной фауне, составляя 17–30% общей биомассы бентоса.

Дальнейшие исследования (Гагарин, 1985, 1986, 1990; Гусаков, 1993, 2000, 2001) показали, что в мейобентосе глубоководной зоны водохранилища по численности доминируют круглые черви и низшие рачки (циклопы, гарпактициды и остракоды), по биомассе – рачки и молодь моллюсков (табл. 4.47). В Рыбинском водохранилище, так же как и в Иваньковском, копеподиты циклопов нередко образуют значительные скопления и господствуют в сообществе. Например, в сентябре 1990 г. копеподиты составляли 57–73% численности (236–619 тыс. экз./м²) и 61–74% биомассы (9.0–19.8 г/м²) мейобентоса. Наряду с *Cyclops vicinus*, который преобладает в Иваньковском водохранилище, в Рыбинском ведущая роль часто принадлежит копеподитам *C. kolensis* и *Diacyclops bicuspidatus*. Высоких значений в конце лета и начале осени достигает в профундали также количество ветвистоусых и ракушковых рачков. Например, по данным 1990 г., плотность первых в Центральном плесе была равна 167 тыс. экз./м², биомасса – 7.8 г/м² (по 19% от суммарных для сообщества величин), а вторых – 124 тыс. экз./м² и 14.1 г/м² (14% и 34% соответственно). Численность круглых червей в глубоководной зоне водоема обычно не превышает 200 тыс. экз./м², составляя до 55% от общей. Как и в Иваньковском водохранилище, именно в глубоководной зоне Рыбинского отмечены максимальные для данного водоема показатели численности и биомассы мейобентоса – 914 тыс. экз./м² и 41 г/м² соответственно.

На чистых и слабозаиленных песках открытого прибрежья в течение года по количеству особей преобладают круглые черви и личинки комаров-звонцов. Последние, как правило, доминируют и по биомассе. В вегетационный период к этим двум группам присоединяются также ветвистоусые рачки и гарпактициды (Гагарин, 1985; Гусаков, 1993, 1999) (см. от 2–3 десятков до 200–220 тыс. экз./м², а биомасса лишь изредка превышает 0.5 г/м². Количество хирономид в это же время равно 30–80 тыс. экз./м² и 1.5–4.5 г/м². Численность ветвистоусых рачков к концу лета достигает 300 тыс. экз./м², а биомасса – 5.0 г/м². В незащищенной литорали в безледный

Таблица 4.47

**Средняя численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) мейобентоса
в Рыбинском водохранилище в сентябре–октябре 1990 г.**

Группа	Прибрежная зона		Глубоководная зона	
	N ± SE	B ± SE	N ± SE	B ± SE
Nematoda	85.4±17.2	0.15±0.03	41.0±7.7	0.13±0.03
Oligochaeta	4.1±0.9	0.04±0.01	5.7±0.9	0.09±0.02
Tardigrada	2.8±1.3	0.02±0.01	0.2±0.1	< 0.01±0.00
Hydrachnellae	0.5±0.1	0.09±0.03	1.4±0.2	0.38±0.10
Cladocera	37.1±11.3	0.56±0.17	42.2±10.7	1.45±0.48
Cyclopoida	5.8±1.7	0.16±0.06	153.4±43.6	4.69±1.33
Harpacticoida	11.7±4.5	0.13±0.05	9.7±2.0	0.23±0.06
Ostracoda	2.5±1.2	0.07±0.04	21.7±7.2	1.37±0.80
Chironomidae	16.2±4.6	0.91±0.21	8.6±2.2	0.45±0.10
Mollusca	0.7±0.3	0.83±0.45	2.5±0.5	1.83±0.59
Varia	0.4±0.2	0.10±0.05	0.1±0.1	0.01±0.01
Эумейобентос	149.2±25.0	1.20±0.27	272.7±61.6	8.27±2.33
Псевдомейобентос	18.0±4.6	1.97±0.57	13.7±2.0	2.37±0.57
Сообщество в целом	167.2±27.5	3.05±0.78	286.6±62.3	10.60±2.97

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 4.46.

период количественные показатели сообщества существенно зависят от степени волнового воздействия на конкретные участки дна водоема и поэтому варьируют в очень широких пределах. Например, в сентябре–октябре 1990 г. значения численности мейофауны колебались здесь от 6 до 428 тыс. экз./м², а биомассы – от 0.2 до 13.7 г/м². В Рыбинском водохранилище, как и в Ивановском, в покрытом водной растительностью прибрежье мейобентос заметно разнообразнее за счет фитофильных видов. Средняя численность мейофауны заросшей литорали в разные годы меняется от 50 до 200 тыс. экз./м², а биомасса – от 3.0 до 5.0 г/м². Доминируют ветвистоусые рачки и круглые черви. Наиболее беден мейобентос в зарослях тростника, где его видовой состав сходен с таковым открытого мелководья.

В целом, количественные показатели мейобентоса в прибрежной части Рыбинского водохранилища по средним значениям обычно меньше, чем в глубоководной. Эумейобентос в обеих зонах существенно превосходит псевдомейобентос по численности. За пределами литорали он богаче и по биомассе (см. табл. 4.47).

Горьковское водохранилище. В первые годы после начала заполнения водохранилища (1956–1957 гг.) дно его озерной части было заселено личинками комаров-звонцов и ветвистоусыми придонными рачками – хидоридами. Однако общая биомасса в озерной части оставалась низкой. В редких случаях она достигала 1.0–1.5 г/м², в среднем – 0.4 г/м², составляя около 10% биомассы макрозообентоса. Мейофауна зарослей в это время, в связи с крайне слабым развитием последних, играла малозаметную роль в жизни водоема, а ее состав был близок к таковому Рыбинского и Ивановского водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1961).

В дальнейшем исследования мейобентоса озерной части Горьковского водохранилища не проводились. Был изучен только речной участок от г. Костромы до г. Плеса (табл. 4.48). Эта часть водоема испытывает существенное влияние Рыбинского гидроузла, работа которого определяет скорость течения и характер распределения донных отложений. Ложе русловой части, где наблюдаются максимальные течения, покрыто преимущественно чистыми и слабо заиленными песками (иногда с ракушечником). Основное осаждение взвесей и образование илистых грунтов происходит ближе к берегам – на прирусловых склонах, в излуцинах, заливах и затонах. По данным В.В. Законова (1993), ниже г. Костромы в донных отложениях наблюдается повышенное содержание органического вещества вследствие аккумуляции взвесей, приносимых из Рыбинского водохранилища.

Влияние течения на русловые биотопы, отсутствие сильного волнения в прибрежье, незначительные сезонные колебания уровня воды наряду с особенностями распределения грунтов закономерно отражаются на характере и количественных показателях сообщества мейобентоса в прибрежье и глубоководной зоне этого участка. Здесь, в отличие от Ивановского и Рыбинского водохранилищ, средние значения численности и биомассы как общей мейофауны, так и большинства групп организмов, входящих в ее состав, были выше в литорали, чем в профундали (см. табл. 4.48).

В мае 1992 г. на русле, в связи с сильными весенними течениями, по числу особей лидировали представители инфауны – круглые и малощетинковые черви. Нематоды иногда составляли более 88% численности всей мейофауны (до 84 тыс. экз./м²), а олигохеты – 20–34% (до 32 тыс. экз./м²). В литорали на участке от г. Костромы до с. Чернопенье в весенний период по численности доминировали те же группы: плотность круглых червей достигала 75% от всего мейобентоса (37–123 тыс. экз./м²), а малощетинковых – 40% (12–176 тыс. экз./м²). Ниже по течению значительную конкуренцию им составляли циклопы – до 20% (более 60 тыс. экз./м²) и гарпактициды – до 37% (более 165 тыс. экз./м²). Эти группы, наряду с молодью моллюсков и хирономидами, занимали ведущее место и в биомассе мейобентоса. Для рачков, за исключением малочисленных остракод, было характер-

но увеличение количественных показателей и доли в сообществе от верхних участков исследованного района к нижним. Это, по-видимому, связано с постепенным ослаблением течения по мере удаления от плотины Рыбинской ГЭС.

Таблица 4.48

Средняя численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) мейобентоса на речном участке Горьковского водохранилища в 1992 г.

Группа	Прибрежная зона				Глубоководная зона			
	май		июль		май		июль	
	N ± SE	B ± SE	N ± SE	B ± SE	N ± SE	B ± SE	N ± SE	B ± SE
Nematoda	71.3±9.5	0.14±0.02	40.0±10.0	0.10±0.04	39.3±10.0	0.08±0.03	45.0±9.6	0.07±0.02
Oligochaeta	46.6±16.8	11.0±0.16	11.0±2.9	0.18±0.06	9.4±3.6	0.16±0.07	8.3±6.1	0.13±0.09
Tardigrada	30.3±24.9	0.46±0.39	2.7±1.2	0.02±0.01	0.2±0.1	<0.01±0.00	0.4±0.2	<0.01±0.00
Hydrachnellae	0.6±0.2	0.07±0.03	0.5±0.2	0.09±0.05	0.2±0.1	0.05±0.04	0.6±0.3	0.08±0.05
Cladocera	8.4±4.3	0.45±0.24	63.3±27.3	1.85±0.75	1.2±0.8	0.08±0.06	45.6±37.8	1.26±1.03
Cyclopoida	15.5±6.2	0.47±0.20	82.5±29.0	2.35±0.98	5.9±3.8	0.18±0.11	78.2±7.8	2.35±0.48
Harpacticoida	51.8±18.7	0.90±0.34	16.8±6.0	0.38±0.20	4.6±2.5	0.06±0.03	10.3±3.5	0.15±0.06
Ostracoda	<0.1±0.0	<0.01±0.00	—	—	—	—	—	—
Chironomidae	5.8±1.5	0.58±0.17	1.5±1.3	0.06±0.05	1.6±0.7	0.22±0.10	0.4±0.1	0.03±0.02
Mollusca	1.4±0.5	1.42±0.59	4.9±1.0	2.68±0.73	1.2±0.4	1.25±0.56	2.6±1.1	1.23±0.77
Varia	0.2±0.1	0.02±0.01	0.3±0.2	0.01±0.00	—	—	0.5±0.4	0.18±0.12
Эумейобентос	221.5±56.7	2.83±1.00	210.7±23.9	4.83±1.02	58.5±12.7	0.55±0.24	170.7±49.0	3.96±1.34
Псевдомейобентос	10.3±1.9	2.09±0.63	12.8±2.6	2.88±0.72	5.0±1.9	1.52±0.65	7.2±1.9	1.52±0.76
Сообщество в целом	231.8±57.9	4.92±1.46	223.5±21.7	7.71±0.80	63.5±13.6	2.07±0.77	177.9±50.2	5.47±1.35

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 4.46–4.47.

Летом, при снижении проточности, практически на всех русловых и прибрежных станциях как по численности, так и по биомассе лидирующее положение занимали циклопы и кладоцеры (см. табл. 4.48). Общая численность циклопов в профундали в июле достигала 63–105 тыс. экз./м² (до 80% от общей), биомасса – 0.8–3.8 г/м² (до 83%). В прибрежье эти величины были равны 30–187 тыс. экз./м² (до 76%) и 0.7–6.1 г/м² (до 71%) соответственно. Численность ветвистоусых рачков и на русле, и в литорали достигала 190 тыс. экз./м² (53–65% от суммарной величины), а биомасса – более 5 г/м² (58–62%).

В целом, на исследованном участке Горьковского водохранилища минимальные значения видового разнообразия (10–20 видов и форм), численности (4–40 тыс. экз./м²) и биомассы (менее 1 г/м²) мейобентоса наблюдались весной в русловой зоне выше г. Костромы, а максимальные (45–65 таксонов, 300–600 тыс. экз./м² и 10–15 г/м² соответственно) – в этот же период, но в прибрежье у г. Волгореченска. Летом при более низких скоростях течений различия между прибрежной и русловой зонами нивелировались (см. табл. 4.48).

Сезонная динамика. Сезонная динамика мейобентоса изучена в 1990–1993 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на открытой литорали и глубоководных участках – затопленном русле Волги и русле впадающей в нее р. Сутки (Гусаков, 1993, 1997, 1999, 2000) (рис. 4.15).

В прибрежье развитие сообщества находилось в сильной зависимости от уровня режима, определяющего периоды осушения и промерзания участков литорали, и степени волнового воздействия на биотопы. Сроки осушения и промерзания мелководий варьировали из года в год. Так, в 1991 г. лед на исследованных станциях опустился на дно только к концу марта (предыдущий год был многоводным), после чего сразу же начался весенний подъем уровня. Зимой 1991–1992 гг. эти участки осушились и промерзли в январе подо льдом. В 1992–1993 гг. период промерзания продолжался более четырех месяцев – с конца ноября до начала апреля.

В осенне-зимний период разнообразие, численность и биомасса сообщества в литорали снижались и к началу весны становились минимальными. Наиболее губительное воздействие на донную мейофауну оказывали длительные фазы осушения и промерзания грунта, которые выдерживали только особи отдельных видов нематод и хирономид (Гусаков, 1997). По численности именно эти группы и доминировали в составе сообщества зимой–весной (см. рис. 4.15 а). Например, число личинок комара-звонца *Cladotanytarsus* gr. *mancus* в оттаявшем грунте иногда составляло до 90% от всех организмов мейобентоса. С началом вегетационного периода количественные показатели прибрежной мейофауны возрастали и к концу лета достигали своих максимальных значений (см. рис. 4.15 а, б). В наиболее благоприятный 1991 год в это время число видов мейобентоса было равно 60–65, а численность и биомасса – 350–650 тыс. экз./м² и 10–15 г/м² соответственно.

Донные кладоцеры в прибрежье появлялись весной, и к августу их развитие достигало своего максимума (см. рис. 4.15 а). Данная группа определяла летний пик на кривой сезонной динамики. В разные годы численность кладоцер в конце лета составляла 200–300 тыс. экз./м² (до 75% от суммарной плотности мейофауны), а биомасса – 2–5 г/м² (до 72%). Заметно увеличивалась летом и численность нематод (см. рис. 4.15 а).

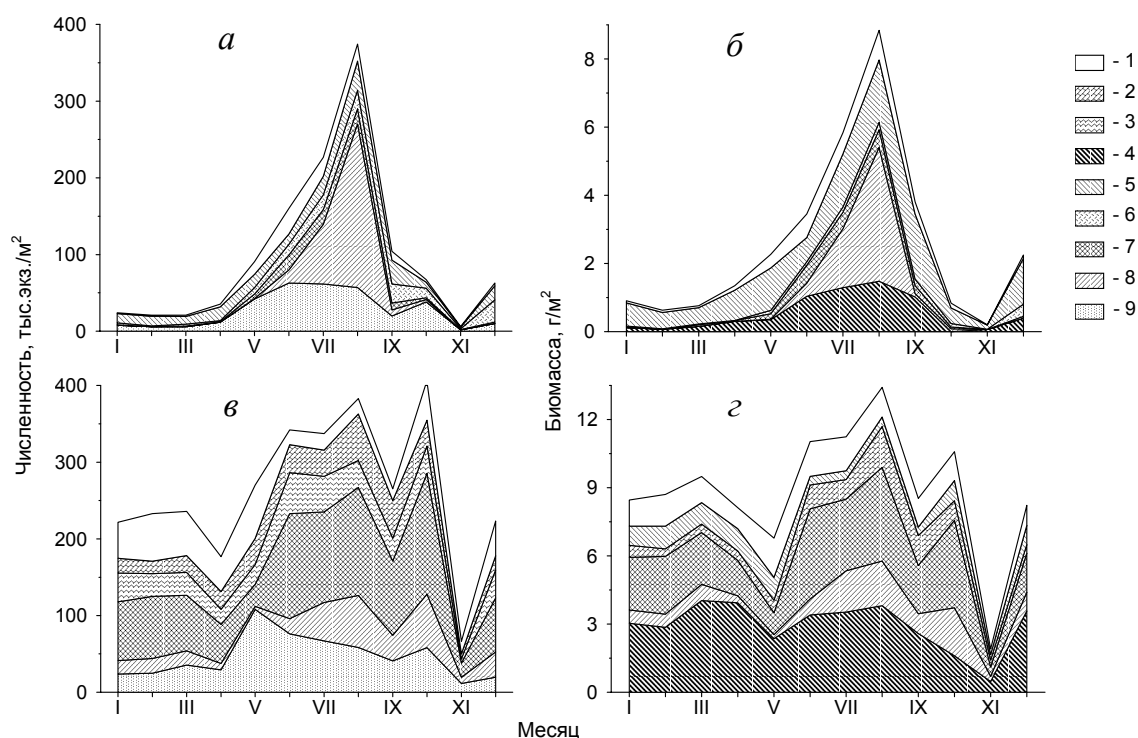


Рис. 4.15. Среднемесячная численность и биомасса мейобентоса на литоральных (а, б) и профундальных (в, г) станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1990-1993 гг.

1 – Varia, 2 – Ostracoda, 3 – Oligochaeta, 4 – Mollusca, 5 – Chironomidae, 6 – Harpacticoida, 7 – Cyclopoida, 8 – Cladocera, 9 – Nematoda

Возрастание количества мейобентоса на литоральных станциях в конце осени – начале зимы (см. рис. 4.15 а, б) предположительно связано с миграцией некоторых донных беспозвоночных (в частности гарпактиид и личинок хирономид) вслед за уходящей водой. Скачки плотности и биомассы прослеживались, когда глубины в результате сработки уровня становились минимальными. Так, в декабре 1991 г., когда воды подо льдом оставалось всего 5 см, была отмечена вспышка численности гарпактиид (мейобентоса), в то время как в предыдущем месяце плотность рачков не превышала 10 тыс. экз./м². В январе, когда грунт промерз, число гарпактиид снова упало до 5 тыс. экз./м². Аналогичным образом изменялось и количество хирономид: в ноябре – менее 5 тыс. экз./м², в декабре – 70 тыс. экз./м² и в январе – менее 30 тыс. экз./м² до 80–85 тыс. экз./м² или 43–61% от всего.

На русловых участках большую часть года по численности преобладали круглые черви и циклопы (см. рис. 4.15 в). Последние, вместе с моллюсками, доминировали и по биомассе (см. рис. 4.15 г). Число нематод на глубине, как и в прибрежье, было заметно выше в вегетационный период – до 130–330 тыс. экз./м² (50–55% от всего мейобентоса). Максимальное количество циклопов отмечалось в июне–августе и в октябре – до 200–430 тыс. экз./м² (55–60%) и 7–14 г/м² (55%) (см. рис. 4.15 в, г). Основную часть группы Cyclopoida составляли копепоиды планктонных и придонных видов. В зависимости от сезона года, господство тех или иных рачков менялось, что связано с циклами развития и экологией конкретных видов (Алексеев, 1990; Ривьер, 1986). Так, копепоиды *C. kolensis* оседают на дно уже в конце июня и проводят там большую часть года – до марта, когда начинается планктонная часть жизненного цикла этого вида. Период размножения *C. vicinus* в планктоне приходится на весну и осень, а лето и зиму рачок проводит на дне. С конца лета до весны в мейобентосе обычны копепоиды *Mesocyclops leuckarti*, а молодь другого циклопа – *D. bicuspidatus* – обнаруживается у дна в течение всего года. Осенью, весной и изредка летом в пробах встречаются также половозрелые особи последнего вида.

Ветвистоусые рачки на глубоководных станциях, в отличие от прибрежных, присутствовали круглогодично. Их численность и биомасса увеличивались от весны к осени – до 45–180 тыс. экз./м² (15–35% всей мейофауны) и 2–6 г/м² (20–40%). Подо льдом происходило постепенное уменьшение количества кладоцер вплоть до следующего вегетационного периода (см. рис. 4.15 в, г). Среди других групп на протяжении всего года заметный вклад в количественные показатели профундального мейобентоса вносили ракушковые рачки и малощетинковые черви. Некоторое увеличение численности остракод наблюдалось весной и в конце лета. Плотность олигохет возрастала в начале лета.

В целом количественные показатели сообщества в профундали оставались высокими большую часть года, что можно объяснить более стабильными условиями существования на русле по сравнению с осушаемой литоралью. Тем не менее, на пике развития мейобентоса средние значения численности и биомассы (без учета моллюсков) в прибрежье, несмотря на более суровые условия зимовки, практически не уступали таковым в глубоководной зоне (см. рис. 4.15).

В других водохранилищах Верхней Волги круглогодичные наблюдения за мейобентосом не велись. Для Иваньковского водохранилища известно, что наибольшее развитие сообщества также приходится на летние месяцы с пиком в августе, когда средняя численность достигает 190 тыс. экз./м², а биомасса – 4.2 г/м² (Величко, 1975; Иваньковское водохранилище..., 1978). В глубоководной зоне этого водоема, как и в Рыбинском водохранилище, сезонные колебания количественных показателей сообщества во многом определяются миграциями пелагических циклопов из толщи воды на дно и обратно в разные периоды их жизненного цикла. По-видимому, в силу однородности климатических условий и сходства видового состава мейобентоса, его сезонные изменения во всех верхневолжских водохранилищах протекают аналогичным образом.

2.3.2. Макрозообентос

При описании формирования донных сообществ, динамики их развития, сезонных и межгодовых изменений в состав макрозообентоса были включены не только организмы размером более 2–3 мм, но и их молодь. Это позволило более полно изучить биологию и жизненные циклы массовых видов донных макробеспозвоночных. Состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наибольшее значение имеют характер грунта, глубина участка, колебания уровня и подвижность воды. В пределах прибрежной зоны резко отличаются биотопы защищенных от волнений участков и участков, открытых прибойной волне. При характеристике макрозообентоса рассмотрены все биотопы и глубины, на которых проводились исследования, с момента образования верхневолжских водохранилищ и до настоящего времени.

Иваньковское водохранилище. Одно из первых в России и старейшее в Волжском каскаде водохранилище комплексного назначения, образованное в 1937 г., имеет важное значение как водоем питьевого водоснабжения г. Москвы. Иваньковское водохранилище принадлежит к числу наиболее изученных, гидробиологические исследования ведутся с первого года его существования.

Формирование бентоса после залития водоема проходило по обычному для большинства волжских водохранилищ типу (Баканов, 1985; Мордухай-Болтовской, 1961 а, б). В первые два года биомасса бентоса была высокой – 14.3 г/м², с преобладанием личинок мотыля *Chironomus* f. l. *plumosus*, что характерно для первых лет существования крупных волжских водохранилищ. Комары-звонцы (хинономиды) доминировали на всех биотопах, составляя в среднем около 76% всего бентоса по биомассе и образуя местами значительные скопления (43–53 г/м²). Малощетинковые черви (олигохеты) и моллюски значительно уступали личинкам хинономид по биомассе, хотя в отдельных местах она достигала 5–10 г/м² (Себенцов и др., 1940).

В конце 60-х годов в составе макрозообентоса Иваньковского водохранилища было обнаружено 42 вида, главным образом олигохеты, личинки хинономид и моллюски. Хинономиды представлены преимущественно личинками трибы Chironomini (11 видов), Tanytarsini и Tanypodinae (по 4 вида). В группу олигохет входило 10 видов из сем. Tubificidae, 4 вида сем. Naididae и 2 вида сем. Lumbriculidae. Из моллюсков преобладали двусторчатые сем. Sphaeriidae – 7 видов, сем. Unionidae представлено одним видом, единично была отмечена *Dreissena polymorpha* (Поддубная, 1974). Основу биомассы составляли тубифицидно-хинономидные сообщества, в которые входило 5 видов хинономид (*Chironomus plumosus*, *Procladius ferrugineus*, *P. choreus*, *Cryptochironomus nigridens*, Cr. ex. gr. *defectus*) и 4 вида олигохет (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex newaensis*, *Potamorrhix hammoniensis*, *P. moldaviensis*).

В 1991 г. около г. Твери была обнаружена каспийская полихета *Hypania invalida*, которая затем распространилась на русловые участки Волжского плеса (Щербина и др., 1986). В 1994–1996 гг. в водохранилище широко расселилась *Dreissena polymorpha*, и ее личинки достигали в планктоне высокой численности – до 1.5 млн. экз./м³ (по устному сообщению В.Н. Столбуновой).

Видовое разнообразие бентоса зависит от типа грунта, причем наиболее богаты (от 23 до 37 видов) открытые плесы, где располагаются серые песчанистые илы и илистые пески. Серые илы бывшего русла Волги, залегающие в настоящее время на глубинах до 9–16 м, заселены стабильной группой олигохет и хинономид: *L. hoffmeisteri*, *T. newaensis*, *P. hammoniensis*, *P. moldaviensis*, *Ch. plumosus*, *P. ferrugineus*, *P. choreus*, Cr. ex. gr. *defectus*; всего здесь обнаружено 16 видов. Прибрежная зона богаче в видовом отношении, и только здесь встречаются представители сем. Naididae и Lumbriculidae. В то же время, видовой состав бентоса в прибрежье непостоянен, и колебания биомассы в течение сезона наиболее значительны (Иваньковское водохранилище..., 1978; Поддубная, 1974).

Серые илы в русле Волги залегают только в Нижне-Волжском и Иваньковском плесах, они наиболее богаты бентосом (9–15 г/м²), основу которого образуют олигохеты (6–12 г/м²). Грунты речной части Верхне-Волжского плеса до п. Городня представлены песками, нижней части – песками и илистыми песками. Чистые пески русловой части плеса наиболее бедны и по видовому составу, и по обилию донных животных. Здесь среди олигохет доминируют *T. newaensis*, *L. hoffmeisteri*, среди хинономид – *Ch. plumosus*; общая биомасса бентоса – 0.5–2.7 г/м² (Поддубная, 1974).

Основную площадь дна Нижне-Волжского и Иваньковского плесов (за исключением русла реки) занимают песчанистый серый и серый ил (Курдин, 1961) – продуктивные и богатые в видовом отношении донные биотопы. Доминирующую группу на этих биотопах образуют тубифициды, среди которых *L. hoffmeisteri* составляет 60%, местами – до 90% от общей биомассы, достигающей 5.0–8.8 г/м² (Поддубная, 1974). Преобладание олигохет в настоящее время характерно для основной площади дна водохранилища, кроме Шошинского плеса и прибрежной зоны до глубины 2–4 м (табл. 4.49).

Для Иваньковского водохранилища характерна глубокая зимняя сработка уровня (до 4–6 м), когда обнажаются прибрежная зона и наиболее мелководные заливы. Лед ложится на грунт, происходит поступление богатых гумусом, обескислороженных вод из прибрежных участков в русловые, что вызывает частичную или полную гибель донных животных (Иваньковское водохранилище..., 1978). Наиболее сильное воздействие зимняя сработка уровня оказывает на мелководный Шошинский плес, где до весеннего наполнения сохраняется только неширокое русло р. Шоши. В связи с этим макрозообентос плеса представлен первичной «мотылевой фазой» с резким преобладанием *Ch. plumosus*. Так, в 1969 г. биомасса этого вида в Шошинском плесе составляла 13.5–19.6 г/м², при колебаниях общей биомассы макрозообентоса от 20 до 23.4 г/м² (Поддубная, 1974).

Таблица 4.49

Средняя биомасса (г/м²) основных групп макрозообентоса в 1969 г. (Поддубная, 1974)

Плес	Грунты	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Общая
Иваньковский	серые илы	2.0	6.3	0.3	8.8
	серые песчанистые илы	1.8	2.7	0.4	5.0
	илистые пески	0.5	1.8	0.1	2.4
Нижне-Волжский	заиленные почвы	0.9	0.5	0.1	1.5
	серые илы	3.0	12.0	0.1	15.1
	серые песчанистые илы	0.4	9.3	0.3	10.0
	илистые пески	0.4	4.5	0.2	5.1
Верхне-Волжский	илистые пески	0.1	6.3	–	6.4
	пески	0.5	2.0	–	2.7
Шошинский	серые илы	17.6	4.1	0.3	22.0
	серые песчанистые илы	13.5	6.0	0.5	20.0
	илистые пески	19.6	3.4	0.4	23.4
	заиленные почвы	7.1	1.4	–	8.7

Примечание. Здесь и в следующих таблицах раздела прочерк – отсутствие животных в пробе.

Изменения видового состава прослежены в бентосе Иваньковского водохранилища с первых лет его существования. По результатам исследований 1955–1956 и 1969 гг., во всех плесах резко снизилась биомасса моллюсков (с 2–4 г/м² до 0.3–0.1 г/м²) и одновременно повысилась биомасса олигохет (с 0.5 до 10.6 г/м²), что свидетельствует об эвтрофировании водоема. Роль хирономид повсеместно несколько понизилась, кроме Шошинского плеса, где она возросла в среднем в 2 раза (табл. 4.50).

Таблица 4.50

Многолетние изменения биомассы (г/м²) в различных плесах Иваньковского водохранилища (Поддубная, 1974)

Плес	Год	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Общая
Иваньковский	1955	12.4	2.7	1.5	16.7
	1956	4.8	2.9	1.5	10.3
	1969	3.4	6.3	0.3	10.1
Нижне-Волжский	1955	1.7	0.9	3.0	5.7
	1956	0.3	1.8	2.6	4.7
	1969	2.1	10.6	0.3	13.0
Верхне-Волжский	1955	1.5	1.2	1.9	4.7
	1956	1.5	2.0	0.5	4.3
	1969	1.1	4.0	0.1	5.2
Шошинский	1955	7.0	0.5	3.8	11.6
	1956	8.8	1.3	2.6	13.1
	1969	15.6	3.1	0.1	18.9

О продолжающемся эвтрофировании водохранилища свидетельствует снижение в составе макрозообентоса роли моллюсков из сем. Pisidiidae – с 47% в 1953 г. до 1.4% в 1991 г., а также двукратное увеличение биомассы макрозообентоса на русловых станциях за указанный период (рис. 4.16). Наиболее интенсивный рост значения олигохет в сообществе наблюдался в период с 1953 по 1969 гг., тогда как в последующие 20 лет их доля в общей биомассе макрозообентоса возросла всего на 2.7%.

Кормовая ценность бентоса Иваньковского водохранилища определяется преобладанием среди донных беспозвоночных крупных олигохет (*Limnodrilus hoffmeisteri*) и хирономид (главным образом *Chironomus plumosus*), которые доминируют на открытых, относительно глубоководных участках. В прибрежье биомасса бентоса ни-

же – 0.3–0.9 г/м² (Гурова и др., 1980). К осени на участках с глубинами 2–4 м биомасса увеличивается за счет роста хирономид и достигает 5–6 г/м². Однако в течение лета мелководная зона по классификации ГосНИОРХа (Пидгайко и др., 1968) характеризуется как малокормная. Шошинский плес, где в составе макрозообентоса преобладают хирономиды, отличается наиболее высокими величинами биомассы весной и осенью; летом же, в период активного питания рыб, количество хирономид резко снижается из-за их вылета. Таким образом, наиболее стабильные условия нагула в Ивановском водохранилище имеются для взрослых бентосоядных рыб. Биотопы с преобладанием мотыля, особенно прибрежная зона, подверженная неблагоприятному воздействию глубокой зимней сработки уровня, характеризуются худшими условиями питания и более коротким периодом откорма молоди рыб.

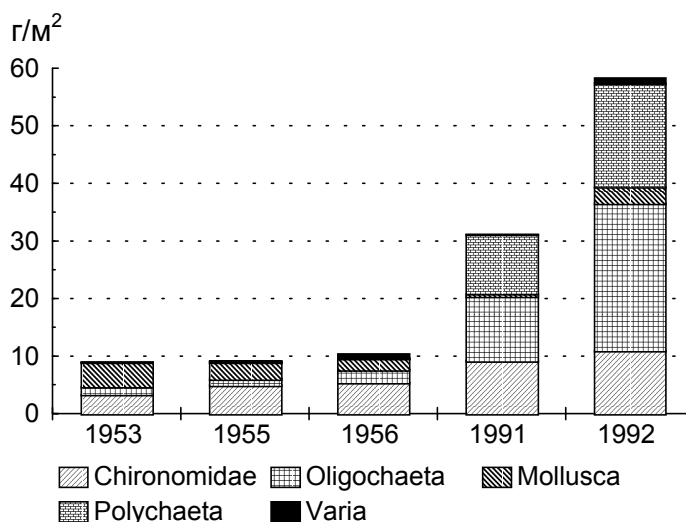


Рис. 4.16. Многолетние изменения в структуре биомассы макрозообентоса Ивановского водохранилища

Угличское водохранилище. Наименьшее по площади среди водохранилищ Волжского каскада. На берегах Угличского водохранилища нет крупных городов. Верхний участок до устья р. Медведицы занят песчаными грунтами, на среднем участке преобладают заиленные почвы с очагами серого ила по руслу. Ниже устья р. Кашенка русловые и пойменные участки заняты серыми илами, общая площадь которых в водоеме составляет 64%. Водохранилище имеет высокий коэффициент водообмена (в среднем 12.4) и напоминает медленно текущую реку, ширина которой почти на всем протяжении составляет 500–1000 м (Буторин и др., 1975). Наименее изученный в гидробиологическом отношении водоем.

По видовому составу бентос Угличского водохранилища почти не отличается от бентоса Ивановского (Фенюк, 1959). Основные группы донной фауны – хирономиды, олигохеты и моллюски. Хирономиды представлены существенно слабее, чем в Ивановском водохранилище, их биомасса обычно не превышает 1 г/м². Значительно большую долю составляют виды, личинки которых имеют сравнительно мелкие размеры – *Parachironomus*, *Limnochironomus*, *Psilotanypus*, *Orthocladinae* (Гурова и др., 1980). Среди олигохет доминируют тубифициды (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *L. clapedeanus*, *Potamothrix hammoniensis*), среди моллюсков – *Dreissena polymorpha*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata* и представители сем. Spheriidae (Архипова, 1984; Ефимова, 1975).

В 1955 и 1956 гг. среднегодовые биомассы были равны соответственно 10.2 и 9.4 г/м² (Фенюк, 1959), причем около 60% давали хирономиды. Затем произошло снижение обилия донных макробеспозвоночных. В 1966 г. среднегодовая биомасса бентоса составила 4.0 г/м², в 1972 г. – 5.1 г/м² и в 1973 г. – 5.7 г/м², т.е. упала приблизительно вдвое, в основном за счет хирономид. По уровню развития кормовой базы в этот период, водохранилище относилось по классификации ГосНИОРХа к средnekормным водоемам (Ефимова, 1975). В это время загрязнение водохранилища стоками промышленных предприятий городов Кимры, Калязин и Кашин было незначительным (Марголина, 1966).

В 1976 и 1977 гг. биомасса макрозообентоса выражалась следующими цифрами: в Верхневолжском плесе – на русле 0.1–3.5 г/м², в прибрежье – 0.1–1.4 г/м²; в Средневолжском – 2.1–17.4 г/м² и 0.5–2.1 г/м², в Нижневолжском – 2.0–6.0 г/м² и 0.1–1.1 г/м² соответственно. В среднем биомасса кормового макрозообентоса в 70-е годы составила 3.7 г/м², что, согласно рыбохозяйственной оценке, характеризует водохранилище как малокормный водоем (Гурова и др., 1980).

Рыбинское водохранилище. Это второе по площади, после Куйбышевского, водохранилище Волжского каскада. Заполнение его происходило в течение длительного времени – с 1941 по 1947 гг. Относительно небольшая средняя глубина (5.6 м) и озеровидный характер создают условия для формирования сильного волнения, особенно в центральной части, где высота волн может превышать 2 м. Размывающее действие волнения охватывает глубины до 10 м, нарушая стабильность грунтового комплекса, что неблагоприятно сказывается на обилии донной фауны, особенно на границе верхнего и нижнего горизонтов открытого прибрежья (Щербина,

1993), а также в Главном плесе (Рыбинское водохранилище..., 1972). При зимней сработке уровня, достигающей 4 м, площадь водоема может уменьшаться на 48%. При создании водохранилища было залито обширное Волго-Шекснинское междуречье, в результате чего 21% площади дна составляли залитые болота. Болотный гумус снижал прозрачность и pH воды; связанное с гумусом органическое вещество с трудом вступало в цикл биологического круговорота (Баранов, 1961).

Первые сведения о бентосе Рыбинского водохранилища относятся к осени 1941 г. (Ласточкин, 1947). В зависимости от характера заливаемых земель биомасса бентоса колебалась от 4.3–9.1 г/м² на торфяных болотах до 27.1–58.0 г/м² на низинных, т.е. наблюдалась вспышка обилия донных животных, обусловленная поступлением в воду большого количества органического детрита вследствие разложения затопленной растительности. Затем биомасса бентоса снизилась и в 1945–1947 гг. составила 10.9–5.4 г/м² (Овчинников, 1950). В течение 1952–1978 гг. под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского сотрудниками ИБВВ АН СССР было проведено 19 бентосных съемок (Баканов, Митропольский, 1982). Съемки показали, что до начала 70-х годов макрозообентос водохранилища был небогатым, его биомасса колебалась в Главном плесе от 0.4 до 4.7, а в речных плесах – от 4.1 до 9.6 г/м². К концу 70-х годов формирование биотопов в водохранилище в основном завершилось. В этот период на долю песков различной степени заиленности, серых и песчаных серых илов приходилось 82% от общей площади дна водоема, а доля затопленных почв снизилась с 55% в 1955 г. до 5% в 1978 г. (Законнов, 1981). На 70-е годы приходится наиболее интенсивный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной части водохранилища, где только на торфянистых илах ее значение осталось практически неизменным, в то время как на почвах, песках, переходных, серых и песчаных серых илах она увеличилась в 2–5 раз (Баканов, Митропольский, 1982).

Рост обилия донных организмов обусловлен как естественной сукцессией экосистемы водоема, так и повышением его трофности в результате усиливающегося антропогенного воздействия. Особенно заметно увеличение биомассы бентоса серых илов – с 9.6 до 19.5 г/м², причем обилие олигохет возросло в большей степени, чем хирономид. Интенсивный рост биомассы макрозообентоса в 70-е годы связан с вселением в Рыбинское водохранилище дрейссены и образованием биоценоза *Dreissena polymorpha* – одного из самых продуктивных в различных водоемах.

В 80-е годы рост биомассы прекратился и ее средняя по водохранилищу величина составила: в 1978 г. – 5.3 (Баканов, 1984 б), в 1980 г. – 6.4, в 1982 г. – 7.8 и в 1984 г. – 6.1 г/м² (Бисеров, 1987 б; Бисеров, Митропольский, 1985). Достоверный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной зоне вновь был отмечен в начале 90-х годов (Щербина, 1996), когда ее средневзвешенное значение составило 11.4 г/м², что более чем в 1.5 раза превысило таковую в 70–80-х годах. Рост биомассы объясняется вступлением Рыбинского водохранилища в 4-ю стадию – стадию нивелирования биотопов и биоценозов, которая ранее была выделена для Куйбышевского водохранилища (Ляхов, 1974). С наступлением 4-й стадии обилие донных беспозвоночных увеличивается за счет естественного развития экосистемы водоема и антропогенных факторов. Серые илы вносят наибольший вклад в общий бентос водохранилища и наиболее ярко отражают сукцессионные изменения сообществ донных животных. Наиболее заметно биомасса макрозообентоса увеличилась на серых илах Моложского и Главного плесов, несколько меньше в Волжском и достоверно не изменилась в Шекснинском плесе (Перова, Щербина, 1998).

Хотя Главный плес остается самым малокормным районом Рыбинского водохранилища, биомасса здесь существенно возросла, и в настоящее время она лишь незначительно уступает таковой в Шекснинском плесе, серые илы которого были самыми продуктивными в начале 80-х годов. (Бисеров, Митропольский, 1985). Наблюдаемое в последние годы снижение обилия и качественного состава макрозообентоса Шекснинского плеса – следствие его загрязнения отходами металлургической и химической промышленности, которые наиболее существенно повлияли на доминировавших здесь ранее по биомассе моллюсков из сем. Pisidiidae.

По мере продвижения к плотине трофический статус русловых станций возрастает. Это можно проследить на примере четырех станций, расположенных на русле р. Шексны. Перед плотиной наблюдаются не только наибольшие для Рыбинского водохранилища значения сапробности, оцениваемой по макрозообентосу, но и максимальные его количественные показатели (табл. 4.51). Основу численности (до 94%) на обеих станциях составляют олигохеты, а по биомассе доминируют личинки *Chironomus plumosus* и олигохеты, дающие в сумме 84–92%. Следует отметить, что в Верхневолжских водохранилищах, даже в период «мотылевой» стадии, такая высокая биомасса мотыля не отмечалась.

Таблица 4.51

Структура макрозообентоса приплотинных участков Рыбинского водохранилища весной 1993 г.

Показатели	С т а н ц и и			
	Всехсвятское	Милюшино	Волково	Водозабор
Глубина, м	16	14	18.5	21.5
Сапробность	2.94	3.08	2.93	3.10
<i>Chironomus plumosus</i>	0	150	1750	1800
	0	9.41	94.10	103.50
Олигохеты	2300	1000	46600	55600
	7.78	4.36	37.30	64.20
Общая	2300	1350	49400	59150
	7.78	24.72	143.10	199.80

Примечание. Над чертой – численность, экз./м²; под чертой – биомасса, г/м².

В глубоководной зоне Рыбинского водохранилища с начала 70-х годов основу численности и биомассы макрозообентоса составляли три вида личинок комаров-звонцов (*Ch. plumosus*, *Procladius choreus*, *Cryptochironomus* ex. gr. *defectus*) и четыре вида олигохет (*Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenis hammoniensis*, *P. moldaviensis*). Они образуют в различных плесах водохранилища 73–80% численности и 72–90% биомассы всего макрозообентоса. Эти виды во многом определяют сезонную динамику и межгодовые колебания количественных показателей, связанных с особенностями их жизненных циклов.

Мелководная зона, в отличие от глубоководной, претерпела более значительные преобразования, так как при понижении уровня большая ее часть обнажается на длительное время. В Рыбинском водохранилище ежегодные колебания уровня составляют в среднем 3.5 м, а в отдельные годы – более 5 м (Бакастов, 1976). Наименее значительные изменения произошли в защищенном побережье. Хотя его доля в водохранилище составляет всего 1.3% от площади водоема, этот тип мелководий играет важную роль как место нереста многих видов рыб и место нагула их молоди. В зависимости от типа растительных ассоциаций видовой состав и обилие организмов сильно варьируют, но чаще доминируют личинки хирономид (*Chironomus muratensis*, *Ch. agilis*, *Camptochironomus tentans*, *Endochironomus albipennis*, *Cryptochironomus* ex. gr. *defectus*, *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*). Среди олигохет преобладают *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*. Здесь много моллюсков *Viviparus contectus*, *Bithynia tentaculata*, *Sphaerium corneum*, многочисленны, по сравнению с другими биоценозами, личинки поденок, хелеид и других водных насекомых. Малая площадь зарослей – одна из причин невысокой рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища. Следует отметить, что за последние 30 лет в фауне защищенного побережья и ее обилии существенных изменений не произошло.

Открытое мелководье, на долю которого приходится около 50% площади дна водохранилища, в настоящее время представлено песчаными отмелями, подверженными воздействию прибойной волны и практически лишенными зарослей. В начале 50-х годов в составе макрозообентоса этой зоны были обнаружены единичные особи хирономид, олигохет и пиявок, суммарная биомасса которых не превышала 0.1–0.2 г/м², причем здесь отсутствовали специфические псаммофильные формы (Мордухай-Болтовской, 1974). В 1971–1972 гг. фауна стала значительно разнообразнее (21 вид хирономид, 19 – олигохет и 9 – моллюсков) и обильнее – 3.45 г/м² (Семерной, Митропольский, 1978). В середине 80-х годов средняя биомасса возросла до 7.81 г/м², а в составе фауны обнаружено 115 видов и форм (Щербина, 1993), из которых наиболее широко представлены хирономиды (47), олигохеты (26) и моллюски (28 видов). Если в начале 70-х годов хирономиды составляли 24, олигохеты – 36 и моллюски – 38% от общей биомассы, то в 1986 г. – 52, 31 и 17% соответственно. В середине 80-х годов появились типичные псаммофильные виды – *Lipiniella araenicola*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Chironomus muratensis*. В разных плесах число обнаруженных видов колебалось незначительно – от 65 в Моложском до 78 в Волжском.

В открытом мелководье Рыбинского водохранилища четко различаются две зоны – прибрежная с глубинами до 3 м и зона возможного осушения – от 3 до 5 м (Щербина, 1993). Последняя получила свое название из-за того, что один раз в 3–4 года она вообще не осушается, а если осушение и происходит, то наблюдается в марте–апреле, когда промораживание грунта исключено. Такое кратковременное обсыхание не может существенно повлиять на обитающих здесь донных беспозвоночных. Эта зона представлена единственным псаммопеллофильным биоценозом *Tubifex newaensis* + *Chironomus* f. l. *plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri*.

В открытом побережье выделено два псаммофильных биоценоза, в верхнем горизонте – *L. araenicola* + *C. ex. gr. mancus*, а в нижнем – *Ch. muratensis* + *S. crassiforceps* + *C. ex. gr. mancus*. (Щербина, 1993). Наименее благоприятные условия обитания наблюдаются в верхнем горизонте прибрежной зоны, что подтверждается чрезвычайно низкими индексами видового разнообразия и максимальной долей двух доминирующих здесь видов *L. araenicola* и *C. ex. gr. mancus*, составляющих 70–80% численности и 80–90% биомассы всего макрозообентоса. Неблагоприятные условия воспроизводства любого из них могут привести к существенному снижению количественных показателей макрозообентоса. В прибрежной зоне число обнаруженных видов в разных плесах в 2–2.5 раза меньше, чем в зоне возможного осушения (табл. 4.52).

Таблица 4.52

**Основные структурные характеристики макрозообентоса различных плесов
открытого мелководья Рыбинского водохранилища в 1986 г.**

Показатели	Плес							
	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный	
	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО
Число видов	28	70	30	61	30	67	25	62
Индекс Шеннона-Уивера	1.60	3.11	1.70	2.70	1.42	2.59	0.80	1.99
Хирономиды	<u>1400</u>	<u>1800</u>	<u>1400</u>	<u>1150</u>	<u>600</u>	<u>1800</u>	<u>1100</u>	<u>800</u>
	2.80	5.92	3.16	5.14	1.89	8.70	3.24	1.90
Олигохеты	<u>0</u>	<u>900</u>	<u>400</u>	<u>900</u>	<u>100</u>	<u>1100</u>	<u>300</u>	<u>500</u>
	0	3.69	3.43	3.12	0.57	6.45	0.48	1.30
Моллюски	<u>200</u>	<u>400</u>	<u>100</u>	<u>150</u>	<u>200</u>	<u>500</u>	<u>11</u>	<u>100</u>
	0.40	2.61	0.36	1.99	0.90	3.43	0.09	0.86
Общая	<u>1600</u>	<u>3100</u>	<u>1900</u>	<u>2200</u>	<u>900</u>	<u>3400</u>	<u>1411</u>	<u>1400</u>
	3.25	12.22	6.95	10.25	3.36	18.58	3.81	4.06

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 4.51. ПЗ – прибрежная зона, ЗВО – зона возможного осушения

Численность и биомасса донных макробеспозвоночных в рассматриваемых зонах Главного плеса достоверно не различалась. Во всех остальных плесах количественные показатели макрозообентоса и индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера в прибрежной зоне существенно ниже, чем в зоне возможного осушения.

Следует отметить, что в прибрежной зоне основу биомассы составляют личинки хирономид *Lipiniella araenicola*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Chironomus muratensis* и олигохета *Tubifex newaensis*, а в зоне возможного осушения доминируют два последних вида, составляющие на разных плесах от 60 до 71% от общей биомассы.

При изучении сезонной динамики макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса было установлено, что минимальная биомасса постоянно регистрируется на глубине 1.5 м, где она в 3–4 раза меньше, чем на соседних с ней глубинах (Щербина, 1993). Это связано, в первую очередь, с максимальной разрушительной деятельностью ветровых волн, основная потеря энергии которых происходит на глубине чуть менее 2 м (Герасимов, Поддубный, 1999; Курдин, 1976), что приводит к размыву дна, транспортировке образующихся здесь наносов и негативно сказывается на развитии донных беспозвоночных.

В закрытом прибрежье донные отложения верхнего горизонта представлены задернованными почвами, а нижнего – песками с наилком и серыми илами. В открытом прибрежье оба горизонта занимают слабо заиленные и пылеватые пески. Кроме того, верхний горизонт в закрытом прибрежье почти полностью покрыт зарослями макрофитов, вследствие чего биомасса макрозообентоса здесь значительно больше, чем на аналогичных глубинах открытого прибрежья. При этом хирономиды заметно преобладают по биомассе в обеих зонах, достигая максимального обилия на глубине 1 м, а минимального – 1.5 м (табл. 4.53).

Таблица 4.53

Средняя за вегетационный сезон биомасса макрозообентоса на сходных станциях защищенного и открытого прибрежья

Глубина, м	Защищенное прибрежье *			Открытое прибрежье **		
	биомасса хирономид		общая, г/м ²	биомасса хирономид		общая, г/м ²
	г/м ²	% от общей		г/м ²	% от общей	
0.5	13.35	93.5	14.27	3.11	94.2	3.30
1.0	21.66	98.9	21.90	10.39	98.4	10.56
1.5	3.63	86.0	4.27	1.28	67.4	1.90
2.0	8.23	97.7	8.42	6.28	82.6	7.60

Примечание. * – приводится по: Шилова и Куражковская, 1980; ** – собственные данные.

В маловодные годы (1952, 1960, 1964, 1972, 1973) верхний горизонт прибрежной зоны Рыбинского водохранилища не затоплялся, вследствие чего почти вся перезимовавшая фауна погибала (Митропольский, 1965, 1978; Мордухай-Болтовской, 1955, 1974; Семерной, 1971, 1974а; Шилова, Куражковская, 1980), так как высыхание грунтов более губительно для гидробионтов, чем промерзание. Восстановление макрозообентоса шло в основном за счет гетеротопов, среди которых в пресных водоемах обычно преобладают хирономиды, чем и объясняется их доминирование в прибрежной зоне.

Наиболее подробные многолетние наблюдения за сезонной динамикой численности и биомассы макрозообентоса глубоководной зоны проводились на Волжском плесе в районе ст. Коприно, на биотопе песчанистых серых илов (Поддубная, 1988). Было установлено, что колебания численности и биомассы макрозообентоса тесно связаны с особенностями жизненных циклов доминирующих здесь видов – *Chironomus plumosus* и *Tubifex newaensis*. В последние годы существенно возросла по численности роль олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*. Эти четыре вида играют наиболее существенную роль в сезонной динамике макрозообентоса, и от них во многом зависят многолетние флуктуации численности и биомассы.

В верхнем горизонте открытого прибрежья сезонную динамику макрозообентоса определяют два вида хирономид *Lipiniella araenicola* и *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*, на долю которых приходится 70–90% от общего обилия. Пики численности и биомассы носят двухвершинный характер и тесно связаны с вылетом хирономид и появлением молоди. По мере осушения данной зоны, личинки *L. araenicola* глубоко зарываются в песок, где и переносят весь безводный период. Личинки *C. ex. gr. mancus* постепенно отступают вместе с водой, а оставшиеся особи уже через 2–3 недели гибнут. Если же осушение зоны происходит в подледный период, личинки вмерзают в грунт, а после постепенного размораживания снова оживают и успешно завершают свой жизненный цикл.

В нижнем горизонте прибрежной зоны хирономиды продолжают доминировать по количественным характеристикам в течение всего года, хотя, по сравнению с верхним горизонтом, здесь возрастает доля моллюсков и олигохет. Основу биомассы в нижнем горизонте составляют личинки *Chironomus muratensis* и *Stictochironomus crassiforceps*, а численности – *C. ex. gr. mancus* и *Polypedilum bicrenatum*, дающие в сумме 63–68% от общей.

В зоне возможного осушения роль хирономид, олигохет и моллюсков по биомассе практически одинакова, хотя по численности явно преобладают первые две группы. На долю *T. newaensis* и *Ch. muratensis* приходится 44–60% от общей биомассы, а основу численности составляют мелкие хирономиды из родов *Cladotanytarsus* и *Polypedilum*, а также олигохета *L. hoffmeisteri*, дающие в сумме 40–75% от общей. Как и в глубоководной зоне, пики численности и биомассы макрозообентоса в мелководье водохранилища тесно связаны с жизненными

циклами доминирующих видов. Максимум биомассы наблюдается перед вылетом хирономид и размножением олигохет, а наибольшая численность – сразу после появления молоди преобладающих здесь видов.

На состоянии донной фауны водохранилища сказывается также интенсивное загрязнение, особенно отходами металлургических и химических предприятий г. Череповца. Загрязнение, вызванное аварией на коксохимическом заводе в 1987 г., принесло огромный ущерб всей экосистеме Шекснинского плеса (Флеров, 1990). Количество сапрофитных бактерий в водах малых рек северной части водохранилища, принимающих стоки, в 25–50 раз, а содержание фенола в 150–200 раз превысило величины, характерные для незагрязненных участков водоема (Поддубный, Половкова, 1989; Романенко и др., 1990). В последние годы в Шекснинском плесе отмечено снижение обилия даже такой устойчивой к загрязнению группы животных, как олигохеты, а на отдельных станциях ниже г. Череповца в грунте вообще не обнаруживаются бентосные животные.

Горьковское водохранилище. Создано позже трех рассмотренных выше водохранилищ Верхней Волги и заполнено в 1955–1957 гг. Сработка уровня происходит в зимний период и составляет около 2 м, летний уровень относительно стабилен. Площадь мелководий значительна – 25%, однако зарастание невелико – около 1.4% от площади всего водоема. На примере Горьковского и Куйбышевского водохранилищ была разработана схема процесса формирования макрозообентоса в крупных равнинных водохранилищах (Мордухай-Болтовской, 1959, 1961а, б).

В большинстве таких водохранилищ после их заполнения наблюдается вспышка обилия донных организмов, объясняемая благоприятными трофическими условиями, возникающими за счет разложения растительности затопленных участков суши и вымывания биогенных элементов из почв. Этот период называется «стадией временного мотылевого биоценоза», поскольку на большей части водохранилищ доминируют личинки мотыля – крупные хирономиды из рода *Chironomus*. В Горьковском водохранилище эта стадия длилась вплоть до 1960 г., после чего началось снижение обилия мотыля и увеличение доли олигохет.

Водохранилище делится на две части – речную (от г. Рыбинска до г. Юрьевца) и озерную (от г. Юрьевца до г. Городца). В настоящее время в речной части сохраняется значительная проточность, грунт представлен в основном чистыми или слабо заиленными песками, фауна носит реофильный характер, доля хирономид в бентосе невелика: они составляют от 0.1 до 22.3% общей биомассы и представлены главным образом мотылем. Существенную роль играют олигохеты, составляющие от 48.5 до 93.9% биомассы. Среди них по биомассе доминирует *Tubifex newaensis*, затем следует традиционный для волжских водохранилищ набор олигохет: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *Peloscoclex ferox* и др. В речной части обильны мелкие кормовые моллюски из родов *Euglesa*, *Neopisidium*, *Amesoda*, *Pisidium*, дающие от 15.8 до 28.8% биомассы бентоса (Бисеров, 1988). Общая биомасса макрозообентоса здесь довольно значительна и колеблется в пределах 9–15 г/м², оставаясь относительно стабильной по годам. Основа такого постоянства – наличие сильного течения, которое препятствует накоплению иловых отложений в речной части.

На берегах Горьковского водохранилища расположены крупные промышленные центры: Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма, однако влияние их сточных вод на зообентос практически не изучалось. Весной и летом 1992–1993 гг. было проведено исследование влияния городов Рыбинска, Ярославля и Костромы на структуру донных сообществ макробеспозвоночных речных участков водохранилища. В районе г. Рыбинска макрозообентос состоял из единичных особей хирономид и олигохет, дающих в сумме очень низкие биомассы – 0.03–2.51 г/м², и представленных преимущественно реофильными формами (*Propappus volki*, *T. newaensis*, *Kloosia pusilla*, *Paratendipes contectus*), а также некоторыми эврибионтами (*Polypedilum bicornatum*, *Cladotanytarsus mancus*). В районе городов Ярославля и Костромы биомасса макрозообентоса возрастала соответственно до 4 и 23.3 г/м², причем ее основу составляли олигохеты *T. newaensis* и *L. hoffmeisteri* (67–91% от общей). Расчет величины сапробности по методу Пантле и Букка показал, что в районах, расположенных ниже промышленных центров, сапробность резко возрастает, а по мере удаления от них проявляет тенденцию к снижению (табл. 4.54).

Т а б л и ц а 4.54

Величина сапробности на речных участках Горьковского водохранилища весной 1992 г.

Станция	Величина сапробности
Устье р. Шексны	2.08
Водозабор АО «Рыбинские моторы»	2.17
Устье р. Черемуха	3.15
Водозабор п. Володарский	1.80
Район д. Песочное	1.90
Ниже г. Ярославля	2.57
Район Костромского расширения	2.24
Ниже г. Костромы	2.61
Ниже г. Плес	2.16

Наиболее детально изучен речной участок Горьковского водохранилища в районе г. Костромы в течение сезона 1992 г. Исследования велись на 10 «полуразрезах» выше и ниже города в трех зонах: в прибрежье, на

склоне и на русле. Существенных сезонных различий в количественных показателях не обнаружено. Видовое разнообразие весной и осенью несколько выше (около 100 видов), чем в летний период (85 видов) вследствие вылета хирономид – наиболее широко представленной группы в составе макрозообентоса. Из 120 видов, обнаруженных на этом участке, 42 приходилось на хирономид и по 30 видов – на олигохет и моллюсков. Наименьшее видовое разнообразие отмечено на русле (65), а наибольшее – в прибрежье (87 видов). Во всех зонах речного участка доминировали представители олигохет (*T. newaensis*, *Limnodrilus claparedeanus*, *L. hoffmeisteri*, *Potamothrix moldaviensis*), и только на станциях, представленных биоценозом дрейссены, существенная роль принадлежала пиявке *Erpobdella octoculata* и представителю ракообразных *Asellus aquaticus*.

Наиболее четко влияние г. Костромы прослеживается весной и обусловлено накоплением загрязняющих веществ в течение всего зимнего периода, когда процессы самоочищения замедляются. Максимальное влияние города на донные сообщества (по сапробности) отмечено на русловых станциях, несколько меньшее – в прибрежье и минимальное – на склоне русла. Та же закономерность прослеживается и по количественным показателям макробеспозвоночных (табл. 4.55).

Таблица 4.55

Сапробность, средняя численность и биомасса донных макробеспозвоночных в различных зонах Горьковского водохранилища весной 1992 г.

Показатели	Расположение	З о н а		
		русло	склон	прибрежье
Сапробность	выше города	2.24±0.18	2.56±0.21	2.29±0.17
	ниже города	2.61±0.11	2.60±0.19	2.62±0.16
Численность, экз./м ²	выше города	1583±337	12950±2331	5649±1355
	ниже города	5983±1791	10183±2749	8602±1806
Биомасса, г/м ²	выше города	4.53±1.15	33.24±10.55	18.57±5.02
	ниже города	19.45±5.06	30.50±5.81	26.55±3.18

Меньшие колебания рассматриваемых показателей на станциях, расположенных на склоне, вызваны двумя причинами: большим уклоном дна, препятствующим накоплению иловых отложений, а также присутствием биоценоза дрейссены. Ее фильтрационная деятельность значительно обогащает дно агглютинатами и фекалиями, служащими отличным кормом для многих донных беспозвоночных (Соколова и др., 1980).

По данным ряда исследователей (Бисеров, 1988; Митропольский, Бисеров, 1982; Перова, 1992; Стругач, 1979) биомасса бентоса озерной части водохранилища колеблется в широких пределах и существенно различается в речной и озерной зонах водоема.

В первый год существования водохранилища биомасса макрозообентоса на затопленной суше в озерной части была выше, чем на русле. В последующий период (с 1958 по 1987 гг.) биомасса в русловой части обычно в 2–11 раз превышала таковую на затопленной суше, и только в отдельные годы (1966, 1974, 1985, 1989) продуктивность обеих зон достоверно не различалась (табл. 4.56).

Таблица 4.56

Средняя биомасса (г/м²) макрозообентоса в различных зонах озерной части Горьковского водохранилища за многолетний период

Год	Затопленные		Год	Затопленные	
	суша	русло		суша	русло
1956	11.0	5.0	1972	2.5	4.4
1957	5.6	5.2	1973	1.7	6.8
1958	2.4	9.5	1974	3.1	2.9
1959	3.4	11.8	1975	5.1	16.0
1960	1.4	16.9	1977	4.5	8.2
1961	2.6	9.4	1978	1.6	5.2
1962	0.7	3.2	1979	2.6	6.1
1963	0.8	4.1	1981	3.3	21.1
1964	1.0	4.4	1983	9.5	16.2
1965	1.0	4.3	1985	9.8	10.8
1966	7.2	7.8	1987	4.6	33.5
1967	3.3	10.3	1989	22.9	20.8
1968	0.7	2.2	1993	16.00	27.90
1969	3.1	6.9	1995	24.81	26.87
1971	2.7	5.4			

Примечание. 1956–1979 гг. – приводится по: Митропольский, Бисеров (1982); 1981–1985 гг. – по: Бисеров (1988); 1987–1995 гг. – собственные данные.

Резкое увеличение продуктивности на затопленной суше произошло в 1989 г. Это было связано с благоприятными условиями для развития мотыля, доля которого составила около 90% от общей биомассы макрозообентоса (Перова, 1992). Средневзвешенная биомасса бентоса в озерной части в 1981–1985 гг. (8.5 г/м^2) была выше, чем в 70-х гг. – 4.9 г/м^2 (Бисеров, 1988). По биомассе доминировали хирономиды (от 47.6 до 88.2% от общей), среди которых преобладали личинки *Chironomus f. l. plumosus*, а среди олигохет – *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenix hammoniensis*. Моллюски были немногочисленны и заметной роли в бентосе не играли. Существенное повышение продуктивности макрозообентоса в обеих зонах произошло в конце 80-х годов. Это, по-видимому, связано с уменьшением антропогенного воздействия вследствие значительного сокращения судостроительства и спада промышленного производства.

В мелководной зоне озерной части Горьковского водохранилища биомасса макрозообентоса в 1989 г. (7.4 г/м^2) была в 3 раза меньше, чем в глубоководной. Ее основу составляли три вида хирономид (*Chironomus muratensis*, *Lipiniella araneicola*, *Stictochironomus crassiforceps*) и два вида олигохет (*Tubifex newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Для повышения кормовой базы рыб в Горьковское водохранилище в 1962–1964 гг. вселяли байкальских гаммарид, из которых вид *Gmelinoides fasciatus* распространился по всему водоему и проник из него в выше-расположенные Рыбинское и Шекснинское водохранилища, и далее в Белое озеро (Щербина и др., 1997).

В заливы рек Шачи и Кешки поступают сбросные воды Костромской ГРЭС. В 1978 г. в районе сброса теплых вод зообентос реагировал на повышение температуры изменением структуры донных сообществ, укорочением жизненного цикла и, как следствие, увеличением числа генераций, смещением сроков размножения, повышением темпа роста, а следовательно – возрастом средней индивидуальной массы одновозрастных особей (Коргина, 1982; Скальская, 1975; Смирнова, 1975). Проведенные в 1992 г. исследования подтвердили сделанные ранее выводы: для обоих заливов по мере продвижения к месту сброса теплых вод характерна замена менее теплолюбивого представителя *Limnodrilus hoffmeisteri* более теплолюбивым видом – *L. clapedeanus*. В настоящее время установлено, что в умеренных широтах повышение температуры оказывает существенное влияние на видовую структуру макрозообентоса и его количественные показатели. При температуре более 27°C даже незначительное повышение температуры приводит к возрастанию указанных показателей (Каратаев, 1992). В устье р. Шачи максимальная температура летом достигала 22°C , а в заливе р. Кешка – 24.3°C , что несколько ниже предельно допустимых для макрозообентоса значений.

Хотя к настоящему времени в составе макрозообентоса верхневолжских водохранилищ обнаружено от 476 (Рыбинское водохранилище) до 235 (Горьковское водохранилище) видов (Щербина и др., 1997), продуктивность глубоководной зоны в основном определяется четырьмя видами олигохет (*Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenix hammoniensis*, *P. moldaviensis*) и крупным представителем хирономид – *Chironomus plumosus*. В последние годы в водохранилищах появился ряд достаточно крупных и хорошо различимых видов, которые имеют большое хозяйственное значение в качестве кормовой базы рыб и компонента системы биологического самоочищения.

Chironomus f. l. plumosus, мотыль – массовый представитель хирономид глубоководной зоны верхневолжских водохранилищ. Эврибионтный, гетеротопный вид, личинки которого обитают преимущественно на серых илах и песках различной степени заиленности, заселяя закрытое побережье, бывшие русла рек и открытые участки водохранилищ. При создании водохранилищ личинки мотыля были основными компонентами донной фауны, что и послужило поводом для выделения в водоемах стадии «временного биоценоза мотыля» (Мордухай-Болтовской, 1961 а, б). В глубоководной зоне *Ch. plumosus* дает одну, а в побережье – две генерации в год. Первый массовый вылет имаго начинается в конце мая при температуре воды $14\text{--}15^\circ\text{C}$ и длится до середины или конца июня (Шилова, 1976). Максимальная численность личинок наблюдается в июле – в период отрождения молоди, а наибольшая биомасса в мае – перед вылетом имаго. Минимальные количественные показатели характерны для июня, когда происходит массовый вылет в глубоководных зонах Рыбинского и Горьковского водохранилищ.

По данным бентосных съемок, проведенных весной и осенью 1992–1993 гг. на Рыбинском и в октябре 1993 и 1995 гг. – на Горьковском водохранилищах, наибольшая численность и биомасса мотыля отмечены на серых илах и заиленных песках. В Рыбинском водохранилище максимальные значения численности (1800 экз./м^2) и биомассы (103.4 г/м^2) наблюдались в приплотинном плесе, на глубине 21.5 м. В Горьковском водохранилище максимумы численности (2500 экз./м^2) и биомассы (76.8 г/м^2) зарегистрированы в русле озерной части у г. Чкаловска. Следует отметить, что обилие мотыля на серых илах связано с трофическими условиями, поскольку *Ch. plumosus* является фильтратором-собирателем и предпочитает сапропелевые илы (Шилова, 1976).

Продукция личинок *Ch. plumosus* на серых илах Волжского плеса Рыбинского водохранилища с мая по октябрь была равна 20 г/м^2 , что составило более 30% от общей продукции макрозообентоса серых илов (Соколова, Поддубная, 1974).

Tubifex (Isochaetides) newaensis, невский лимнодрил – наиболее крупный представитель тубифицид, образующий основу их биомассы. В отличие от мотыля, весь его жизненный цикл проходит в грунтах водоема и биомасса не испытывает таких резких колебаний, как у гетеротопов. Динамика общей биомассы тубифицид практически повторяет динамику биомассы этого вида (Поддубная, 1959). Как и *Ch. plumosus*, *T. newaensis* предпочитает илисто-песчаные грунты.

Размножение *T. newaensis* происходит в мае, июне и, частично, в июле. Сроки начала размножения зависят от скорости прогрева воды, температура которой должна быть не ниже $14\text{--}15^\circ\text{C}$ у дна. Развитие эмбрионов до

выхода из кокона продолжается не менее трех недель и также зависит от температуры. По данным Т.Л. Поддубной (1959), первые коконы неевского лимнодрила появляются в Моложском плесе Рыбинского водохранилища раньше, чем в Волжском, а в Волжском – раньше, чем в Шекснинском. После окончания откладки коконов, особенно в августе, наблюдается понижение биомассы в результате гибели взрослых червей и одновременное повышение численности за счет появления молоди, часть которой успевает к осени вырасти и созреть (Поддубная, 1959, 1963). Особи *T. newaensis* в условиях Рыбинского водохранилища живут не более трех лет и размножаются один раз в год при растянутом периоде размножения (Поддубная, 1963; Рыбинское водохранилище..., 1972).

В Рыбинском водохранилище максимальная биомасса (34.5–37.5 г/м²) неевского лимнодрила в 1990 г. отмечена на биотопе заиленного песка с ракушечником в Моложском и Шекснинском плесах, при численности 1760 и 520 экз./м² соответственно. В Горьковском и Ивановском водохранилищах распространение этого вида приурочено к русловым участкам, где на заиленных песках его биомасса составляет 3.9–6.8 г/м², а численность – 340–700 экз./м². Годовая продукция популяции в различных участках Рыбинского водохранилища колеблется от 15 до 35 г/м², а годовой Р/В-коэффициент от 2.6 до 5.7 (Соколова, Поддубная, 1974).

В волжских водохранилищах широко проводилась акклиматизация беспозвоночных с целью улучшения кормовой базы рыб. В июне 1960 г., в соответствии с рекомендациями Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, Центральная производственно-акклиматизационная станция перевезла в Волгоградское водохранилище из дельты Дона 15.4 тыс. экземпляров полихет (*Hypania invalida* и *Hypaniola kovalevskyi*). Целенаправленного вселения *H. invalida* в остальные волжские водохранилища не проводилось (Егерева, 1970; Иоффе, 1968, 1973; Калайда, 1996; Лукин и др., 1968; Пирогов и др., 1990), хотя некоторые исследователи утверждают о ее намеренном вселении в Куйбышевское водохранилище (Баканов, 1993; Дзюбан, Слободчиков, 1980; Львова и др., 1996). По устным сообщениям С.В. Даниловой, в Волгоградском водохранилище полихета стала встречаться в составе макрозообентоса с 1968 г. (Нечваленко, 1976, 1977). В 1977 г. *H. invalida* впервые зарегистрирована сразу в двух водохранилищах – Саратовском и Куйбышевском, причем в последнем (в приплотинном участке на глубине 25–30 м) ее численность составила 1000 экз./м² (Дзюбан, Слободчиков, 1980). В Саратовском водохранилище в это же время численность гипании была невысока – 20–90 экз./м², что свидетельствовало о сравнительно недавнем ее вселении в данный водоем. В 1979 г. на илисто-песчаных грунтах озерной части Саратовского водохранилища численность гипании возросла до 1200–1400 экз./м².

Летом 1989 г. *H. invalida* в количестве 600 экз./м² при биомассе 0.7 г/м² впервые отмечена в Ивановском водохранилище в небольшом заливе ниже г. Тверь (Щербина и др., 1997). Следует отметить, что при проведении бентосной съемки на русловых участках восьми волжских водохранилищ в 1985 г. гипания в Ивановском и Горьковском водохранилищах не была обнаружена (Баканов, 1988). Летом 1993 г. особи гипании впервые зарегистрированы в р. Москве (Львова и др., 1996), а в 1994 г. – в Угличском водохранилище (Щербина и др., 1997). Таким образом, за период с 1971 по 1994 гг. *H. invalida* заселила участок бассейна Волги от Волгоградского до Ивановского водохранилища и далее, через канал, попала в р. Москву.

Гипания предпочитает илы (Иоффе, 1958), однако максимальное ее обилие в волжских водохранилищах отмечено на заиленных песках в биоценозе *Dreissena polymorpha*, при численности последней 1550–2800 экз./м². На выбор места обитания гипании существенно влияют два фактора – условия питания и возможность образовывать трубки-домики (Иоффе, 1958). Продукты жизнедеятельности дрейссены служат источником пищи и материалом для строительства. В Куйбышевском (Калайда, 1996), Горьковском и Ивановском (собственные данные) водохранилищах максимальная длина гипании составляет 29 мм, в р. Москве – 27 мм (Львова и др., 1996). В Каспии же наибольшая длина червей не превышает 11 мм (Хлебович, 1968), т.е. при продвижении на север их размеры существенно возросли.

В Ивановском и Горьковском водохранилищах размножение полихет происходит в июне. После этого значительная часть популяции (до 75%) гибнет, и в июле основная масса особей имеет размеры 3–8 мм. В Куйбышевском водохранилище одной из приспособительных особенностей *H. invalida* считалось значительное сокращение плодовитости – 15–122 яйца (Калайда, 1996), в то время как в дельте Дона число яиц в теле самок колебалось от 122 до 780 (Иоффе, 1958). В Ивановском водохранилище абсолютная плодовитость гипании варьировала от 27 до 354 (в среднем 145 яиц), в Горьковском – от 67 до 970 (в среднем 336 яиц). Размер исследованных самок в обоих водоемах составлял 6–18 мм.

Dreissena polymorpha появилась в бассейне Верхней Волги в начале 40-х годов (Ивановское водохранилище..., 1978). В Рыбинском водохранилище она впервые обнаружена в 1954 г., а к 1968 г. расселилась по всем плесам (Рыбинское водохранилище..., 1972). Поселяясь первоначально на затопленной древесине, камнях и прочих субстратах, в последующий период она успешно освоила слабо заиленные пески и другие плотные грунты, образуя на них друзы, состоящие из разновозрастных особей. Как правило, друзы занимают довольно значительную площадь, формируя разнообразный и, пожалуй, наиболее продуктивный в верхневолжских водохранилищах биоценоз *D. polymorpha*. Верхняя граница этого биоценоза во многом зависит от сработки уровня воды, так как моллюск совершенно не выносит высыхания. Нижняя граница тесно связана с распространением плотных грунтов и колеблется в водохранилищах до глубин 7–21 м. На речных плесах численность дрейссены достигает 8–13 тыс. экз./м², а биомасса – 8–12 кг/м². Располагаясь на плотных грунтах поймы и склоне затопленных рек, она потребляет значительную часть органических веществ, препятствуя их осаждению и захоронению в донных отложениях русел рек, тем самым существенно снижая процесс эвтрофирования последних.

Продукты ее жизнедеятельности служат отличным кормом для многих детритофагов, которые, в свою очередь, потребляются малоподвижными пиявками. Выявлена положительная корреляционная зависимость между наличием в пробах дрейссены и обилием олигохеты *Potamothrix moldaviensis*, полихеты *Hypania invalida*, пиявок *Erpobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis*, ракообразных *Asellus aquaticus* и *Gmelinoides fasciatus*. Если в обычных условиях два последних вида предпочитают зону зарослей и редко опускаются глубже 2–3 м, то в друзах дрейссены на Рыбинском и Горьковском водохранилищах они в массовом количестве встречаются на глубине 6–15 м. При самовселении гипании на речных участках Горьковского и Ивановского водохранилищ максимальная биомасса этой полихеты (96–125 г/м²) отмечена в биоценозе дрейссены на глубине 8–13 м. Наряду с участием в процессах самоочищения, велика роль дрейссены и как объекта питания бентосоядных рыб. Самым активным ее потребителем в Верхневолжских водохранилищах является плотва, темп роста и упитанность которой значительно возрастают при переходе на питание дрейссеной (Касьянов, Изюмов, 1995; Поддубный, 1966). В кишечниках плотвы оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища нами было обнаружено по нескольку десятков особей дрейссены размером 12–20 мм, а в отдельных кишечниках рыб число потребленных моллюсков достигало 260.

В 80-90-х годах на долю биоценоза дрейссены приходилось около 25% площади дна глубоководной зоны Рыбинского водохранилища. При этом средняя биомасса дрейссены в одноименном биоценозе, составлявшая в начале 80-х годов 594,8 г/м², в 90-х годах возросла до 1341,8 г/м² (Щербина, 1996). Учитывая площадь, занимаемую биоценозом дрейссены, и ее среднюю биомассу, общие запасы моллюска в Рыбинском водохранилище в 90-х годах составляли 732,6 тыс. тонн, из которых 60% (439,6 тыс. т) имели размер до 20 мм, т.е. являлись кормовыми (Щербина, 2000). При среднегодовом Р/В-коэффициенте 2,1 (Львова, 1976), коэффициенте использования моллюсков 50%, и кормовом коэффициенте 10, потенциальная рыбопродукция моллюскоядных видов в Рыбинском водохранилище может составить ежегодно только за счет дрейссены 46,2 тыс. т.

В 1962–1964 гг. в Горьковское водохранилище был интродуцирован байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, который весьма успешно расселился по всему водоему (Иоффе, 1968). В результате загрязнения водохранилища численность его в озерной части резко упала, и в настоящее время он относится к редким видам (Перова, 1992). В 1992 г. гмелиноидес оказался многочисленным на речном участке Горьковского водохранилища выше г. Костромы, а также в Костромском расширении. В Рыбинском водохранилище он впервые найден весной 1986 г. на глубине 2 м среди коряжника. На остальных 17 «полуразрезах» водохранилища (по 6 станций на каждом) он отсутствовал. При проведении аналогичной бентосной съемки в 1990 г. *G. fasciatus* отмечен в макрозообентосе всех четырех плесов Рыбинского водохранилища. В северо-восточной части водоема, где донные грунты представлены камнями и валунами, он стал наиболее массовым среди донных макробеспозвоночных, достигая численности 800–1200 экз./м². Следовательно, можно говорить об образовании здесь нового для водохранилища биоценоза – *Gmelinoides fasciatus*. Еще более существенна роль бокоплава в биоценозе дрейссены, особенно в центральной части (ст. Наволок), где в течение вегетационного сезона 1994 г. его численность составляла 1420–8450 экз./м², а биомасса 4,1–25,5 г/м². Из Рыбинского водохранилища гмелиноидес проник в Шекснинское водохранилище, а летом 1994 г. он впервые обнаружен в южной части Белого озера (Щербина и др., 1997).

3. Высшая водная растительность и сообщества зарослей

3.1. Высшая водная растительность

Флоре и растительности верхневолжских водохранилищ, характеру и темпам их зарастания посвящена достаточно обширная научная литература. Особенно интенсивными исследования растительного покрова водохранилищ были в 50–70-е годы XX столетия. Более поздние публикации во многом опирались на материалы, собранные в то время. Широкомасштабные полевые исследования возобновились в 90-е годы. Хотя эти работы не имели такого размаха, как прежде, полученные данные вполне позволяют судить о современном состоянии растительного покрова водохранилищ Верхней Волги и его динамике.

3.1.1. Растительный покров Ивановского и Горьковского водохранилищ

Ивановское водохранилище. С первых же лет существования Ивановского водохранилища на этом водоеме были начаты ботанические исследования, которыми охвачены начальные стадии формирования растительного покрова на образовавшихся мелководьях (Калинина, 1945; Потапов, 1954; Шмелева, 1940; и др.). С 1957 г. начались маршрутные и стационарные исследования флоры и растительности, проводившиеся В.А. Экзерцевым и его коллегами (Довбня, Экзерцев, 1979; Экзерцев, 1958, 1963, 1966, 1971; Экзерцев, Лисицына, 1975; Экзерцев, Мишулина, 1976; Экзерцев, Солнцева, 1962; Экзерцев, Трифонова, 1959; Экзерцев, Экзерцева, 1962, 1963; Экзерцев и др., 1990; и др.).

Уже по результатам первого года полевых работ была составлена карта растительности водохранилища и определена продукция его высшей водной растительности (Экзерцев, 1958). Полученные материалы позволили установить, что на 20-й год существования водохранилища имело вполне сформированный растительный покров, занимающий 16,7% акватории водоема. Наиболее обширные площади были заняты сообществами с доминированием манника большого *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. (23%), осоки острой *Carex acuta* L. (14,6%), рдеста пронзеннолистного *Potamogeton perfoliatus* L. (9,6%) и хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L. (9,5%). На значительной части мелководий встречались затопленные на небольшую глубину злаково-бобово-

разнотравные луга (8.8% общей площади зарастания). Немалый вклад в общее зарастание вносили заросли тростника южного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (8.1%) и стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L. (5.2%). Большие пространства занимали сообщества гидрофитов: урути колосистой *Myriophyllum spicatum* L. (6.6%), рдеста блестящего *Potamogeton lucens* L. (6.3%), горца земноводного *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray (4.0%), телореза алоэвидного *Stratiotes aloides* L. (1.5%), кувшинки чисто-белой *Nymphaea candida* J. Presl s. l. (1.4%) и рдеста гребенчатого *Potamogeton pectinatus* L. (1.2%). Сообщества с доминированием других макрофитов имели менее заметные площади (Экзерцев, 1958). В целом на долю воздушно-водной растительности приходилось 60.8% заросших площадей, на долю сообществ погруженных растений – 24.9%, сообществ гидрофитов с плавающими листьями – 5.5%, затопленных лугов – 8.8% (Экзерцев, Мишулина, 1976).

В 1972–1974 гг. Институтом биологии внутренних вод АН СССР и Институтом «Гидропроект» было проведено повторное картирование растительного покрова Иваньковского водохранилища, которое выявило существенные изменения в характере зарастания водоема, в составе ведущих доминантов сообществ макрофитов, в продукции водных и прибрежно-водных растений. Было показано, что площади растительных формаций увеличились на 40%, но при этом продукция макрофитов возросла более чем вдвое – с 25 до 54 тыс. т органического вещества (Довбня, Экзерцев, 1979). Степень зарастания водоема повысилась до 23.4%. На наиболее защищенных от волнобоя мелководьях стали явными процессы заболачивания: появились сплавины, площади которых в 1973–1974 гг. составляли 22.9% от площади зарастания водоема; часть мелководий (53.1 га, или 0.7%) перешла в заболоченный берег, покрытый деревьями и кустарниками (Экзерцев, Мишулина, 1976).

За прошедшие 15 лет большие изменения претерпела воздушно-водная растительность. Хотя в целом площадь ее увеличилась с 3310 до 3751 га, доленое участие заметно снизилось (с 60.8 до 49.1%); утратили свои ведущие позиции сообщества манника большого и осоки острой, доля которых понизилась соответственно до 1.9% и 2.1%, и их место заняла формация хвоща приречного (21.1%). Несколько большую (примерно на 200 га) площадь стал занимать тростник (8.3%), в большом количестве появились рогоз узколистный *Typha angustifolia* L. и рогоз широколистный *T. latifolia* L. (в сумме 3.8% площадей), разрослись куртины камыша озерного *Scirpus lacustris* L. (0.6%), стал распространяться в местах интродукции водный рис широколистный *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf (0.1%), появился аир обыкновенный *Acorus calamus* L. (0.4 га). В то же время стали редкими прежде широко распространенные сообщества стрелолиста обыкновенного, почти исчезли ценозы сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L., ситняга болотного *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. и некоторых других низкотравных гелофитов. Значительно возросли площади, занятые гидрофитами с плавающими на воде листьями (с 305 до 837 га, или с 5.5 до 11.0%). Особенно велики стали площади ценозов кувшинки чисто-белой (около 250 га, или 3.3%). Одновременно резко сократились заросли погруженных растений, доля которых снизилась с 24.9% до 16.3%, но при этом почти на порядок увеличились площади, занимаемые телорезом (715.4 га, или 9.3%) (Экзерцев, Мишулина, 1976).

Развитие процесса заболачивания мелководий Иваньковского водохранилища, начавшееся с середины 60-х годов и ярко проявившееся в середине 70-х, в последующие 10–15 лет привело к тому, что многие площади глухих заливов и заостровных мелководий, занятые топями и сплавинами, стали зарастать ивняком и деревьями, переходя из состава акватории в береговые участки водохранилища. Сопоставление выполненных в одном масштабе (1:50000) картосхемы водохранилища, составленной по материалам картирования в 1957 г., и изданной карты «Иваньковское водохранилище (Московское море)», отображающей состояние местности на 1990 г., показало, что это сокращение акватории имеет значительные масштабы. К сожалению, подобный картографический материал не позволяет с достаточной точностью подсчитать утраченную часть акватории для всего водохранилища (особенно для такой сложной его части, как Шошинский плес), но он дает возможность оценить масштабы происходящего на каком-то конкретном небольшом участке, на котором процессы заболачивания ярко выражены. Таким участком является группа заливов и прибрежных мелководий Иваньковского плеса, отделяемых от основной части водохранилища о. Клиницы и имеющих общее название «Перетрусовский залив». По данным картирования 1998 г., площадь акватории этого участка равна 1774 га, на картосхеме же 1957 г. она на 382.5 га больше. По карте 1990 г. хорошо видно, что основная часть этой разницы (360.5 га) приходится на площади, ставшие до 1990 г. заболоченным берегом. Если принять, что процессы заболачивания на водоеме проявляются с начала 60-х годов (Экзерцев, 1963), то понятно, что за прошедший период в среднем ежегодно терялось по 12.0 га, или по 0.67% площади акватории. Еще 22 га (по 2.75 га, или 0.15% в год) перешло из акватории в берег уже в последующие 8 лет.

Приведенные данные позволяют оценить темпы процесса болотообразования на мелководьях Иваньковского водохранилища в разные периоды развития его растительного покрова и со всей очевидностью показывают цикличность этого процесса. К сожалению, 15–20-летние перерывы в картировании растительности, которое проводилось в 1957 г., 1972–1974 гг. и 1995, 1998 гг., не позволяют уверенно говорить о периодичности циклов и продолжительности их отдельных фаз. Тем не менее, по косвенным данным, можно предположить, что указанный процесс, скорее всего, носит скачкообразный характер. По-видимому, на рассматриваемом участке водохранилища пока прошел только один цикл болотообразовательного процесса и наблюдается первая фаза второго цикла. Первый цикл продолжался около 35 лет. Начальная его фаза – фаза постепенного заболачивания мелководий с образованием отдельных сплавин – заняла около 10 лет (с 1960 по 1970 гг.). В начале 70-х наблюдается массовое сплавинообразование. Оно знаменует начало второй фазы процесса болотообразования, которая длилась до конца 80-х годов, т. е. около 20 лет. Эта фаза состояла из двух частей: первой, очень быстрой, когда почти одновременно возникло много молодых сплавин, и второй, медленной, когда эти сплавины

постепенно разрастались и заселялись ивами. Следующая, третья фаза наиболее короткая – ее продолжительность не более 3–5 лет. К этому времени ивняки разрослись до такой степени, что их корни прочно связали сплавины с дном и берегом водоема и они, как сплавины, перестали существовать. Таким образом, к середине 90-х годов прошедшего столетия завершился первый цикл в развитии растительного покрова Перетрусовского залива Ивановского водохранилища и начался новый его цикл.

Трудно сказать, можно ли распространить этот вывод на все водохранилище. С одной стороны, разные участки водоема зарастают и заболачиваются с различной скоростью (в Шошинском плесе этот процесс протекает с наибольшей, в речном Волжском – с наименьшей, а в Ивановском – со средней скоростью). С другой стороны, все участки этого сложного водоема никогда не будут находиться в одной и той же стадии развития, и общую оценку происходящих процессов следует давать по их преобладающим характеристикам. Исходя из этого, сделанный вывод, очевидно, может быть отнесен ко всему водохранилищу.

Новый цикл развития растительного покрова начался с иной фитоценотической базы, нежели первый. Это показывают материалы нашего картирования растительности водохранилища, проведенного в 1995 и 1998 гг. Картирование было фрагментарным и охватывало большую часть Волжского плеса, приустьевую зону Шошинского плеса и наиболее крупные заливы Ивановского плеса. Проведенное картирование не позволяет создать новую полную картосхему растительности, но дает достаточно отчетливые представления о характере растительного покрова водохранилища в конце XX столетия.

Ивановский плес. Начнем рассмотрение последних материалов с уже упомянутого Перетрусовского залива. В табл. 4.57 приведены данные по площадям, занимаемым сообществами основных доминантов растительности в 1998 г. и, для сравнения, в 1957 г., который характеризует состояние растительного покрова водохранилища перед началом первого цикла заболачивания.

Т а б л и ц а 4.57

**Площади сообществ основных доминантов растительности в Перетрусовском заливе
Ивановского водохранилища**

Доминанты сообществ	1957 г.		1998 г.	
	га	%	га	%
Гигрогелофиты	16.2	2.7	0	0
<i>Carex acuta</i>	16.2	2.7	0	0
Гелофиты	290.5	48.3	161.4	62.4
<i>Phragmites australis</i>	92.5	15.4	62.0	24.0
<i>Glyceria maxima</i>	157.5	26.2	45.0	17.4
<i>Typha angustifolia</i>	0	0	33.7	13.0
<i>Zizania latifolia</i>	0	0.0	12.8	5.0
<i>Scirpus lacustris</i>	3.0	0.5	4.7	1.8
<i>Equisetum fluviatile</i>	37.5	6.2	2.4	0.9
<i>Scolochloa festuacea</i>	0	0	0.8	0.3
Гидрофиты с плавающими листьями	24.0	4.0	22.8	8.8
<i>Nymphaea candida</i>	22.5	3.7	14.0	5.4
<i>Nuphar lutea</i>	0	0	4.5	1.7
<i>Persicaria amphibia</i>	1.5	0.3	3.8	1.5
<i>Potamogeton natans</i>	0	0	0.5	0.2
Погруженные гидрофиты	270.0	45.0	74.5	28.8
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	120.0	20.0	42.0	16.2
<i>P. lucens</i>	80.0	13.3	15.0	5.8
<i>Stratiotes aloides</i>	10.0	1.7	13.0	5.0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	60.0	10.0	4.5	1.8
Всего	600.7	100.0	258.7	100.0
Площадь акватории, га	2150.0		1744.0	
Степень зарастания, %	27.9		14.8	

Из представленных данных видно, что второй цикл начинается с почти в 2 раза меньшей степени и примерно в 2.5 раза меньшей площади зарастания акватории залива, чем первый. При этом в 1998 г. площадь, занимаемая манником, основным сплавинообразователем на водохранилище (Экзерцев, Мишулина, 1976), в 3.5 раза меньше, чем в 1957 г., и ведущим доминантом выступает уже тростник, оттесняющий манник на вторую позицию. Третье место по площади зарастания среди гелофитов занимает рогоз узколистный, сообщества которого не были представлены на данном участке водохранилища в 1957 г. Далее следует водный рис, активно рассе-

ляющийся в последнее время, за ним – камыш озерный, постепенно занимающий все более значительные площади мелководий. Хвощ приречный, основной компонент растительности болотных топей, стал малозаметным; почти исчезли сообщества водных осок. Значительно меньшие площади занимают гидрофиты, среди которых достаточно обильными остались лишь рдест пронзеннолистный, рдест блестящий, кувшинка чисто-белая и телорез алоэвидный (см. табл. 4.57). Сравнительно высокая представленность двух последних видов, а также наличие урути колосистой, сохранившейся в меньшей степени, говорит о том, что процесс болотообразования лишь затих, но не прекратился, и что в связи с этим продолжительность первой фазы нового его цикла, возможно, будет короче, чем у первого цикла.

В 1995 г. была проведено картирование растительности Омутнинского залива, расположенного ниже Перетрусовского и разделенного о. Омутня. Этот залив более чем вполнину меньше предыдущего (781 га). В год обследования в нем еще оставались не осевшие на дно небольшие сплавинные окраины некогда обширных сплавин. Общая площадь этих окраин была равна 5.7 га, или 4.7% от площади зарастания залива (121.7 га).

Степень зарастания Омутнинского залива была несколько выше (15.6%), чем у предыдущего. В растительности этого залива также господствует тростник южный, но это выражено еще более ярко, поскольку на долю сообществ тростника приходится 50% всей площади зарастания (60.8 га). Вторую позицию занимают ценозы хвоща приречного (9.9 га, или 8.1%), третью – ценозы манника большого (8.6 га, 7.1%), четвертую – рогоза узколистного (8.3 га, 6.9%), пятую – камыша озерного (5.9 га, 4.8%). Далее в списке, составленном по убыванию площадей, стоят сплавины, затем – сообщества стрелолиста обыкновенного (5.2 га, или 4.3%) и только потом несколько позиций подряд занимают площади ценозов с доминированием гидрофитов: рдеста пронзеннолистного (4.2 га, или 3.5%), урути колосистой (3.5 га, или 2.8%), телореза алоэвидного (3.0 га, или 2.5%), кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith (1.7 га, или 1.4%) и кувшинки чисто-белой (1.5 га, или 1.2%), что свидетельствует о безраздельном господстве в этом заливе воздушно-водных растений над гидрофитами, доля которых всего 12%. Наряду с перечисленными доминантами, в сложении растительности залива принимают участие водный рис широколистный (1.5 га, или 1.2%), тростянка овсяничная *Scolochloa festuacea* (Willd.) Link, сусак зонтичный, ежеголовник всплывший *Sparganium emersum* Rehm., аир обыкновенный, горец земноводный, рдест блестящий, шелковник жестколистный *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, элодея канадская *Elodea canadensis* Michx. (доля сообществ каждого менее 1%).

В 1957 г. в Омутнинском заливе также было очень много тростника и манника, но не проявлял себя хвощ, и в целом воздушно-водные растения занимали всего около 40% заросших площадей, господствовали же погруженные гидрофиты – рдест пронзеннолистный и уруть колосистая.

Еще один залив Иваньковского плеса, тепловодный Мошковичский с площадью акватории 94 га, обследовался нами в 1995, 1998 и 2001 гг. Наиболее детальное картирование его растительного покрова было выполнено в 1998 г. Площадь зарастания залива 13.3 га, степень зарастания – 14.1 га. Так же, как и в Перетрусовском заливе, здесь доминируют тростник (4.8 га, или 35.8%), манник большой (2.5 га, или 18.9%) и рогоз узколистный (1.0 га, или 7.5%). Кроме того, в число доминантов в заливе входят уруть колосистая (1.8 га, или 13.2%) и рдест пронзеннолистный (1.0 га, или 7.5%). Наиболее интересным в Мошковичском заливе является наличие сообществ с доминированием наяды большой *Najas major* All. (0.3 га) и водяного ореха *Trapa rossica* V. Vassil. (0.5 га), которые здесь имеют заносный характер. Наяда расселяется слабо, тогда как расселение водяного ореха идет интенсивно. Согласно личному сообщению сотрудника ИБВВ РАН А.В. Макрушина, в 1992 г. плоды этого растения были разбросаны им в нескольких местах залива. Нами в 1995 г. розетки ореха в небольшом числе экземпляров были обнаружены в трех местах. В 1998 г. уже существовали одно крупное и несколько мелких пятен этого растения, а в 2001 г. оно было рассеяно небольшими группами вдоль всего восточного побережья залива, образовав несколько крупных массивов в местах первичного вселения.

Почти напротив Мошковичского расположен самый верхний залив Иваньковского плеса, образовавшийся в месте впадения р. Созь. Зона подпора водохранилища простирается по реке примерно на 15 км, площадь залива около 550 га, площадь зарастания 80 га, степень зарастания 14.5%. Наиболее заметное растение залива – тростянка овсяничная. В 1995 г. ее сообщества 20–30-метровой полосой тянулись с небольшими перерывами на протяжении примерно 10 км вдоль обоих берегов залива почти от самого устья и занимали 56.2% площади зарослей. Помимо нее, заметную роль в зарастании играли тростник, рогоз узколистный, манник большой, камыш озерный, хвощ приречный, рдест пронзеннолистный, кубышка и кувшинка; местами встречался телорез и другие макрофиты различных экологических групп. Эта картина заметно отличается от описанной В.А. Экзерцевым по результатам исследования в 1957 г.: «Его мелководья заросли незначительно. В нижней части залива в прибрежьях преобладают сообщества манника большого с вкраплением фитоценозов тростянки и тростника. В средних и верхних участках безраздельно господствуют заросли тростянки, протянувшейся полосой вдоль берегов, кроме преобладания тростянки, отмечается полное отсутствие в этом заливе сообщества камыша озерного» (Экзерцев, 1971, с. 80). В настоящее время камыш в заливе встречается нередко, тростянка господствует не только в верхней и средней, но и в нижней его части; степень зарастания заметно возросла.

Таким образом, к концу 90-х годов в растительности Иваньковского плеса господство перешло к тростнику южному, хотя манник продолжал играть значительную роль в зарастании мелководий, особенно в самых верхних частях заливов. Высокую активность стал проявлять рогоз узколистный, заметно выросла роль камыша озерного и, местами, водного риса и тростянки; значение воздушно-водных растений в целом стало заметно выше по сравнению с истинно водными макрофитами.

Шошинский плес. Последний раз гидробиотические исследования проводились в 1995 г. и только в нижней его части, растительный покров которой оказался весьма однообразным. В сложении его господствовали тростник и манник. У открытых берегов явно преобладал первый, в заливах – второй. Помимо этих двух видов, на долю которых приходилось около 70% заросших площадей, в сложении растительных сообществ активное участие принимали рдест пронзеннолистный и камыш озерный, местами заметную роль играли рдест блестящий, хвощ, стрелолист и тростянка. Степень зарастания этого участка около 10%.

Волжский плес. Это наиболее протяженный плес, в котором выделяются три участка с разной морфологией и, соответственно, разным характером и степенью зарастания (Экзерцев, 1971). Самый верхний глубоководный участок от г. Тверь до с. Лисицы имеет лишь слабый подпор, отчетливое течение, характерные для реки обрывистые берега и узкую прибрежную мелководную полосу. При первом обследовании В.А. Экзерцевым в 1957 г. этот участок имел крайне слабое зарастание: на наиболее пологих местах по урезу воды местами встречалась осока острая, кое-где (особенно по небольшим заливам притоков) отмечались куртинки манника большого, камыша озерного, рдеста гребенчатого (Экзерцев, 1971). Наше обследование в 1995 г. показало чуть большую степень зарастания за счет добавления к сообществам вышеперечисленных видов небольших зарослей тростника и рдеста пронзеннолистного.

Второй, наиболее разнообразный по условиям и характеру зарастания участок расположен между с. Лисицы и устьем р. Шоша. Здесь много больших и малых островов, затопленных пойменных озер и значительно зарастающих мелководий. Как и в прежние времена, на этом участке существует весьма разнообразная воздушно-водная и гидрофитная растительность, основным доминантом которой в настоящее время выступает тростник. Многие заостровные мелководья превратились в тростниковые крепи и манниковые топи, но сохранилось немало как разнообразно зарастающих мелководных, так и лишенных растительности глубоководных плесов. К последним, например, относится затопленное оз. Видогощ, окруженное мелководьями со сплошным зарастанием из пятнисто расположенных крупных полей и небольших зарослей тростника и манника, куртин камыша озерного. Вдоль манниковых и тростниковых зарослей тянутся полосы из хвоща, стрелолиста, ежеголовников и сусака зонтичного; на плесах среди зарослей гелофитов располагаются большие поля из телореза, кувшинки, кубышки, горца земноводного, рдеста плавающего *Potamogeton natans* L., рдеста пронзеннолистного, рдеста блестящего, урути колосистой, элодеи канадской, роголистника темно-зеленого *Ceratophyllum demersum* L. и других гидрофитов. В целом этот участок Волжского плеса зарастает на 20–25%.

Нижний участок плеса, расположенный между устьями рек Шоша и Созь, вновь изобилует крутыми обрывистыми берегами, у которых почти нет растительности. Последняя в умеренных количествах встречается главным образом в заливах по притокам, а также возле островов, расположенных у нижней границы плеса. Доминантами растительного покрова здесь являются все те же тростник, манник и рдест пронзеннолистный – растения, наиболее обычные для всего водохранилища. Своеобразие же участка проявляется в довольно частой встречаемости на нем небольших зарослей айра обыкновенного.

Горьковское водохранилище. Растительный покров Горьковского водохранилища изучается с первого же года создания этого водоема (Лукина, 1968; Лукина, Никитина, 1968; Лукина и др., 1963; Экзерцев, 1962, 1963; Экзерцев, Экзерцева, 1966). Исследования 60-х годов (Экзерцев, 1963; Экзерцев, Экзерцева, 1966) показали, что уже в первые годы существования водохранилища наметились различия в зарастании заливов, возникших в районе затопленных болотных массивов левобережья, и заливов, расположенных на пашнях и пойменных лугах правобережья. Богатое зарослями болотных растений левобережье по заливам зарастало гелофитными группировками с обильным развитием погруженных гидрофитов. Среди первых наибольшее распространение получили заросли частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. и омежника водяного *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., среди последних – заросли элодеи канадской. Нередкими были пережившие затопления группировки рдеста пронзеннолистного и горца земноводного. Значительные площади занимали ранее существовавшие и сохранившиеся в подтопленном состоянии осоковые и лисохвостные луга, а также сообщества вейника наземного *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, оказавшиеся способными длительное время существовать при глубине воды до 20 см. Мелководья же заливов правобережья, в связи с отсутствием достаточного запаса семян и органов вегетативного размножения гидрофитов, либо не зарастали, либо были заняты подтопленной щучкой дернистой *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., зарослями череды *Bidens* ssp., односоставными зарослями рдестов *Potamogeton* ssp. и ежеголовников *Sparganium* ssp.

Наиболее полное гидробиотическое изучение мелководий всего водохранилища проведено в 1968–1970 гг. В этот период была выполнена глазомерная съемка площадей основных фитоценозов, составлена картосхема их распределения, определены фитомасса и годовая продукция сообществ макрофитов, установлены особенности зарастания отдельных участков водохранилища (Экзерцев, 1972; Экзерцев, Довбня, 1974а; Экзерцев и др., 1971). Съемка показала (Экзерцев, 1972), что спустя 12–14 лет существования водохранилища песчаная литораль его речного плеса, подверженная умеренному воздействию волн, была занята односоставными сообществами рдеста гребенчатого, иногда рдеста пронзеннолистного, среди которых местами встречались куртины сусака зонтичного и камыша озерного. Защищенная островами литораль с илистыми грунтами имела более богатый растительный покров. У самого берега в таких местах располагался пояс осок с доминированием осоки вздутой *Cares rostrata* Stokes; при глубине воды 5–10 см были распространены заросли манника большого, местами чередующиеся с фитоценозами рогоза широколистного; за полосой манника следовала полоса чистых зарослей стрелолиста, а за ней – погруженная растительность, представленная преимущественно односоставными группировками рдеста пронзеннолистного.

Большая часть литорали Костромского плеса, по морфологии резко отличающегося от других участков Горьковского водохранилища, была занята фитоценозами тростника южного, ширина полосы которого местами достигала 200–400 м. На наиболее изолированных и заболоченных участках плеса, а также в верховьях заливов доминировали сообщества хвоща приречного и телореза алоэвидного, а обширные площади поймы р. Костромы в зоне выклинивания имели вид непроходимых болот, сплошь занятых ассоциацией *Equisetum fluviatile* + *Calla palustris*.

Растительный покров заливов водохранилища по притокам был разнообразным и не однотипным. В заливах речной части водохранилища по рекам Солоница, Черная Заводь, Стежера, Кешка у берегов господствовали сообщества осоки острой и манника большого, на глубине – фитоценозы рдеста пронзеннолистного. Кроме того, заметным был пояс камыша озерного, довольно часто встречались ценозы телореза, кувшинки чисто-белой, горца земноводного, рдеста блестящего и роголистника темно-зеленого. В заливах по рекам с высокой цветностью воды (Немда, Унжа) заметную роль играли торфяные сплавины; погруженные гидрофиты почти отсутствовали, гидрофиты с плавающими листьями были представлены лишь группировками рдеста плавающего; большие площади мелководий не зарастали. Слабо зарастающими были и заливы озерного участка водохранилища, на мелководьях которых отмечались незначительные площади осоки вздутой, угнетенные группировки стрелолиста и ежеголовника прямого *Sparganium erectum* L., разреженные заросли рдестов плавающего и пронзеннолистного.

В целом, по мнению В.А. Экзерцева и др. (1971), постоянство водного уровня в Горьковском водохранилище способствовало формированию на его литорали растительных сообществ, распределенных зонально в зависимости от глубины воды. Интенсивное зарастание наблюдалось только на мелководьях Костромского расширения. Общая площадь зарослей на водохранилище была очень мала (менее 1%). За исключением Костромского расширения, растительный покров водохранилища оставался довольно однообразным: на мелководьях господствуют сообщества осоки вздутой, рогоза широколистного, камыша озерного, стрелолиста, манника большого, рдеста пронзеннолистного и гребенчатого; в заливах по рекам с высокоцветными водами часто встречались фитоценозы рдеста плавающего.

В 1990–1992 гг. был проведен новый цикл детальных исследований растительного покрова на русловой части водохранилища и в Костромском его расширении (Папченков, 1996; Папченков и др., 1994). Было установлено, что растительный покров верхнего, почти не измененного влиянием подпора, участка водохранилища от плотины Рыбинского гидроузла до г. Ярославля (первые 90 км) крайне слабо выражен. Он представлен небольшими пятнышками изреженных зарослей рдеста гребенчатого, изредка встречающихся то у одного, то у другого берега в узкой полосе прибрежных мелководий. В едва выраженных заливах по устьям небольших притоков и в лагунах под защитой песчаных кос к нему примешиваются рдест пронзеннолистный и шелковник жестколистный. Флору таких защищенных от течения биотопов могут дополнять рясковые (*Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.), отдельные экземпляры сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного.

Ниже впадения р. Которосль подпор водохранилища по Волге становится все более заметным, что сопровождается постепенным увеличением плотности и размеров пятен рдеста гребенчатого, появлением у берегов сначала отдельных, а затем все более часто встречающихся, но пока разреженных и небольших, зарослей рдеста пронзеннолистного. Значительно более разнообразной и обильной становится флора и растительность заливов по устьям притоков.

Наиболее интересны в этом отношении заливы по рекам Солоница и Черная, растительность которых уже имеет типичное поясное распределение по глубине воды: у берега развит пояс осочника с доминированием осоки острой, переходящей в заросли хвоща приречного. В другом случае, с пологого берега в обводненную часть мелководий заходят заросли двукисточника тростникового *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, переходящие в смешанное сообщество двукисточника, осоки и хвоща. В третьем случае, от пологих берегов, поросших ивняком или двукисточником, идут заросли манника большого, в которые включены небольшие сообщества тростника и камыша озерного. Такие манниковые ценозы обычно далеко продвинуты от берега. Сразу за ними отдельными пятнами разных размеров располагаются сообщества рдеста пронзеннолистного и рдеста блестящего. Осоковые же и хвощовые сообщества, как правило, неширокие; они сменяются сочетанием разбросанных куртин стрелолиста, сусака, ежеголовника всплывшего, кубышки желтой, кувшинки чисто-белой, роголистника темно-зеленого, урути колосистой, различных рдестов и других гидро- и гелофитов. В верхней части заливов площади зарослей занимают до 30% акватории, в нижней – до 5–10%.

Сходным образом (но заметно слабее) зарастают и закрытые заостровные мелководья, появляющиеся на водохранилище ниже устья р. Солоница. На незащищенных от течения и волнобоя прибрежных мелководьях ниже устья этой реки заросли рдеста гребенчатого и рдеста пронзеннолистного уже идут хотя и прерывистыми, но более протяженными и более широкими (1–5 м) полосами вдоль одного или обоих берегов. Местами к ним начинают примешиваться пятна зарослей рдеста блестящего. У самого берега и по урезу воды среди ивняков встречаются небольшие группировки тростника и осоки острой.

Гораздо более сильному зарастанию, по сравнению с русловой частью, подвержено Костромское расширение Горьковского водохранилища. Полное картирование растительности этого участка водохранилища показало, что в целом степень зарастания Костромского расширения равна 21.5%, степень заболачивания – 2%; продукция органического вещества макрофитов на единицу площади акватории составляет 75 г/м², на единицу площади зарослей – 349 г/м². Это позволяет характеризовать данную часть водохранилища как слабо забо-

ченную и умеренно заросшую (Папченков и др., 1994). Но в разных частях сложного по конфигурации Костромского расширения процессы зарастания идут неодинаково. Наиболее интенсивно они протекают в заливах по устьям рек, менее интенсивно – на мелководьях, удаленных от мест непосредственного поступления биогенов с речными водами. В связи с этим акватория расширения может быть разбита на 9 участков:

1. Промойно-Саметский разлив. Самый нижний участок расширения, расположенный у выхода в речную часть Горьковского водохранилища и являющийся разливом по р. Промойна у с. Саметь. Здесь много островов, изрезанных узкими, сильно заросшими заливами и узкими, слабо зарастающими протоками. Площадь участка 938 га, степень его зарастания 16.7%, заболачивания – 2.3%. В растительном покрове участка доминируют рдест пронзеннолистный, камыш озерный, стрелолист обыкновенный, кувшинка чисто-белая, хвощ приречный и рдест гребенчатый. Характерно резкое преобладание камыша над тростником, стрелолиста над хвощем, кувшинки над кубышкой, а также высокое обилие рдеста гребенчатого, 50% всех площадей которого сосредоточено здесь.

2. Шемякино-Петриловские сужения. Наиболее узкие и протяженные участки водоема у о. Моховатый и д. Шемякино и далее к югу до д. Петрилово. Площадь 1297 га, степень зарастания и заболачивания соответственно 15.9 и 2.4%. Особенности растительности участка являются доминирование кубышки желтой, высокое обилие хвоща, камыша и манника на фоне почти полного отсутствия тростника.

3. Волше-Кастинский разлив. Довольно сильно заросший мелководный разлив по долинам рек Волша и Касть, отделенный о. Моховатым от других участков. Площадь 1705 га, степень зарастания 30.1%, степень заболачивания 6%. Здесь преобладает хвощ приречный, много роголистника темно-зеленого, тростника южного и кувшинки чисто-белой; распространены топи и сплавины. На этом участке расширения отмечен один из самых высоких показателей запасов органического вещества на единицу площади акватории – 134 г/м².

4. Великовские мелководья. Участок расположен западнее с. Спас и охватывает район затопленных озер Великое, Ботвино и Полово. Площадь 1535 га. Из-за обширной глубоководной зоны степень зарастания (14.7%) и степень заболачивания (1.2%) невысоки. Особенностью растительного покрова является резкое преобладание (74.2%) сообществ рдеста пронзеннолистного при заметном участии тростника и кубышки.

5. Касть-Сотинский разлив. Самый крупный участок расширения (4864 га), расположенный на месте затопленных долин рек Касть и Соть. Степень зарастания 16.8%, заболачивания – 1.1%. Растительность участка выделяется повышенным обилием рдеста блестящего и рогоза широколистного.

6. Идоломско-Куниковские мелководья. Второй по величине участок (3215 га) с самыми низкими показателями зарастания (14.5%) и заболачивания (0.6%). На юге он ограничен с. Спас и берегами бывшего Идоломского озера, на западе – островами Ведерки, на северо-западе – Куниковскими болотами и о. Куниково. В растительном покрове господствует рдест пронзеннолистный (76.1%). Из других растений обилием выделяются хвощ и тростник.

7. Костромской разлив. Занимает затопленное русло р. Кострома и прилегающие заливы по рекам Сушевка и Ботановка. Площадь 987 га. Степень зарастания самая высокая на расширении – 37.6%, степень заболачивания 2.8%. Растительность разнообразна: помимо обильного рдеста пронзеннолистного (65.4%) здесь немало рдеста блестящего, тростника южного, манника большого, хвоща приречного и кубышки желтой. Отмечен рогоз узколистый, не встреченный на других участках.

8. Жарковские мелководья. Это самый маленький (887 га) и глухой участок расширения, охватывающий заливы и межостровные пространства к западу от с. Жарки. В растительном покрове господствуют рдест пронзеннолистный (74.8%) и тростник (8.5%). Степень зарастания участка 28.4%, заболачивания – 1.1%.

9. Мезенский разлив. Участок залитых долин рек Меза, Языльница и Гузобой с площадью 1926 га, степенью зарастания 37.5% и заболачивания – 2.9%. Здесь, при общем преобладании рдеста пронзеннолистного (24.9%), высоким обилием выделяются образующие большие поля хвощ приречный (15.5%) и кубышка желтая (14.8%), их дополняют манник, тростник, кувшинка и рдест блестящий. Растительность данного участка характеризуется самым высоким показателем запасов органического вещества на площадь акватории – 158 г/м² (Папченков и др., 1994).

Сравнение приведенных данных, полученных в 1990–1992 гг., с материалами картирования растительности Костромского расширения 22-летней давности (Экзерцев, Довбня, 1974) показывает, что за это время общие запасы органического вещества макрофитов увеличились в 2 раза, площадь зарастания и фитопродукция на единицу площади акватории возросла более чем в 3 раза, степень зарастания – почти в 5 раз. Сопоставление этих материалов позволяет сделать вывод о высокой скорости зарастания, заболачивания и последующего закустаривания или залужения мелководий расширения, т. е. об интенсивных процессах сокращения площади его акватории. Проведенные подсчеты показали, что средняя скорость перехода акватории Костромского расширения в берег за 36 лет существования водоема составила 247 га (или 1.2%) в год. Процесс наступления берега на водоем хорошо виден на местности по наличию недавно отшнурованных и полностью заболоченных больших и малых заливов, по пятнам воздушно-водных растений среди обширных прибрежных топей, а также среди сырых береговых лугов и кустарников. Последнее является свидетельством быстрого перехода прибрежных топей в закустаренный и залуженный берег водоема.

3.1.2. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища

Определяющим экологическим фактором существования высшей водной растительности является гидрологический режим водохранилища, характеризующийся резкими сезонными колебаниями уровня, амплитуда ко-

торых в отдельные годы может достигать 5 м. В широких пределах изменяются и среднегодовые значения уровня. В отдельных случаях величина их колебаний превышает 2 м. Это приводит к чрезвычайной пестроте растительности и высокой ее динамичности. Особенности уровня режима водохранилища определяют и современную ценоотическую структуру водной растительности.

Материал был собран при обследовании мелководной зоны Рыбинского водохранилища в 1986–1993 гг. Растительность мелководий изучали маршрутным методом. Выбор площадок и описание растительности проводились по общепринятой отечественной методике геоботанических исследований (Понятовская, 1964; Корчагин, 1976). Применительно к гидрофильной растительности использовались методы, изложенные в монографии В.М. Катанской (1981). Подсчет площадей растительности проводился частично на основе топографических планов, составленных по аэрофотоснимкам в масштабе 1:5000, а также непосредственно по оконтуренным на аэрофотоснимках зарослям.

В настоящее время процесс формирования растительных сообществ на мелководьях Рыбинского водохранилища стабилизировался. В основном завершилось формирование большинства ассоциаций высшей водной растительности, определяющих облик растительного покрова. Эдификаторная роль в сообществах макрофитов принадлежит 37 видам цветковых растений и одному виду высших споровых (*Equisetum fluviatile* L.).

В составе высшей водной растительности Рыбинского водохранилища на основе эколого-фитоценологических критериев выделены три группы формаций: I группа объединяет формации, где эдификаторами являются погруженные растения; II группа представлена формациями, эдификаторы которых прикреплены к грунту и имеют плавающие ассимиляционные органы; III группа включает формации, эдификаторы которых относятся к воздушно-водным растениям или гелофитам, укореняющимся в грунте и имеющим побеги, часть которых находится в водной среде, а часть возвышается над поверхностью воды. Они способны проходить полный цикл развития как в воде, так и на увлажненном грунте.

Проведенные исследования позволили составить общую схему классификации растительности, а также выявить закономерности распространения ассоциаций по плесам Рыбинского водохранилища (табл. 4.58). Формации свободноплавающей растительности в отдельную группу не выделяли в связи с отсутствием на водохранилище достаточно устойчивых фитоценозов этих растений, а также их незначительной ролью в формировании зарослей водоема.

Т а б л и ц а 4.58

Классификация высшей водной растительности и распространение ассоциаций макрофитов по плесам Рыбинского водохранилища

Синтаксоны	Плесы			
	1	2	3	4
Тип <i>Aquiherbosa</i>				
I. Группа формаций <i>Aquiherbosa immersa</i>				
1. Формация <i>Potamogetoneta gramineus</i>				
1) ассоц. <i>Potamogetonum graminei aqui-herbosum</i>	++	++	+	++
2) ассоц. <i>Potamogetonum graminei pectinati-potamogetonosum</i>		+		
2. Формация <i>Potamogetoneta lucentis</i>				
3) ассоц. <i>Potamogetonum lucentis subpurum</i>	++	++	++	++
4) ассоц. <i>Potamogetonum lucentis perfoliati-potamogetonosum</i>	+			+
5) ассоц. <i>Potamogetonum lucentis aqui-herbosum</i>			+	
3. Формация <i>Potamogetoneta pectinati</i>				
6) ассоц. <i>Potamogetonum pectinati subpurum</i>	+	+		+
7) ассоц. <i>Potamogetonum pectinati aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
4. Формация <i>Potamogetoneta perfoliati</i>				
8) ассоц. <i>Potamogetonum perfoliati subpurum</i>	++	++	+	
9) ассоц. <i>Potamogetonum perfoliati aqui-herbosum</i>	++	++	+	++
5. Формация <i>Elodeeta canadensis</i>				
10) ассоц. <i>Elodeetum canadensis subpurum</i>	+		+	
11) ассоц. <i>Elodeetum canadensis demersum ceratophyllosum</i>	+			
6. Формация <i>Stratioteta aloidis</i>				
12) ассоц. <i>Stratiotetum aloidis aqui-herbosum</i>	+	+		
7. Формация <i>Ceratophylleta demersi</i>				
13) ассоц. <i>Ceratophylletum demersi aqui-herbosum</i>	+	+		
8. Формация <i>Ranunculeta circinati</i>				
14) ассоц. <i>Ranunculetum circinati subpurum</i>	+	+	+	
9. Формация <i>Myriophylleta spicati</i>				
15) ассоц. <i>Myriophylletum spicati aqui-herbosum</i>	+	+	+	+

Синтаксоны	Плесы			
	1	2	3	4
II. Группа формаций <i>Aquiherbosa natantia</i>				
10. Формация <i>Potamogetoneta natantis</i>				
16) ассоц. <i>Potamogetonetum natantis subpurum</i>			+	
17) ассоц. <i>Potamogetonetum natantis aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
11. Формация <i>Polygoneta amphibii</i>				
18) ассоц. <i>Polygonetum amphibii subpurum</i>	++	++		
19) ассоц. <i>Polygonetum amphibii aqui-herbosum</i>	+++	++	++	+++
20) ассоц. <i>Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum</i>		+		+
21) ассоц. <i>Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum</i>	+			
22) ассоц. <i>Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum</i>	++	+		
12. Формация <i>Nuphareta lutei</i>				
23) ассоц. <i>Nupharetum lutei aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
13. Формация <i>Nymphaeeta candidae</i>				
24) ассоц. <i>Nymphaetum candidae subpurum</i>		+		
25) ассоц. <i>Nymphaetum candidae aqui-herbosum</i>	+			
26) ассоц. <i>Nymphaetum candidae natantis-potamogetonosum</i>			+	+
27) ассоц. <i>Nymphaetum candidae amphibium polygonosum</i>	+			
III. Группа формаций <i>Aquiherbosa amphibia</i>				
14. Формация <i>Equiseteta fluviatile</i>				
28) ассоц. <i>Equisetetum fluviatilis subpurum</i>		+	+	
29) ассоц. <i>Equisetetum fluviatilis aqui-paludoso-herbosum</i>	+++	++	++	+++
30) ассоц. <i>Equisetetum fluviatilis amphibia roripposum</i>	+	+		+
31) ассоц. <i>Equisetetum fluviatilis graminei-potamogetonosum</i>	+			
15. Формация <i>Typheta angustifoliae</i>				
32) ассоц. <i>Typhetum angustifoliae subpurum</i>	+	+	+	+
33) ассоц. <i>Typhetum angustifoliae aqui-herbosum</i>	+		+	
16. Формация <i>Typheta latifoliae</i>				
34) ассоц. <i>Typhetum latifoliae aqui-paludoso-herbosum</i>		++	++	+
35) ассоц. <i>Typhetum latifoliae maximae glyceriosum</i>	+		+	
36) ассоц. <i>Typhetum latifoliae amphibia roripposum</i>		+		
37) ассоц. <i>Typhetum latifoliae plantago-alismatosum</i>			+	
38) ассоц. <i>Typhetum latifoliae arundinaceae phalaroidosum</i>	+			
17. Формация <i>Sparganieta emersi</i>				
39) ассоц. <i>Sparganietum emersi subpurum</i>	+			+
40) ассоц. <i>Sparganietum emersi aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
18. Формация <i>Sparganieta erecti</i>				
41) ассоц. <i>Sparganietum erecti aqui-herbosum</i>	++		+	
42) ассоц. <i>Sparganietum erecti amphibia roripposum</i>	+	+		++
19. Формация <i>Alismateta plantago-aquatica</i>				
43) ассоц. <i>Alismetum plantago-aquaticae aqui-paludoso-herbosum</i>			+	+
20. Формация <i>Sagittarieta sagittifoliae</i>				
44) ассоц. <i>Sagittarietum sagittifoliae subpurum</i>	+		+	
45) ассоц. <i>Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum</i>	++	++	++	++
21. Формация <i>Butometa umbellati</i>				
46) ассоц. <i>Butometum umbellati purum</i>	+	+		+
47) ассоц. <i>Butometum umbellati aqui-herbosum</i>	++	++	++	++
48) ассоц. <i>Butometum umbellati fluviatile equisetosum</i>	+	+		
49) ассоц. <i>Butometum umbellati amphibia roripposum</i>	++	+	+	
22. Формация <i>Agrostieta stolonifera</i>				
50) ассоц. <i>Agrostietum stoloniferae-aqui-paludoso-herbosum</i>	+	+	+	+
23. Формация <i>Alopecurieta aequalis</i>				
51) ассоц. <i>Alopecurietum aequalis aqui-herbosum</i>		+	+	
52) ассоц. <i>Alopecurietum aequalis acicularis eleocharosum</i>			+	
24. Формация <i>Glycerieta fluitans</i>				
53) ассоц. <i>Glycerietum fluitans mixta herbosum</i>		+	++	+
54) ассоц. <i>Glycerietum fluitans fluviatile equisetosum</i>			+	

Синтаксоны	Плесы			
	1	2	3	4
25. Формация <i>Glycerieta maximae</i>				
55) ассоц. <i>Glycerietum maximae subpurum</i>	++	+	+	++
56) ассоц. <i>Glycerietum maximae aqui-paludoso-herbosum</i>	+++	+	++	+++
57) ассоц. <i>Glycerietum maximae fluviatile equisetosum</i>	+			
58) ассоц. <i>Glycerietum maximae amphibium polygonosum</i>	+	+		
59) ассоц. <i>Glycerietum maximae amphibia roripposum</i>	+		+	
26. Формация <i>Phalaroideta arundinacea</i>				
60) ассоц. <i>Phalaroidetum arundinacea subpurum</i>	++	+	++	+
61) ассоц. <i>Phalaroidetum arundinacea mixta herbosum</i>	+++	++	+++	+++
62) ассоц. <i>Phalaroidetum arundinacea fluviatile equisetosum</i>	+			
27. Формация <i>Phragmiteta australis</i>				
63) ассоц. <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	++	+	++	+
64) ассоц. <i>Phragmitetum australis aqui-paludoso-herbosum</i>	+++	++	+++	+++
65) ассоц. <i>Phragmitetum australis fluviatile equisetosum</i>	+	+		
66) ассоц. <i>Phragmitetum australis stolonifera agrostosum</i>	+		+	
67) ассоц. <i>Phragmitetum australis salicosum</i>	+	++	+++	++
28. Формация <i>Scolochloeta festucacea</i>				
68) ассоц. <i>Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum</i>	+		+	+
29. Формация <i>Bolboschoeneta maritimus</i>				
69) ассоц. <i>Bolboschoenetum maritimus subpurum</i>	+		+	
30. Формация <i>Cariceta acutae</i>				
70) ассоц. <i>Caricetum acutae subpurum</i>	+++	+	++	++
71) ассоц. <i>Caricetum acutae mixta herbosum</i>	++	++	+++	+++
72) ассоц. <i>Caricetum acutae fluviatile equisetosum</i>	+			
73) ассоц. <i>Caricetum acutae arundinaceae phalaroidosum</i>	+			
31. Формация <i>Cariceta aquatilis</i>				
74) ассоц. <i>Caricetum aquatilis subpurum</i>		++	++	+
75) ассоц. <i>Caricetum aquatilis mixta herbosum</i>		+	++	++
32. Формация <i>Cariceta rostrata</i>				
76) ассоц. <i>Caricetum rostrata aqui-paludoso-herbosum</i>		+	+	+
77) ассоц. <i>Caricetum rostrata fluviatile equisetosum</i>				+
33. Формация <i>Eleochareta acicularis</i>				
78) ассоц. <i>Eleocharetum acicularis aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
34. Формация <i>Eleochareta palustris</i>				
79) ассоц. <i>Eleocharetum palustris subpurum</i>	+	+	+	+
80) ассоц. <i>Eleocharetum palustris aqui-paludoso-herbosum</i>	+	++	+	++
81) ассоц. <i>Eleocharetum palustris amphibium polygonosum</i>		+		
82) ассоц. <i>Eleocharetum palustris acicularis eleocharosum</i>		++	+	
83) ассоц. <i>Eleocharetum palustris graminei-potamogetonosum</i>	+	+	+	
35. Формация <i>Scirpeta lacustris</i>				
84) ассоц. <i>Scirpetum lacustris subpurum</i>	+++	++	+++	+++
85) ассоц. <i>Scirpetum lacustris aqui-herbosum</i>	+	+	+	+
36. Формация <i>Juncetum articulati</i>				
86) ассоц. <i>Juncetum articulatus mixta herbosum</i>			++	+
37. Формация <i>Rorippeta amphibia</i>				
87) ассоц. <i>Rorippetum amphibii subpurum</i>	+	+	+	+
88) ассоц. <i>Rorippetum amphibii aqui-paludoso-herbosum</i>	++	++	++	++
89) ассоц. <i>Rorippetum amphibii graminei-potamogetonosum</i>		+	+	+
89) ассоц. <i>Rorippetum amphibii amphibium polygonosum</i>		+	+	+
38. Формация <i>Oenantheta aquatica</i>				
91) ассоц. <i>Oenanthetum aquatica aqui-paludoso-herbosum</i>	+	+	+	+
Всего	67	61	62	50

Примечание. Плесы: 1 – Волжский, 2 – Моложский, 3 – Главный, 4 – Шекснинский. Распространение ассоциаций: (+) – ограниченное, (++) – широкое, (+++) – доминирует в зарастании литорали.

В первые годы формирования растительности на водохранилище в зоне временного затопления преобладали формации: *Potamogetoneta gramineus*, *Polygoneta amphibii*, *Polygoneta scabrum*, *Alismateta plantago-aquaticae*, *Agrostiteta stoloniferae*, *Alopecurieta aequalis*, *Junceta bufonius*, *Cariceta acutae*, *Cariceta aquatilis*, *Cariceta rostrata*, *Cariceta vesicaria*, *Rorippeta palustris*, *Bideneta tripartita*. В последующие годы в этих формациях значительно сократилось число ассоциаций, а такие формации, как *Polygoneta scabrum*, *Rorippeta palustris*, *Junceta bufonius*, *Bideneta tripartita* почти полностью исчезли (Белавская, Кутова, 1966).

Наиболее распространены на водохранилище в настоящее время ассоциации (31), которые принадлежат к следующим 15 формациям: *Potamogetoneta gramineus*, *Potamogetoneta lucentis*, *Potamogetoneta perfoliati*, *Polygoneta amphibii*, *Equiseteta fluviatile*, *Sagittarieta sagittifoliae*, *Butometa umbellati*, *Glycerieta maximae*, *Phalaroideta arundinacea*, *Phragmiteta australis*, *Cariceta acutae*, *Cariceta aquatilis*, *Eleochareta palustris*, *Scirpeta lacustris* и *Rorippeta amphibia*. Ценоотические характеристики выделенных формаций подробно рассмотрены ранее (Ляшенко, 1995 а).

Наряду с указанными формациями, на водохранилище встречаются фитоценозы, имеющие локальное распространение и не являющиеся типичными для растительности литорали водохранилища. К ним относятся сообщества: *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, *Acorus calamus* L. и *Stachys palustris* L. На закрытых мелководьях встречаются сообщества *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Осенью, при спаде воды, на влажных грунтах развиваются ценозы *Juncus bufonius* L., *Rumex maritimus* L., *Ranunculus sceleratus* L., *Elatine hydropiper* L., *Callitriche hermaphroditica* L., *Limosella aquatica* L. и *Bidens tripartita* L.

Площади зарослей отдельных фитоценозов заметно различаются в разных плесах водохранилища. Так, для Волжского плеса наиболее характерны тростниково-манниковые заросли. В Моложском плесе преобладают осоковые фитоценозы, в Главном – чаще встречаются тростниковые и осоковые фитоценозы, в Шекснинском – преобладают осоковые и манниковые. Литоральная зона на отдельных участках водохранилища зарастает неравномерно (Ляшенко, 1997). В наибольшей степени подвержены зарастанию устьевые участки рек, заостровные мелководья и глухие заливы, в наименьшей – открытые участки литорали. Это объясняется как морфологическими особенностями литорали, так и влиянием ряда других факторов. К ним относятся уловенный режим водохранилища, характер грунтов, ветро-волновая активность и, в значительно меньшей степени, антропогенное загрязнение водоема. Большой процент зарастания мелководий в Шекснинском плесе обусловлен наличием обширного мелководного залива по р. Кондаш (83.3 км²) и ряда более мелких заливов. В Моложском плесе образование многочисленных заливов в результате затопления поймы р. Молога и ее притоков также способствует зарастанию этого района водохранилища. Главный плес, хотя и превосходит Волжский по общей площади мелководий в три раза, имеет почти такую же степень зарастания, поскольку большие площади открытых мелководий в этом плесе ограничивают развитие водной растительности. Исключение составляют тростниковые фитоценозы, устойчивые к гидродинамической активности. Осоковые фитоценозы в таких местах располагаются, как правило, только за тростниковым поясом.

Характеризуя отдельные группы растительности по водохранилищу в целом, можно отметить, что основную часть зарослей составляют воздушно-водные фитоценозы. К ним следует относить как воздушно-водную, так и прибрежно-водную растительность зоны временного затопления. В условиях Рыбинского водохранилища эти заросли, подверженные ежегодному затоплению в течение 1–2 мес, составляют верхний пояс растительности. Сообщества воздушно-водной растительности занимают 138 км², что составляет около 95% площади всех зарослей и 15% площади мелководий водохранилища (табл. 4.59).

Т а б л и ц а 4.59

Площади зарослей (га) и степень зарастания (%) Рыбинского водохранилища и его плесов

Состав растительности	П л е с								По всему водохранилищу	
	Волжский		Моложский		Главный		Шекснинский			
	га	%	га	%	га	%	га	%	га	%
Воздушно-водная	2139	87.9	1052	92.8	6492	96.7	4139	96.0	13822	94.7
Carex acuta L., C. aquatilis Wahlb	342	14.1	490	43.2	2442	36.4	820	19.0	4094	28.0
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.	261	10.7	23	2.0	580	8.6	360	8.3	1224	8.4
Glyceria maxima (Hartm.) Holmb	372	15.3	70	6.2	401	6.0	906	21.0	1749	12.0
Equisetum fluviatile L.	203	8.3	78	6.9	192	2.8	280	6.5	753	5.2
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	513	21.1	86	7.6	1145	17.1	380	8.8	2124	14.5
Scirpus lacustris L.	122	5.0	39	3.4	398	5.9	240	5.6	799	5.5
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.	15	0.6	10	0.9	160	2.4	150	3.5	335	2.3
Butomus umbellatus L.	73	3.0	67	5.9	246	3.6	370	8.6	756	5.2
Sparganium erectum L.	20	0.8	14	1.2	145	2.2	100	2.3	279	1.9
Rorippa amphibia (L.) Bess	19	0.8	45	4.0	477	7.1	250	5.8	791	5.4
Прочие заросли	199	8.2	130	11.5	306	4.6	283	6.6	918	6.3
Плавающая укореняющаяся	141	5.8	34	3.0	94	1.4	103	2.3	372	2.5
Polygonum amphibium L.										
Погруженная укореняющаяся										
Potamogeton gramineus L., P. lucens L., P. pectinatus L., P. perfoliatus L.	154	6.3	48	4.2	129	1.9	73	1.7	404	2.8
Общая площадь зарослей	2434	100.0	1134	100.0	6715	100.0	4315	100.0	14598	100.0
Степень зарастания:										
мелководий		14.9		17.5		14.7		18.7		16.0
акватории		4.4		5.1		2.2		6.2		3.2

Заросли плавающей укореняющейся растительности занимают относительно небольшую площадь – 372 га, что составляет 2.5% от общей площади растительности. Основная часть зарослей представлена сообществами *Polygonum amphibum* L., встречающимися как в местах интенсивного прибоя, так и на защищенных участках. Менее многочисленные фитоценозы этой группы растительности встречаются в верховьях речных и глухих заливов.

Сообщества погруженной растительности занимают в водохранилище 404 га, что не превышает 3% от общей площади зарослей. Развитие макрофитов происходит как на защищенных участках мелководной зоны (заостровные мелководья, заливы, устьевые участки рек), так и на открытых участках литорали, где фитоценозы представлены небольшими пятнами (4–10 м²) *Potamogeton gramineus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., реже *P. perfoliatus* L. В экологическом ряду погруженная растительность занимает нижний пояс зарослей и отмечается на глубине 2–3 м от НПУ.

Указанное соотношение площадей различных групп зарослей на водоеме в последние 10 лет остается достаточно стабильным и в дальнейшем будет зависеть от режима уровня воды в водохранилище. Сохранение относительно постоянного уровня в течение вегетационного сезона на протяжении ряда лет должно привести к увеличению доли зарослей погруженной и плавающей растительности. При большей сработке уровня в летний период и обсыхании мелководий предполагается увеличение доли зарослей амфибийных видов.

Продукция высшей водной растительности. Годовая продукция растительности водохранилища рассчитывалась по формуле $P = 1.2 B$ (P – продукция, B – биомасса), предложенной И.М. Распоповым для водоемов умеренного пояса. При расчете на органический углерод использован средний показатель его содержания в макрофитах – 46.4% (Распопов, 1973).

Общая годовая продукция надземной части растительности Рыбинского водохранилища составляет в абсолютно-сухой массе 82.2 тыс. т, а в органическом веществе – 76.7 тыс. т. Наибольшая ее доля приходится на Главный плес, наименьшая – на Моложский (табл. 4.60). Продукционные показатели, рассчитанные на единицу площади мелководий и зоны зарослей каждого плеса, примерно одинаковы, что отражает сходную картину процесса формирования растительности во всех плесах водохранилища. Более высокие показатели продукции для зоны зарослей Главного плеса (588.3 г/м²) можно объяснить тем, что значительные площади здесь заняты высокопродуктивными тростниковыми (17.1%) и осочниковыми (36.4%) фитоценозами.

Таблица 4.60

Годовая продукция высшей водной растительности плесов водохранилища (органическое вещество)

Показатели продукции	П л е с			
	Волжский	Моложский	Главный	Шекснинский
Общее количество, т	11728.4	5437.7	39507.3	19998.9
На единицу объема, г/м ³	4.5	7.4	2.0	8.0
На единицу площади, г/м ² :				
– плеса	21.3	24.7	12.8	28.7
– мелководий	71.9	83.7	86.6	86.6
– зоны зарослей	481.9	479.8	588.3	463.5

Со времени первого геоботанического обследования в 1956 г. (Белавская, Кутова, 1966) годовая продукция гидрофильной растительности водохранилища увеличилась в 2.7 раза. Если в 1956 г. она составляла 27.9 тыс. т органического вещества, то в 1989 – 76.7 тыс. т. За тот же промежуток времени существенно возросли площади зарослей и показатели продукции макрофитов (табл. 4.61). Это является следствием увеличения площадей фитоценозов воздушно-водной растительности как в литоральной зоне, так и на торфянистых островах, а кроме того – результатом смены низкопродуктивных сообществ (полевизы побегообразующей, манника наплывающего, частухи подорожниковой) высокопродуктивными фитоценозами (тростника обыкновенного, манника большого, двухсточника тростникового и камыша озерного).

Таблица 4.61

Продукция высшей водной растительности Рыбинского водохранилища

Продукция	1956 г.		1989 г.	
	Органическое вещество	Углерод	Органическое вещество	Углерод
Общее количество, т	27950.0	13980.0	76672.3	35535.5
На единицу объема, г/м ³	1.1	0.5	3.0	1.4
На единицу площади, г/м ² :				
– плеса	7.0	3.5	16.6	7.8
– мелководий	30.5	15.3	83.8	38.8
– зоны зарослей	367.7	183.9	525.3	243.4

Примечание. Площадь зарослей в 1956 г. – 7600, в 1989 г. – 14598 га.

В настоящее время годовая продукция высшей водной растительности составляет около 10% суммарной продукции фитопланктона и макрофитов, тогда как в 1956 г. ее доля не превышала 4% (Минеева, 1993; Пырина, 1966 б). В дальнейшем изменения продукции высшей водной растительности, очевидно, будут зависеть от режима уровня воды в водохранилище. Сохранение относительно постоянного уровня в течение вегетационного сезона на протяжении ряда лет должно привести к увеличению площадей как высокопродуктивных сообществ воздушно-водной, так и других групп растительности (погруженной и плавающей укореняющейся). При значительной сработке уровня в летний период и обсыхании мелководий продукция уменьшится вследствие обильного развития менее продуктивных ценозов амфибийных видов.

Сравнение роли высшей водной растительности в водохранилищах Верхней Волги показало, что Рыбинское по степени зарастания значительно уступает Ивановскому и Угличскому, существенно превосходя Горьковское (табл. 4.62), а по общим запасам растительности занимает первое место среди всех волжских водохранилищ.

Таблица 4.62

Степень зарастания и продукция растительности водохранилищ Волги

Водохранилище	Площадь зарастания		Годовая продукция в органическом веществе				Авторы
	га	% *	общая, т	на единицу площади и объема водохранилища,		на единицу площади зарослей, г/м ²	
				г/м ²	мг/л		
Иваньковское, 1980 г.	8300	28.0	68000	207.9	60.7	819.3	Экзерцев и др.,1990
Угличское,1971 г.	1230	5.0	6716	26.9	5.3	546.0	Экзерцев и др.,1974
Рыбинское, 1989 г.	14598	3.2	76672	16.9	3.0	525.3	Ляшенко, 1995 б
Горьковское, 1970 г.	2222	1.4	10000	6.3	1.1	450.3	Экзерцев, Довбня, 1974 б

Примечание. * – % от площади водохранилища.

Количество органического вещества высшей растительности (в расчете на единицу площади зоны зарослей) в Рыбинском водохранилище, по сравнению с другими водохранилищами, относительно невелико, что является показателем как степени сформированности растительного покрова, так и географического положения водоема.

3.2. Пигменты перифитона

Водоросли перифитона служат одним из источников растительного органического вещества в водоеме. Вклад этой экологической группировки в суммарную первичную продукцию варьирует в широких пределах, достигая 50% и более, и может в несколько раз превышать продукцию макрофитов (Трифенова и др., 1998). Исследованиям перифитона водохранилищ Верхней Волги посвящен ряд работ (Девяткин, 1979; Косятова, Эйнон, 1996; Косятова и др., 1990; Сигарева, Девяткин, 1987), однако его роль в продуцировании органического вещества ранее не рассматривалась. В настоящем разделе представлены первые данные о содержании фотосинтетических пигментов в водорослевых обрастаниях на искусственных и естественных субстратах в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах.

Содержание пигментов в обрастаниях макрофитов (эпифитоне) Ивановского и Угличского водохранилищ исследовали в 1985 и 1988 гг. Пробы собирали с поверхности стеблей полупогруженных растений. Пигменты определяли в полученной суспензии стандартным спектрофотометрическим методом, концентрации хлорофилла и феофитов рассчитывали на единицу площади исследуемого субстрата.

Среди водохранилищ Верхней Волги Ивановское в наибольшей степени зарастает высшей водной растительностью – заросли макрофитов занимают здесь до 28% общей площади (Экзерцев и др., 1990). В Угличском водохранилище площадь зарослей составляет около 8% (Довбня, 1996), в Рыбинском – 3.2% (Ляшенко, 1995). Содержание хлорофилла в эпифитоне Ивановского водохранилища изменяется от 1.3 до 110 мг/м² субстрата, составляя в среднем 24.6 мг/м² в 1985 г. и 33.8 мг/м² в 1988 г., при этом отмечены довольно существенные различия для одних и тех же видов растений в разных плесах, а также в разные годы (табл. 4.63).

В эпифитоне Угличского водохранилища концентрации хлорофилла изменялись в тех же пределах, что и в Ивановском – от 0.64 до 117 мг/м², однако средние величины (16.6 мг/м² в 1985 г. и 27.1 мг/м² в 1988 г.) были в 1.5–1.2 раза ниже (табл. 4.64).

Интенсивность водорослевых обрастаний макрофитов зависит от их эколого-фитоценологических особенностей: гелофиты и плавающие гидрофиты в некоторых озерах обрастают более интенсивно, чем погруженные гидрофиты (Басова, 1976; Трифенова и др., 1988). Кроме того, на интенсивность обрастания могут влиять гидрометеорологические условия, что можно проследить на примере эпифитона Угличского водохранилища. В годы наших исследований повышенными концентрациями хлорофилла выделялись обрастания на камыше, тогда как в эпифитоне тростника и манника, также относящихся к гелофитам, содержание пигмента в 1985 и 1988 гг. существенно различалось (табл. 4.64).

Содержание хлорофилла *a* (мг/м² субстрата) в эпифитоне Иваньковского водохранилища в 1985 г. (над чертой) и 1988 г. (под чертой)

Субстрат	Волжский плес	Иваньковский плес	Шошинский плес	Всё водохранилище
Тростник	42.7±16.2	27.0±7.8	6.5±1.4	27.1±8.0
	35.3±7.8	42.8±9.6	23.0±12.2	35.5±5.5
Камыш	33.7±20.9	17.3	47.9±26.9	37.0±13.6
	35.7±17.1	42.0±10.9	—	38.5±10.7
Хвощ	23.5±6.5	47.0±18.2	13.7±5.9	26.1±5.3
	37.0±6.1	15.6±6.6	35.6±19.5	32.2±6.1
Манник *	5.8±4.3	13.9±2.4	1.3	7.9±2.8
Кубышка **	28.9±8.5	—	—	—

Примечание. * – данные 1985 г., ** – данные 1988 г. Здесь и в табл. 4.64 прочерк – отсутствие данных.

Таблица 4.64

Среднее содержание хлорофилла (мг/м² субстрата) в эпифитоне Угличского водохранилища

Субстрат	1985 г.	1988 г.
Тростник	7.08±1.43	26.7±7.41
Камыш	26.6±7.01	59.8±12.5
Хвощ	27.0±7.85	16.3±5.12
Манник	5.67±0.86	20.9±6.18
Рогоз	—	38.4±14.6
Рдест	—	0.64

Как в Угличском, так и в Иваньковском водохранилищах содержание хлорофилла в 1985 г. было ниже, чем в 1988 г. Это согласуется с аналогичными различиями в продуктивности фитопланктона (см. разд. 1.1.4 данной главы) и может быть связано с гидрометеорологическими особенностями лет наблюдения.

В 1988 г. была прослежена сезонная динамика хлорофилла, отражающая интенсивность процесса обрастания (рис. 4.17). На стеблях тростника и хвоща наблюдалось чередование спадов и подъемов концентрации пигмента, а на рогозе и камыше – постоянное ее увеличение в течение всего периода наблюдения. Выявленные для разных растений особенности, вероятнее всего, связаны с биологией видов, экологическими условиями в местах их произрастания и динамикой вегетации фитопланктона как конкурентного сообщества.

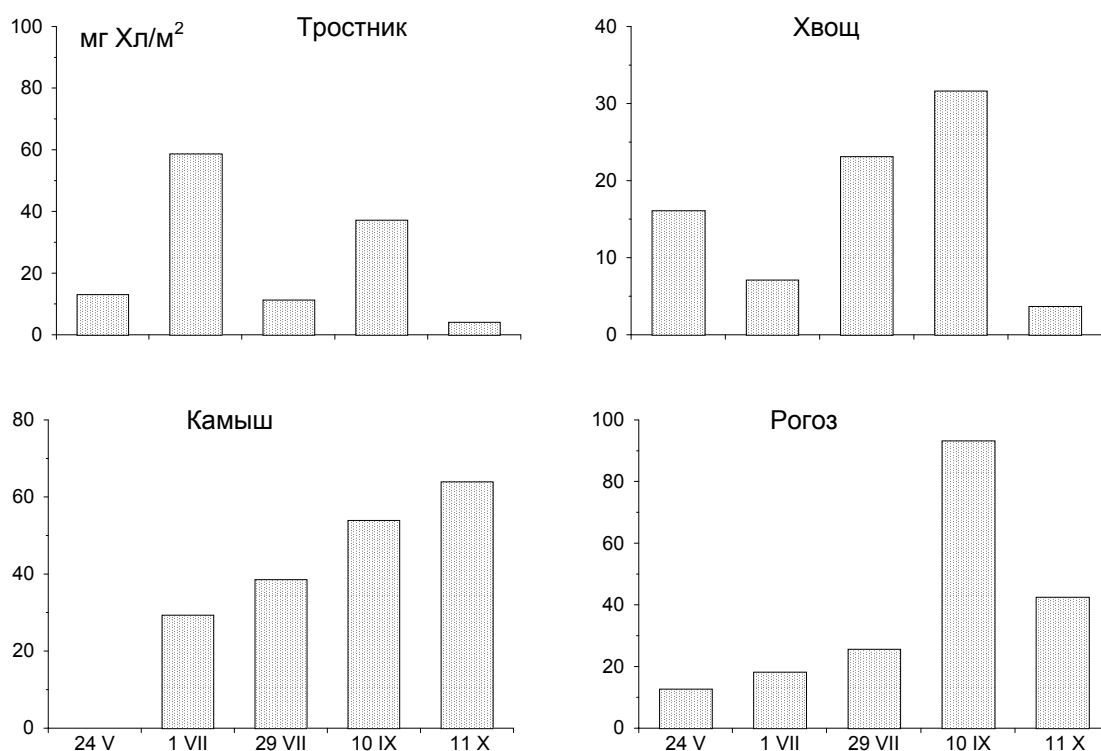


Рис. 4.17. Динамика содержания хлорофилла в эпифитоне Угличского водохранилища в 1988 г.

Содержание продуктов распада хлорофилла – феопигментов – в эпифитоне обоих водоемов изменялось в сходных пределах даже при выраженной сезонной динамике хлорофилла на отдельных растениях. Оно составляло 10–34% в Ивановском водохранилище и 13–31% в Угличском, а в среднем для различных субстратов варьировало от 15 до 30%. Такие же значения типичны и для фитопланктона. Выявленное сходство пределов изменения и средних величин свидетельствует о стабильном содержании дериватов хлорофилла в фонде зеленых пигментов эпифитона.

В Рыбинском водохранилище определяли пигменты в обрастаниях на искусственных субстратах, которые устанавливали в открытой и закрытой литорали Волжского плеса на глубине около 2 м в местах, удаленных от источников загрязнения. Методика экспонирования деревянных брусьев и предметных стекол детально изложена ранее (Девяткин, 1979). Полихлорвиниловые трубки длиной 50 см, запаянные с обоих концов, экспонировали в поверхностном 0.5-метровом слое в закрытом прибрежье, свободном от макрофитов. Пробы отбирали с той части субстрата, которая была заглублена на 0.5 м от поверхности воды. Определение пигментов в обрастаниях деревянных брусьев и предметных стекол проводили в мае–сентябре 1977 г. 3–4 раза в месяц, на полихлорвиниловых трубках в 1984 г. – 2 раза в неделю.

Продуктивность перифитона зависит как от типа субстрата, так и от особенностей биотопа, в котором он экспонируется (Девяткин, 1979; Сигарева, Девяткин, 1987). Наибольшие концентрации хлорофилла были обнаружены на деревянных брусьях, более низкие – на предметных стеклах и полихлорвиниловых трубках (табл. 4.65).

Таблица 4.65

**Содержание пигментов перифитона на различных субстратах в прибрежных биотопах
Рыбинского водохранилища**

Субстрат	Сроки эксперимента	Хлорофилл <i>a</i> , мг/м ²	Феопигменты, %
Деревянные брусья	1977	14 VI – 26 IX	40.0±8.8
		15 VI – 19 IX	17.6±3.4
Предметные стекла		14 VI – 26 IX	72.5±14.3
		15 VI – 19 IX	10.2±8.8
Полихлорвиниловые трубки	1984	14 VI – 26 IX	18.3±4.3
		15 VI – 19 IX	39.4±13.3
		4 VI – 28 VI	12.0±6.0
		19 VII – 29 VIII	30.5±6.2
		6 IX – 24 IX	21.2±5.5
			12.7±2.6

Примечание. Над чертой – закрытая литораль, под чертой – открытая литораль. 1984 г. – закрытая литораль.

Максимальное содержание пигмента отмечено на субстратах, установленных в открытой литорали (см. табл. 4.65), занятой до глубины 1 м зарослями ивняка и нитчатками. Зарастающее макрофитами закрытое прибрежье оказалось менее благоприятным местом для развития перифитона. Однако другое сообщество микроводорослей – фитопланктон – напротив, более интенсивно вегетирует в условиях данного биотопа (Елизарова, Сигарева, 1976; Пырина и др., 1976), очевидно, создавая конкуренцию альгоценозам обрастаний.

Вклад продуктов распада хлорофилла в пигментный фонд фитоперифитона оценивается такими же величинами, как для эпифитона и фитопланктона. Среднее содержание феопигментов не превышает 30%, но чаще всего составляет около 10–12% (см. табл. 4.65).

Полученные данные показывают сходство в процессах обрастания и в содержании растительных пигментов на искусственных и природных субстратах в водохранилищах Верхней Волги. При этом эпифитон эвтрофного Ивановского водохранилища характеризуется более высокими концентрациями хлорофилла по сравнению с мезотрофным Угличским. Содержание пигментов в эпифитоне и сестоне сопоставимо и обнаруживает сходные тенденции межгодовых изменений.

3.3. Бактериальный перифитон макрофитов

Перифитон – один из основных компонентов биоценозов на мелководьях водохранилищ. В водной среде большая часть микроорганизмов находится на твердых поверхностях: частицах взвешенного детрита, камнях, искусственных сооружениях (Горбенко, 1977; Инкина, 1987; Pedros-Alio, Brock, 1983). Водные растения служат отличным субстратом для развития обрастаний. В то время как зоо- и фитоперифитону макрофитов посвящено достаточно большое количество работ, бактериальные обрастания высших водных растений изучены недостаточно полно. При значительном зарастании водоемов макрофитами перифитон, и в частности бактериальный, может играть существенную роль в продукционно-деструкционных процессах биологических сообществ прибрежной зоны. Общая площадь зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища 14598 га (16% от площади мелководий водоема). Суммарная годовая продукция сухого органического вещества макрофитов в Рыбинском водохранилище в 1989 г. составила 76.7 тыс. т (Ляшенко, Довбня, 1995). Такое количество органического вещества не может не влиять на микробиологические процессы в зоне литорали (Крашенинникова, 1958; Марголина, Ку克林, 1976). В связи с этим очевиден интерес к вопросу изучения бактериальных обрастаний высших водных растений.

Общая численность и биомасса. Образцы водных растений отбирали в смешанных зарослях побережья Волжского плеса Рыбинского водохранилища с июля по октябрь 2000 г. Анализировали перифитон рдеста, тростника, ситняга, стрелолиста, горца и камыша озерного. Подсчет численности бактерий производили методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI (Porter, Feig, 1980). Общая численность бактерий в перифитоне для летних месяцев в среднем составила 523 млн. кл./г сырой растительной массы, а для осенних – 741 млн. кл./г (табл. 4.66). Минимальное количество бактерий в обрастаниях отмечено на камыше озерном, максимальное – на горце и ситняге, что на порядок ниже по сравнению с аномально жарким 1999 г., когда температура в поверхностном слое воды в зарослях макрофитов достигала 30°C (Рыбакова, 2000).

Таблица 4.66

Численность (Ч, млн. кл./г) и биомасса (Б, мг/г) бактерий в перифитоне водных растений

Растение	Общая		Нити		Палочки		Кокки, эллипсоидные клетки	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Рдест	488	0.033	7	0.003	36	0.007	445	0.023
	830	0.069	30	0.016	58	0.019	742	0.034
Тростник	426	0.027	7	0.003	38	0.007	381	0.017
	713	0.090	110	0.021	71	0.052	532	0.017
Ситняг	693	0.057	4	0.003	51	0.016	638	0.038
	954	0.110	63	0.036	159	0.045	732	0.029
Стрелолист	562	0.030	4	0.002	26	0.007	532	0.021
	624	0.091	106	0.016	140	0.054	378	0.021
Горец	734	0.036	6	0.002	32	0.007	696	0.027
	908	0.057	15	0.014	45	0.013	848	0.030
Камыш	232	0.011	2	0.001	6	0.002	224	0.008
	418	0.060	45	0.025	52	0.019	321	0.016

Примечание. Над чертой – июль–август, под чертой – сентябрь–октябрь.

Дифференцированный учет крупных (более 1.0 мкм) палочек, нитей, кокков и мелких эллипсоидных клеток показал, что численность крупных форм бактерий (нитей и палочек) в перифитоне составляет десятки миллионов клеток на 1 грамм сырой массы растения. Так, в июле–августе количество крупных палочек колебалось от 6 до 51 млн. кл./г, а нитей – от 2 до 7 млн. кл./г. К осени количество и тех и других на всех обследованных растениях увеличилось примерно в 1.5 раза и в среднем составляло: крупных палочек – 88 млн. кл./г, нитей – 62 млн. кл./г. Численность кокков и мелких эллипсоидных клеток размером до 1.0 мкм в течение июля–октября оставалась практически неизменной: 486 млн. кл./г летом и 592 млн. кл./г осенью. Процентное соотношение этих трех различных морфологических групп бактерий перифитона было следующим: летом – 1.0% нитей, 6.1% крупных палочек, 92.9% кокков и эллипсоидов; осенью – 8.4%, 11.8% и 79.8% соответственно. Следует отметить высокую численность представителей всех морфологических групп бактерий в обрастаниях ситняга на протяжении периода исследований.

Биомасса бактериоперифитона, составлявшая доли миллиграмма на грамм сырой массы растения, была максимальной в смывах с ситняга, минимальной – в обрастаниях камыша озерного (см. табл. 4.66). В формировании суммарной биомассы существенную роль играли нитевидные бактерии и крупные палочки, численность которых к осени увеличилась с 7 до 20% от общей. Таким образом, увеличение количества микроорганизмов в обрастаниях в течение вегетационного сезона происходило за счет крупных форм бактерий. Продукция бактериальных обрастаний в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, рассчитанная по материалам 1999 г., составила 131 т сухого вещества или 0.052% сырой массы макрофитов (Рыбакова, 2000).

Физиологические группы бактерий перифитона. Прижизненное выделение макрофитами большого количества легкоусвояемого органического вещества (Коврижных, 1989; Якубовский, 1979), а также высвобождение его по мере отмирания и распада водных растений создают условия для обильного развития сапрофитной микрофлоры, обуславливая присутствие больших количеств бактерий, способных разлагать клетчатку и крахмал. Численность микроорганизмов различных физиологических групп в обрастаниях макрофитов анализировали с августа по октябрь 2000 г. в смешанных зарослях побережья. Часть растений была подвержена мацерации. Данные по сапрофитам получены способом глубинного посева на рыбопептонный агар (РПА) и РПА, разбавленный в 10 раз (РПА:10), по разлагающим крахмал бактериям – на агаре с крахмалом (учитывались колонии, дающие зоны гидролиза крахмала). Число аэробных микроорганизмов, разлагающих клетчатку, определяли методом титров на среде Гетчинсона (Романенко, Кузнецов, 1974).

Количество сапрофитов на всех обследованных видах растений в среднем составляло 10.2% от общей численности микроорганизмов и было максимальным в перифитоне тростника, а минимальным – в обрастаниях рдеста (табл. 4.67). Число бактерий-сапрофитов на среде РПА:10 существенно больше, чем на среде РПА.

В среднем за период наблюдений количество разлагающих крахмал бактерий составило 41.8 млн. кл./г, а бактерий, разлагающих клетчатку – 388.8 тыс. кл./г сырого веса растений. По данным августа–сентября 1986 г., численность микроорганизмов различных физиологических групп в обрастаниях макрофитов прибрежья была сходной на всех анализируемых видах растений. В среднем на грамм сырого веса растений приходилось 41 млн. кл. сапрофитов; 52 млн. кл. бактерий, разлагающих крахмал; 486 тыс. кл. – разлагающих клетчатку и 52 тыс. кл. денитрификаторов. Кроме того, на рдесте, роголистнике и тростнике были обнаружены микроорганизмы-нитрификаторы 1-й фазы в количестве 129–332 тыс. кл./г, численность которых снизилась до 0.08–0.2 тыс. кл./г при понижении температуры воды в сентябре до 4–6°C. Значительные колебания численности бактерий разных физиологических групп на различных видах растений можно объяснить различиями в химическом составе и степени отмирания макрофитов (Кореякова, 1970).

Таблица 4.67

Численность микроорганизмов разных физиологических групп в перифитоне макрофитов

Растение	Общая численность, млн. кл./г	Сапрофитные, млн. кл./г		Разлагающие крахмал, млн. кл./г	Разлагающие клетчатку, тыс. кл./г
		РПА	РПА:10		
Рдест	741	2.2	39.7	10.1	20.6
Тростник	478	163.4	424.2	112.0	132.6
Стрелолист	465	49.5	94.1	30.7	792.9
Горец	845	69.7	162.0	50.2	342.7
Камыш	409	14.8	23.3	5.8	655.3

Морфологическое разнообразие микрофлоры обрастаний. Исследования водной микрофлоры с помощью электронного микроскопа явились новым этапом в изучении морфологического разнообразия бактерий. Применение электронной микроскопии при изучении микрофлоры водоемов показало наличие огромного количества разнообразных по морфологии микроорганизмов, невидимых в световом микроскопе. За последние 30 лет неоднократно проводились исследования морфологии бактерий пресных водоемов при помощи электронного микроскопа (Кузнецов, 1974; Лаптева, 1976, 1988; Лаптева, Тифенбах, 1984; Никитин, Кузнецов, 1967). Однако большинство этих работ касается микрофлоры водной толщи водоемов. Работы же по изучению морфологического разнообразия микроорганизмов перифитона макрофитов с использованием электронного микроскопа единичны (Кудрявцев, 1978; Романенко и др., 1982). В наших исследованиях была использована собственная модификация отработанного другими авторами метода изготовления бактериальных препаратов для электронной микроскопии (Кузнецов, 1974; Лаптева, 1976). В качестве подложки на электронно-микроскопических сеточках (ЭМС) применялся раствор формвара в диоксане. Перед нанесением объекта формваровую пленку напыляли углеродом, после чего сеточки вместе с предметным стеклом помещали в чашки Петри. Из соскобов с растений в безбактериальной природной воде готовили суспензию, которой заливали ЭМС в чашках. Сеточки инкубировали в течение суток при комнатной температуре. Затем препараты фиксировали в парах формалина и контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата в течение 2–3 с. Прикрепившиеся бактерии изучали при увеличении в 6.6–16 тысяч раз.

Исследование перифитонной микрофлоры подтвердило многообразие морфологических форм бактерий и позволило наблюдать морфологию ультрамикроскопических форм, которые невозможно видеть под световым микроскопом. Так, некоторые из регистрируемых под световым микроскопом микроорганизмов нитевидной формы состоят из эллипсоидных клеток или крупных палочек, связанных между собой слизью или имеющих общий чехол. Среди нитчатых бактерий встречались спирали длиной более 5 мкм, спирохеты и микроорганизмы, похожие на флексибактерии. В обрастаниях всех видов растений в больших количествах обнаружены бактерии со жгутиками – как с одним, так и с множеством полярных и перитрихальных. Некоторые из этих бактерий имели включения разной электронной плотности. В осенние месяцы на многих растениях появились небольшие эллипсоидные клетки с многочисленными длинными фимбриями. Ранее подобные бактерии были обнаружены в сообществе планктонных микроорганизмов (Константинова, Лаптева, 1979; Лаптева, Афанасьев, 1988). В обрастаниях ежеголовника отмечены микроорганизмы рода *Microcylus*. В осенние месяцы отмечалось большое распространение бактерий из подгруппы образующих простеки, в частности рода *Caulobacter*. Как известно, наиболее интенсивно бактерии этого рода развиваются в местах, богатых легкоусвояемым органическим веществом (Кудрявцев, 1978; Лаптева, 1987). Особенно велико на всех видах растений разнообразие простекобактерий осенью. Кроме бактерий рода *Caulobacter*, в обрастаниях ежеголовника обнаружены представители рода *Ancalomicrobium*, *Prosthecomicrobium*, на ситняге и ежеголовнике – *Prosthecobacter*, а в перифитоне горца и ситняга – бактерии рода *Asticcacaulis* с двумя длинными боковыми простеками.

Таким образом, проведенные исследования позволили получить новые данные о численности и биомассе, физиологическом и морфологическом разнообразии организмов перифитона, подтверждая значение бактериальных обрастаний как одного из основных компонентов прибрежных биоценозов водохранилища.

3.4. Беспозвоночные

Сообщества беспозвоночных зарослей высшей водной растительности – специфический биоценоз, свойственный исключительно прибрежной зоне различных водоемов. Он разнообразен по видовому составу и количественно богат, формируется из беспозвоночных, обитающих в пределах распространения водных макрофитов. Это типично экотонное сообщество развивается на границе между водоемом и водосбором в динамичных и разнообразных условиях, характерных исключительно для литорали. Зона зарослей водных растений на глубинах от уреза воды до 1.5 м, по определению Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974а) приобретает характер «другого государства», иного водоема, находящегося в пределах водной экосистемы, но живущего другой жизнью.

Краевой эффект усиливается еще и тем, что на мелководье в узком пространстве граничат вода, грунт и растения. Растения становятся биотопом для эпибионтов и тем самым – как бы частью биоценотического расчленения литорали. Разнообразие биотопов, трофические условия, газовый и температурный режимы благоприятны для массового развития всех гидробионтов – планктонных, бентосных, перифитонных, нейстонных и нектонных. Преобладание той или иной экологической группировки организмов в составе биоценоза обусловлено месторасположением, глубиной, общей площадью и плотностью зарастания, а также соотношением площадей, занятых воздушно-водными, плавающими и погруженными растениями и их морфологическим строением (Зимбалева, 1981). Кроме этого, на зооценоз макрофитов оказывает влияние характер водного объекта, а также степень антропогенной нагрузки на экосистему.

Биоценозы зарослей макрофитов имеют важное значение в жизни водоема. Развиваясь на границе «вода – суша», они образуют своеобразный биофильтр между водоемом и водосбором. Формирование сообществ происходит в достаточно изменчивых условиях, свойственных литорали. Поэтому они приспособлены к широким колебаниям многих параметров среды и отличаются большей устойчивостью. Заросли макрофитов обладают повышенной «буферной емкостью», что выражается в наличии незаполненных экологических ниш, даже в условиях мощного антропогенного пресса. Фитофильная фауна является наилучшей пищей для многих видов рыб и их молоди, а сами заросли выступают в роли убежищ для мальков и резерватов для редких видов беспозвоночных.

В различных водоемах, имеющих разный состав макрофитов, население зарослей весьма сходно как по видовому составу, так и по структурной организации сообществ. Видовой состав фауны прибрежных зарослей формируется из прибрежно-фитофильных беспозвоночных, тесно связанных с растениями в течение всего жизненного цикла или на какой-то стадии развития, а также из эврибионтных видов, которые могут обитать и в других биотопах.

Части живых растений, как правило, служат для эпибионтов лишь временным субстратом (в течение одного вегетационного сезона), а затем отмирают. Поэтому высшие растения могут использоваться только теми животными, которые обладают коротким жизненным циклом. Организмы с более длинным жизненным циклом, например моллюски, личинки стрекоз, жуков, клопов, способны мигрировать на другие субстраты. Таким образом, сообщества зоофитоса каждый вегетационный период складываются заново и за весьма короткий срок достигают сложной организации.

Население зарослей распределяется неоднородно, что связано с мозаичностью биотопов в прибрежье. В пределах биоценозов создаются важные структурные единицы – консорции. Это группировки, состоящие из организмов, адаптированных к основному виду биоценоза – виду-детерминанту, который видоспецифично организует среду и определяет особенности как биоценоза в целом, так и существующих за его счет видов. Эдификаторами консорций в биоценозе макрофитов выступают растения. Структура консорций складывается из консортов нескольких порядков. Консорты первого порядка – беспозвоночные – связаны с макрофитами непосредственными трофическими отношениями. К ним относятся виды, поедающие растения или паразитирующие на них – фитофаги и фитопаразиты, а также минирующие личинки водных насекомых (личинки комаров сем. Chironomidae и мух сем. Ephydriidae). Наибольшего развития минирующие формы достигают к осени, что способствует процессу разрушения растительности. Напротив, истинных фитофагов, потребляющих макрофиты, в водных биоценозах не так много – личинки бабочек-огневок сем. Pyralidae, а также взрослые особи и личинки нескольких видов жуков-листоедов сем. Chrysomelidae, большинство из которых – олигофаги. Это единственный пример приуроченности видов животных к определенным видам растений в водной среде.

Консорты второго порядка – организмы, имеющие с макрофитами опосредованно трофические и, преимущественно, топические связи. Они используют растение как субстрат для прикрепления (иногда временно) или построения домиков и убежищ, а питаются взвесью из воды или обрастаниями на макрофитах. По способу питания выделяются две различные группы организмов. К первой относятся первичные фильтраторы сестона из окружающей воды (мшанки; губки; личинки мошек сем. Simuliidae и некоторых хирономид; сеголетки дрейссены, часто оседающие на макрофитах; представители мейофауны – клadoцеры *Sida* и *Simocephalus*). Вторую группу составляют организмы, питающиеся водорослевыми, микробными, грибными обрастаниями и детритом с поверхности субстрата (соскребыватели – брюхоногие моллюски, собиратели-обгрызватели – личинки хирономид, некоторые ручейники, поденки, клопы сем. Corixidae и другие). Из мейофауны к ним относятся вторичные фильтраторы (большая группа хидриды, которые добывают пищевые частицы путем соскребывания их с субстрата и последующей фильтрации), а из веслоногих – собиратели-полифаги и «пасущиеся» на субстрате формы. В основном это эврифаги с широким спектром питания.

Консорты третьего порядка – организмы, питающиеся преимущественно разлагающейся растительностью и

детритом растительного и животного происхождения. Этот пищевой субстрат состоит из мелких фракций и содержит обильную микрофлору. Вместе с детритом поедаются бактериальный налет, дрожжи, гифы и споры грибов, водоросли. К консортам третьего порядка относятся олигохеты (наидиды и тубифициды), нематоды, личинки некоторых двукрылых (мух, мокрецов, комаров), гаммариды, водяной ослик, личинки некоторых поденок и жуков; из мейофауны – гарпактициды, остракоды, клещи-орибатицы.

Консорты четвертого порядка – хищники и паразиты, постоянно встречающиеся в зарослях макрофитов: гидры, турбеллярии, хищные олигохеты (*Chaetogaster diaphanus*, *Ophidonais serpentina*), пауки, клещи, клопы, жуки, хищные личинки ручейников, стрекоз, хирономид, мерметиды и пиявки; из мейофауны – хищные циклопы.

Видовой состав является важным показателем, по которому можно судить о влиянии факторов, определяющих жизнь сообществ, и который несет информацию о трофическом типе водного объекта. Виды-индикаторы сапробности соответствуют трофическому типу водоема. Ксено- и олигосапробные виды служат индикаторами олиготрофных условий, β - и α -мезосапробы – индикаторами эвтрофии (Андроникова, 1995). Независимо от типа водного объекта и его трофического статуса в зарослях высших водных растений основную долю видов составляют представители β -мезосапробной зоны, что соответствует мезотрофным условиям данного биотопа.

Особенностью незарегулированного участка Верхней Волги является его проточность. Биоценозы макрофитов лотических систем отличаются рядом особенностей, связанных с проточностью. Течение промывает макрофиты, препятствуя накоплению детрита на растениях, благодаря чему биоценозы долгое время остаются ненасыщенными в видовом отношении, задерживаясь на ранних стадиях сукцессии. В их трофической структуре почти полностью отсутствуют фитофаги и минирующие формы хирономид. По видовому составу реофильные сообщества отличаются от биоценозов стоячих водоемов. Они формируются из оксифильных организмов, способных вести прикрепленный образ жизни, либо противостоять течению, используя макрофиты как субстрат. Этим объясняется доминирование сестонофагов (чаще всего личинок симулид) и прикрепленных хищников (например, личинок хищных ручейников), биомасса которых может достигать 283 г/кг, а численность – 1772 тыс. экз./кг (табл. 4.68). Ввиду ограниченного количества видов, способных жить в условиях экстремальной проточности, регистрируются низкие величины индекса видового разнообразия. При замедлении течения на некоторых участках развиваются сообщества, вполне сходные и по структуре и по видовому составу с лимнофильными, но с большим участием реофильных элементов.

Таблица 4.68

Развитие фауны зарослей рдестов на незарегулированном участке Верхней Волги

Показатели	Номера станций						
	1	2	3	4	5	6	7
Количество видов	17	25	36	22	34	37	33
Численность, тыс. экз./кг	151.4	56.5	15.3	7.8	284.7	110.3	1772.3
Биомасса, г/кг	13.9	11.1	21.4	1.3	51.6	21.4	283.3
<i>H</i> таксономического разнообразия	2.9	1.9	1.8	3.3	2.0	2.6	1.0
<i>H</i> трофического разнообразия	1.0	1.3	1.0	1.2	1.2	1.4	0.6

Примечание. 1 – экстремально сильное течение после водопада; 2 – медленнотекущий участок реки, принимающий стоки фермы; 3 – медленнотекущий участок реки в районе строительства моста и действующей переправы; 4 – медленнотекущий участок реки, принимающий стоки с фермы; 5 – быстротекущий участок реки на перекате; 6 – быстротекущий участок реки (рипаль); 7 – тот же участок (медиадь). Скорость течения на медленнотекущих участках (2–4) – менее 0.2 м/с; на быстротекущих (1 и 5–7) – более 0.2 м/с. *H* – индекс Шеннона.

Водохранилища Верхней Волги расположены в одинаковых климатических условиях, но отличаются по возрасту, гидрологическому режиму, степени трофности, что, несомненно, влияет на формирование растительного покрова их прибрежной зоны. Так, более стабильный летний режим уровня Иваньковского и Угличского водохранилищ способствовал образованию в литорали этих водоемов сложившихся сообществ макрофитов, приуроченных к определенным биотопам и располагающихся на поперечном профиле хорошо выраженными поясами, т.е. строго зонально – в зависимости от нарастания глубины, а также от изменений трофических условий в воде и грунтах. Основные площади зарослей приурочены к заливам и межостровным мелководьям с глубинами до 2 м (Экзерцев и др., 1971).

Рыбинское водохранилище отличается резкими колебаниями уровня по годам и сильным волнением на большей части мелководий. Поясное распределение фитоценозов выражено слабо. Основные площади, занятые сообществами макрофитов, сосредоточены также в заливах, заостровных мелководьях и в литорали речных участков. Степень зарастаемости в каскаде водохранилищ уменьшается от Иваньковского к Рыбинскому. Флористический состав существенно различен. Наиболее высокий коэффициент общности отмечается у групп гидатофильных и гидрофильных растений (Экзерцев, Экзерцева, 1963).

Первые исследования фитофильной фауны Иваньковского и Угличского водохранилищ были проведены В.Ф. Фенюк в 1956 и И.П. Дьяченко в 1957 гг., т.е. в период уже сложившихся биоценозов литорали. Полные фаунистические списки не приводились, но по составу доминирующих видов, другим литературным данным, а также по собственным наблюдениям, можно предположить, что характер фауны зарослей заметно не изменился вплоть до настоящего времени. Это указывает на устойчивость зарослевых биоценозов литорали даже при не-

котором увеличении трофии водоема. Основу фаунистического комплекса составляют виды, характерные для фауны озер, а также виды, свойственные равнинным рекам Европейской части России. В доминирующий комплекс из макрофауны по-прежнему входят хирономиды (*Cricotopus* gr. *silvestris*, *Glyptotendipis glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Corynoneura* sp.), олигохеты – наидиды (*Stylaria lacustris*, *Chaetogaster diaphanus*) и моллюски – гастроподы (Planorbidae); из мейофауны – фитофильные кладоцеры (*Sida crystallina*, многочисленные хидориды).

Количественные показатели фауны в 1956-1957 гг. в Ивановском и Шошинском плесах в период наибольшего развития растительности составляли от 69.6 до 174.6 г на «объединенный метр», т.е. на м³ воды и на м² под ним. В 70-80-е годы также отмечались большие скопления фауны в разных фитоценозах (манника, телореза, гречихи) от 30 до 80 г/м³. В среднем за вегетационный сезон значения биомассы в зарослях рдеста составляли от 104.7 до 112.6 г/м³, с максимумом в июле–августе (от 321.6 до 377.5 г/м³). Минимальные биомассы фитофильной фауны наблюдались на заболачиваемых участках Ивановского водохранилища в густых зарослях телореза.

В Угличском водохранилище при сходных доминирующих комплексах фитофильной фауны количественные показатели в среднем были ниже. В разных фитоценозах (у г. Калязин и с. Прилуки) отмечались биомассы от 40 до 60 г/м³ (с максимумом в июле–августе до 89.3–92.8 г/м³). Только в районе устья р. Нерль, в обширно зарастающем заливе, наблюдались скопления фауны в рдестах с величинами биомассы до 204.6 г/м³, близкими к аналогичным показателям для Ивановского водохранилища.

Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища, процесс формирования которой закончился только к началу 60-х годов, подробно исследовалась в 1953–1956 гг. (Мордухай-Болтовской, 1974). Описывая процесс становления и сезонного хода развития фитофильной фауны, зоопланктона и бентоса в защищенном побережье по данным 1953–1962 гг., Ф.Д. Мордухай-Болтовской неоднократно указывал на своеобразие фауны защищенного побережья и, сравнивая ее с фауной других водохранилищ, подчеркивал ее меньшую продуктивность в Рыбинском. Средняя биомасса фитофильной фауны в летние месяцы достигала 23 г/м³, что, по крайней мере, втрое ниже, чем в Ивановском – 70 г/м³ (Ивановское водохранилище..., 1978). Максимальные биомассы в конце июля и августе составляли 30–40 г/м³, а в начале осени – 100–120 г/м³, в основном за счет легочных моллюсков и кладоцер.

Особенно страдала фауна зарослей в маловодные годы, когда осушались большие площади верхнего горизонта защищенного от волнения побережья, где расположены основные заросли Рыбинского водохранилища – на глубинах до 1.5 м. Хотя зона зарослей в маловодные годы фактически отсутствовала, в тех местах, где появлялись скопления макрофитов, они интенсивно заселялись фитофильными формами, особенно личинками хирономид, образывавшими локальные популяции очень высокой плотности. Так, в Моложском плесе на небольших пятнах рдестов наблюдались скопления личинок *Glyptotendipes*, дававшие необычайно высокую биомассу – 170 г/м² (Фенюк, 1961).

Обследование прибрежных зарослей в районе п. Борок в 1962 г. Н.Н. Смирновым показало, что фауна зарослей за прошедшее десятилетие не претерпела существенных изменений. Общая биомасса в течение июля, августа и сентября в среднем достигала 20–35 г/м³, на отдельных станциях – 86 г/м³, а однажды – 146 г/м³. Биомасса кладоцер при доминировании *Eurycercus* составляла 14.5–22.2 (местами – до 34 г/м³) и превышала биомассу гастропод. Однако в основных чертах состав и ход развития фитофильной фауны в 1953 и 1962 гг. были сходными. Наблюдавшиеся различия несущественны и, видимо, не выходят за пределы обычных, наблюдающихся из года в год флуктуаций (Мордухай-Болтовской, 1974).

Наблюдения 70–90-х годов показали заметные изменения разнообразия фитофильной фауны и увеличение ее биомассы в некоторых участках побережья водохранилища. Видовой состав населения зарослей в основном сходен с таковым Ивановского и Угличского водохранилищ. В конце 80-х годов расселившийся по Рыбинскому водохранилищу байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* в зарослевых биоценозах занял недоиспользованную нишу детритофагов и продолжает доминировать в некоторых сообществах, составляя до 60–70% от общей биомассы.

Исследования 1976–1977 гг. в побережье Рыбинского водохранилища в районе п. Борок в зарослях погруженных растений и растений с плавающими листьями (пронзенolistного и разнолистного рдестов) показали, что в период наибольшего развития растений в июле–августе биоценоз зарослей обильно населен фитофильными организмами. В это время в мейо- и макрофауне встречается более 100 видов: мшанки, гидры, турбеллярии, олигохеты-наидиды, водяные клещи, жуки, клопы, личинки хирономид, стрекоз, поденок, ручейников. Из моллюсков преобладали прудовики, катушки и молодь дрейссены, многочисленными были также фитофильные кладоцеры, копеподы и остракоды. Наряду с типичными фитофилами в сообществе присутствовали прибрежно-планктонные и бентосные пеллофильные виды. Максимальные биомассы отмечены на глубинах до 1 м: в густых зарослях при меньшем влиянии волнобоя – около 140 г/м³, а в разреженных, на границе с открытой водой – до 110 г/м³. При пересчете на 1 кг субстрата более плотно населенными (около 290 г/кг) оказывались растения, занимающие промежуточное положение в профиле разреза, в то время как крайние имели в полтора раза меньшую биомассу. Доминировали представители олигохетно-хирономидного комплекса. При обильном развитии мшанок биомасса всего сообщества увеличивалась более чем в два раза, а при интенсивном поселении сеголеток дрейссены вместе с мшанками масса животного населения иногда превосходила массу растительного субстрата.

Наблюдения 1983 г. за становлением зарослевого биоценоза показали, что с развитием зарослей на мелко-водных быстро прогреваемых участках (от уреза воды до глубины 0.5 м) животное население очень рано заселяет субстрат, и с конца мая до середины июня происходит быстрое нарастание численности и биомассы сообщества. Из 80 видов беспозвоночных, отмеченных в этой зоне, большинство относится к эврибионтам, характерным для побережья водоемов. Кроме того, присутствует комплекс видов, свойственный пойменным водоемам, пересыхающим лужам и старицам, т.е. типично весенние формы с коротким циклом развития. Зарегистрированы виды, характерные для заболачиваемых участков. Уже к началу июня биомасса сообщества превышает 50 г/м³, причем более 18% приходится на зарослевый мейобентос и планктон. В это время на растительности в 1 м³ сконцентрировано огромное количество разнообразных кладок и яиц беспозвоночных – до 30 тыс. яиц клещей, турбеллярий, до 17.5 тыс. икринок моллюсков и еще 2 тыс. экземпляров их молоди. Многочисленны кладки хирономид, позже появляются кладки ручейников и стрекоз.

В 1990 г. были обследованы некоторые участки незащищенного побережья водохранилища, которые считались лишенными зарослей и не исследовались ранее. Зоофитос участков незащищенной литорали более беден. В связи с неустойчивостью уровня и повышенной гидродинамикой в течение суток заросли регулярно «промываются» водой, в результате чего в биоценозах обрастаний обнаружено всего 34 вида организмов макрофауны, а биомасса в среднем составляла 21.6 г/м² (от 1.0 до 108.9 г/м²). На растениях разных видов (рдестов гребенчатого, блестящего, пронзеннолистного, разнолистного, стрелолиста, тростника) состав сообществ сходен. Основную долю биомассы составляют фитофильные личинки хирономид (13 видов), среди которых доминируют *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Corynoneura* sp., *Limnophyes pseudoprolongatus*. Заметную роль играет *Gmelinoides fasciatus*, составляющий в среднем 25%, а иногда до 60–70% биомассы сообществ зарослей макрофитов. Многочисленны также олигохеты-наидиды, не образующие больших биомасс из-за мелких размеров. Постоянно встречаются личинки различных двукрылых (мух Ephydriidae, Sciomyzidae, Muscidae), мелких ручейников сем. Hydropsychidae. Отмечается незначительное развитие фауны моллюсков (всего 6 видов), которые обычно весьма обильно населяют заросли. Исключение составляют только мелкие стадии *Dreissena polymorpha*, из планктона оседающие на растительный субстрат.

3.5. Распределение и плотность молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища

Первые детальные исследования распределения молоди рыб на нерестилищах и ее перемещений в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища относятся к 50–60 годам (Захарова 1955, 1958; Ильина, 1968). Было показано, что в Рыбинском водохранилище молодь рыб распределена неравномерно. Участки повышенной и относительно стабильной плотности скоплений чередуются с обедненными, а также с участками, где плотность рыб меняется в течение сезона. На численность и распределение личинок и мальков влияют многие факторы, в том числе характер береговой линии и расположение нерестилищ, высота уровня, особенности макро- и микробиотопов, биология и поведение молоди, ветровые и стоковые течения.

В отличие от дельты Волги, в Рыбинском водохранилище молодь разных видов нагуливается на нерестилищах все лето и отходит от берегов лишь с наступлением осеннего похолодания и падением уровня. Не наблюдается и дальних перемещений молоди в пределах мелководья, поскольку пестрота обстановки (различные глубины, наличие островов и полузатопленного кустарника, разная плотность прибрежной водной растительности) способствует экологической изоляции отдельных микробиотопов (Захарова 1958; Ильина 1962, 1963). Среди обитающих в Рыбинском водохранилище 38 видов рыб по типу нереста преобладают фитофилы, т.е. рыбы, откладывающие икру на растительность. К ним относятся почти все карповые, а также щука. Сходные требования к среде обуславливают обитание их молоди в общих стаях, имеющих сложную структуру. Видовой состав этих стай в течение нагульного периода несколько меняется в связи с тем, что реакция молоди разных видов на гидрологические и погодные условия различна, и ее отход в открытое водохранилище происходит в разное время (Ильина, 1968).

Исследования, проведенные в 1991–1997 гг., позволяют проанализировать изменения в экосистеме Рыбинского водохранилища, произошедшие в результате как естественных процессов (разрушения затопленных лесов, размыва литорали и уменьшения площадей для нереста и нагула молоди рыб), так и в результате хозяйственной деятельности человека (Столбунов, 1999 а, б; Стрельникова и др., 1997; Экологические факторы..., 1993). Сбор ихтиологического материала осуществляли стандартными орудиями лова. Молодь отлавливали на ранних стадиях развития ихтиологическим сачком с диаметром входного отверстия 40 см. Подросшую молодь ловили 5-метровой волокушей из капроновой дели с шагом ячеи 4 мм. Расчет численности молоди производился на одно промысловое усилие с площади облова в 25 м². Определение видовой принадлежности личинок рыб проводили по руководству А.Ф. Коблицкой (1981). Полученные данные по плотности и относительной численности молоди отдельных видов рыб на разных участках водохранилища позволили оценить роль отдельных плесов водохранилища в воспроизводстве рыбных запасов.

Волжский плес. В мелководной зоне плеса отмечена молодь, относящаяся к 4 семействам. Наиболее полно в видовом отношении представлено семейство карповых – 9 видов (лещ, густера, синец, плотва, елец, язь, уклейка, линь, пескарь). Из семейства окуневых обнаружено 2 вида (окунь, ерш), а из щуковых и вьюновых – по одному виду (щука и щиповка соответственно).

В речной мелководной зоне водохранилища по частоте встречаемости доминировала молодь плотвы, язя, леща, ельца и щуки, на открытых мелководьях – плотвы, густеры и окуня, а в защищенных мелководьях – густеры, уклейки и окуня. Наиболее редко встречалась молодь пескаря и ерша (рис. 4.18).

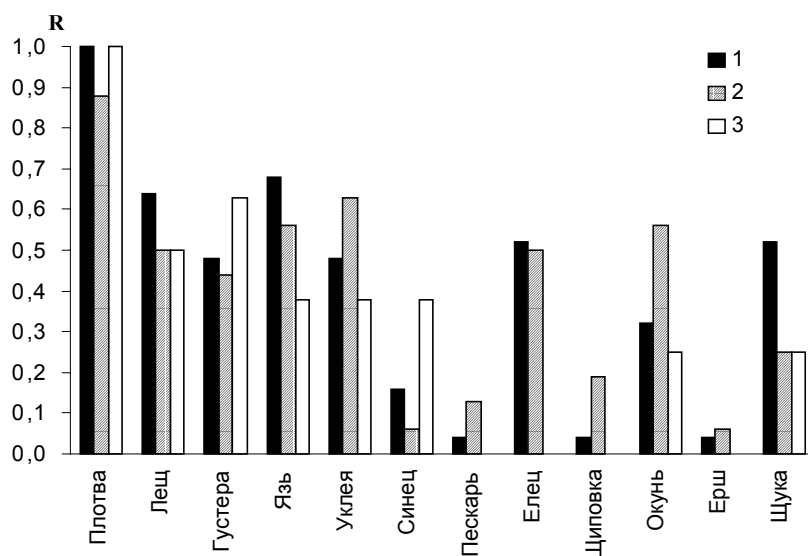


Рис. 4.18. Частота встречаемости молоди рыб (R, отн. ед.) на мелководьях различного типа (июнь–октябрь, 1997 г.): 1 – речные мелководья, 2 – открытые мелководья, 3 – защищенные мелководья

В мелководной зоне плеса наибольшую долю в уловах составляла молодь плотвы (табл. 4.69). К концу летнего периода в открытой мелководной зоне плеса преобладала молодь уклейки. На речных и защищенных мелководьях как по численности, так и по биомассе на протяжении всего летне-осеннего периода доминировала плотва.

Таблица 4.69

Относительная численность молоди рыб на различных мелководьях Рыбинского водохранилища в 1997 г.

Виды рыб	Численность, %				
	Открытые мелководья		Защищенные мелководья	Речные мелководья	
	июнь–июль	август–сентябрь		июнь–июль	август–сентябрь
сем. Карповые					
Плотва	71.4	17.1	97.0	77.0	80.6
Лещ	2.0	16.0	0.5	4.4	3.3
Синец	–	0.1	0.1	0.2	0.1
Густера	2.4	12.8	–	11.6	4.6
Уклея	20.1	48.3	2.0	1.2	1.9
Язь	0.8	0.9	0.1	2.8	3.3
Елец	0.1	0.1	–	0.03	0.1
Пескарь	–	0.2	–	0.03	0.1
сем. Вьюновые					
Щиповка	0.1	0.3	–	0.03	0.1
сем. Окуневые					
Окунь	2.7	3.5	0.2	1.8	1.4
Ерш	0.1	–	–	–	0.1
сем. Щуковые					
Щука	0.3	0.7	0.1	0.9	4.4
Общая численность, экз./25 м²	82	54	88	99	64

Примечание. Прочерк – отсутствие данного вида в улове.

Плотность и характер распределения молоди рыб в мелководной зоне существенно различаются в годы с разным уровнем режимом (Столбунов, 1999 б). Сравнивая урожайность молоди в аномально маловодный 1996 и в многоводный 1997 годы, можно отметить повышение общей численности рыб в уловах в 2–3 раза, а также значительное увеличение доли плотвы в общем улове (табл. 4.70).

Таблица 4.70

Видовой состав и относительная численность (%) молоди рыб на различных мелководьях Рыбинского водохранилища в августе 1996 и 1997 гг.

Вид	Речные мелководья				Незащищенные мелководья водохранилища					
	Шестихино		Горохово		Мишкино болото		Зеленый остров		Горохово	
	1996 г.	1997 г.	1996 г.	1997 г.	1996 г.	1997 г.	1996 г.	1997 г.	1996 г.	1997 г.
1. Плотва	5.8	90.0	5.7	84.7	7.6	3.1	73.6	7.8	23.6	48.0
2. Язь	–	6.0	–	0.5	–	0.1	–	1.0	–	–
3. Синец	–	0.6	–	–	–	–	–	–	–	–
4. Уклейка	47.7	0.6	76.1	0.5	82.3	48.2	15.8	90.3	34.5	29.3
5. Густера	–	–	11.7	12.6	1.6	42.0	–	–	10.3	2.8
6. Лещ	46.5	–	6.1	0.5	8.2	4.2	5.3	–	14.9	16
7. Линь	–	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–
8. Пескарь	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.7
9. Щиповка	–	–	–	–	–	0.3	5.3	–	–	–
10. Щука	–	1.0	–	0.7	–	0.5	–	0.9	–	1.1
11. Окунь	–	–	–	–	0.3	1.6	–	–	16.7	1.1
Всего, экз./25 м ²	43	83	132	91	152	490	10	102	87	90

Примечание. Прочерк – отсутствие данного вида в улове.

В маловодном 1996 году молодь леща, наиболее ценного промыслового вида водохранилища, на речных мелководьях составляла 6.1–46.5%, а на открытых незащищенных – 5–16% от общего улова. В многоводный 1997 год, наблюдалось увеличение общей численности молоди леща по сравнению с маловодным годом. Тем не менее, удельный вес леща в общем улове снизился в связи со значительным увеличением (до 90%) доли плотвы. На речных мелководьях в маловодный год плотность молоди леща была выше по сравнению с мелководьями открытого типа. В многоводный год наблюдалась обратная картина. Подобная тенденция, вероятно, связана с тем, что в годы с аномально низким уровнем наблюдается дефицит нерестовых площадей в прибрежье водохранилища, и производители леща в большей степени используют нерестилища речного и эстуарного типов. В многоводные годы площадь прибрежных нерестилищ увеличивается, и речные нерестилища используются производителями в меньшей степени.

Моложский плес. На мелководьях Моложского плеса отмечена молодь 14 видов рыб, относящихся к 4 семействам – карповых, окуневых, щуковых и вьюновых. На всех исследованных биотопах преобладает молодь карповых видов рыб (табл. 4.71), относительная численность которой в уловах составляла в разные годы от 62.3% до 97.4%. Доминирующим видом является плотва. В некоторые годы на долю личинок и мальков плотвы приходилось около 50% общего улова молоди. Вторым по значению видом является лещ. На станциях защищенного побережья (Залужье и Первомайка) относительная численность его молоди достигала 20% и более. Встречаемость и плотность молоди указанных видов на разных биотопах неравнозначны. Наиболее часто личинки и мальки плотвы и леща встречаются в хорошо прогреваемых, защищенных от ветра и волнобоя участках побережья. Примечательно, что относительная численность молоди этих видов здесь практически не изменялась на протяжении 20 лет (см. табл. 4.71), что позволяет рассматривать защищенные участки прибрежной зоны Моложского плеса как наиболее оптимальные для нагула молоди плотвы и леща. Встречаемость этих видов на участках открытого побережья водохранилища в эстуарии р. Сить и в районе ст. Малиновка носит непостоянный характер и зависит как от гидрологического режима данного года, так и от погодных условий (Стрельникова, 1987; Стрельникова и др., 1997).

Особый интерес представляет анализ видового состава молоди рыб в уловах и соотношение отдельных видов в так называемых микробиотопах – участках, различающихся по характеру и степени зарастания их высшей водной растительностью. Так, в районе Первомайских островов на мелководьях защищенного побережья плотность молоди в густых зарослях травы была почти в 2 раза ниже, чем в разреженных зарослях ивняка. При этом на первом микробиотопе доминировала молодь окуня, а на втором основу улова составляла молодь плотвы (табл. 4.72). Различия в плотности скоплений молоди в данном случае объясняются тем, что использование кормовой базы зарослей ограничено низкой доступностью беспозвоночных, которая, в свою очередь, определяется степенью развития макрофитов (Герасимов, 1983).

Таблица 4.71

**Соотношение молоди отдельных видов рыб на различных биотопах
Моложского плеса Рыбинского водохранилища в разные годы**

Виды рыб	Прибрежье водохранилища								Речные мелководья			
	защищенное мелководье				открытое мелководье							
	1995 г.		1975–1976 гг.		1995 г.		1975–1976 гг.		1995 г.		1975–1976 гг.	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Щука	8	0.8	1	0.2	1	0.9	1	0.7	1	0.8	1	0.3
Елец	–	–	12	1.9	20	18.3	42	29.0	26	20.2	1	0.3
Голавль	–	–	–	–	–	–	–	–	3	2.3	–	–
Язь	70	7.0	29	4.6	14	12.8	14	9.6	5	3.9	22	6.1
Плотва	278	28.0	187	29.8	12	11.0	64	44.1	35	27.3	163	45.0
Жерех	–	–	–	–	1	1.0	–	–	–	–	–	–
Уклея	196	19.6	17	2.7	2	1.8	1	0.7	11	8.6	11	3.0
Лещ	230	23.2	120	19.1	17	15.6	1	0.7	20	15.6	11	3.0
Синец	–	–	1	0.2	6	5.6	–	–	–	–	–	–
Густера	194	19.6	25	4.0	8	7.3	4	2.6	8	6.3	27	7.5
Чехонь	–	–	–	–	4	3.7	–	–	–	–	–	–
Щиповка	2	0.2	–	–	–	–	–	–	1	0.8	–	–
Судак	–	–	–	–	2	1.8	–	–	–	–	–	–
Окунь	16	1.6	235	37.5	22	20.2	18	12.6	18	14.2	126	34.8
Плотность, экз./25 м ²	994		627		109		145		128		362	
Всего:												
Карповые	968	97.4	391	62.3	84	77.1	126	86.7	108	84.2	235	64.9
Окуновые	16	1.6	235	37.5	24	22.0	18	12.6	18	14.2	126	34.8
Щуковые	8	0.8	1	0.2	1	0.9	1	0.7	1	0.8	1	0.3
Вьюновые	2	0.2	–	–	–	–	–	–	1	0.8	–	–

Примечание. Здесь и в следующих таблицах раздела п – число особей.

Таблица 4.72

Численность и соотношение молоди отдельных видов рыб в защищенном прибрежье

Виды рыб	Густые заросли травы		Разрозненные заросли ивы	
	число особей	%	число особей	%
Елец	12	1.7	8	0.6
Язь	2	0.3	3	0.2
Плотва	258	36.8	937	74.0
Лещ	2	0.3	9	0.7
Синец	1	0.2	–	–
Густера	5	0.7	4	0.3
Окунь	421	60.0	306	24.2
Плотность, экз./25 м ²	701		1267	
Всего:				
Карповые	280	40.0	961	75.8
Окуновые	421	60.0	306	2

Характер встречаемости молоди отдельных видов рыб на различных биотопах плеса – открытых и защищенных мелководьях, а также в речном прибрежье – свидетельствует о том, что молодь плотвы на протяжении последних 20 лет в равной степени использует для нагула все перечисленные выше участки. По сравнению с 70-ми годами в настоящее время заметно повысилась значимость речных мелководий в качестве нагульных площадей для леща и ельца (рис. 4.19). На этом же биотопе в р. Чеснава поймана молодь голавля. На станциях открытого прибрежья Моложского плеса в уловах молоди рыб в 1995 г. отмечены личинки чехони, судака и жереха.

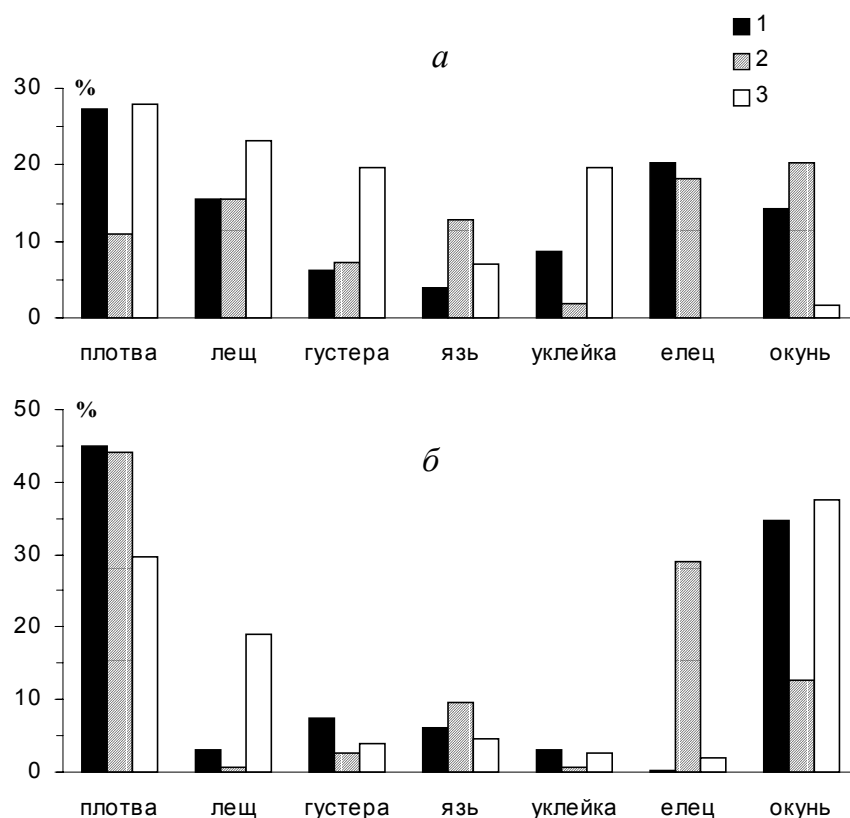


Рис. 4.19. Относительная численность молоди отдельных видов рыб на различных биотопах Моложского плеса:
а – 1995 г., *б* – 1975–1976 гг. 1 – речные мелководья, 2 – открытое побережье водохранилища, 3 – защищенное побережье водохранилища

Шекснинский плес. На мелководьях Шекснинского плеса нагуливается молодь 14 видов рыб, 9 из которых принадлежат к семейству карповых, 3 вида – к сем. окуневых и по одному виду – к сем. щуковых и вьюновых. В отличие от Моложского плеса, в уловах молоди не отмечены голавль и чехонь, однако обнаружены мальки быстрянки.

Среди карповых видов рыб доминирует молодь плотвы. На защищенных участках мелководий, по сравнению с периодом 70-х годов, доля ее в уловах увеличилась почти в 2 раза, составляя 62.6% в районе Васильевских островов. Молодь леща и его относительная численность на биотопах защищенного побережья довольно постоянны в течение последних 20 лет, чего нельзя сказать о молоди ельца. Плотность скоплений этого вида на единицу площади претерпела довольно значительные изменения, снизившись с 226 до 44 экз./25 м². То же самое произошло и с молодью окуня (табл. 4.73). Отсутствие молоди щуки в уловах на открытых и защищенных участках водохранилища как в 70-е годы, так и в 1993 г. свидетельствует о том, что мальковая волокуша, по всей видимости, недостаточно эффективна для отлова молоди данного вида рыб. В 1975-1976 гг. на открытых прибрежных участках водохранилища в районах станций Вяксы и Гаютино молодь была представлена лишь карповыми видами рыб, среди которых доминировала плотва. В 1993 г. в этих же районах на станциях открытого мелководья молодь рыб в уловах отсутствовала.

Вполне возможно, что мощное воздействие на экосистему Рыбинского водохранилища залповых сбросов загрязняющих веществ с Череповецкого металлургического комбината в 1986–1987 гг. повлияло и на процесс воспроизводства бентофагов на самом важном для водохранилища нерестовом участке (Захарова, 1958), расположенном вдоль побережья Дарвинского заповедника от поймы р. Лоша до устья р. Суда. В этом можно убедиться, сравнивая численность и соотношение отдельных видов рыб на мелководьях, расположенных в разных частях Шекснинского плеса. В предустьевых участках р. Суда (верховья плеса) относительная численность молоди леща – одного из представителей бентофагов – на протяжении последних 15 лет не претерпела значительных изменений. В то же время, на русловой части (в середине плеса), куда поступает молодь с нерестилищ, расположенных вдоль берега Дарвинского заповедника, из бентофагов только молодь плотвы сохранила свое значение в уловах. В 1993 г. ее относительная численность составляла 77.9% при плотности скоплений 81 экз./25 м². Молодь же других представителей этой группы рыб, таких как лещ и густера, в уловах отсутствовала (табл. 4.74).

Таблица 4.73

Соотношение молоди отдельных видов рыб на различных биотопах Шекснинского плеса в разные годы

Виды рыб	Прибрежья водохранилища						Речные мелководья			
	защищенное мелководье				открытое мелководье					
	1993 г.		1975–1976 гг.		1975–1976 гг.		1993 г.		1975–1976 гг.	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Щука	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0.3
Елец	44	4.5	226	17.2	18	13.3	44	3.6	1	0.1
Язь	95	9.8	43	3.3	5	3.7	106	8.7	6	0.8
Плотва	608	62.6	469	35.6	110	81.6	644	52.7	689	86.4
Жерех	21	2.2	—	—	—	—	25	2.1	—	—
Уклея	—	—	—	—	—	—	14	1.1	—	—
Быстрянка	8	0.8	—	—	—	—	2	0.2	—	—
Лещ	51	5.3	60	4.6	1	0.7	145	11.9	59	7.4
Синец	74	7.6	3	0.2	—	—	146	11.9	27	3.4
Густера	1	0.1	38	2.9	1	0.7	—	—	4	0.5
Щиповка	2	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—
Судак	—	—	4	0.3	—	—	—	—	1	0.1
Окунь	57	5.9	471	35.8	—	—	95	7.8	8	1.0
Ерш	10	1.0	1	0.1	—	—	—	—	—	—
Плотность, экз./25 м ²	71		1315		135		1221		797	
Всего:										
Карповые	912	93.9	839	63.8	135	100	1126	92.2	786	98.6
Окуновые	57	5.9	476	36.2	—	—	95	7.8	9	1.1
Щуковые	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0.3
Вьюновые	2	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 4.74

Численность и соотношение молоди различных видов рыб на мелководьях Шекснинского плеса

Виды рыб	Верхняя часть плеса				Средняя часть плеса			
	1975–1976 гг.		1993 г.		1975–1976 гг.		1993 г.	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Елец	—	—	44	4.2	1	0.7	18	17.3
Язь	27	16.6	115	10.6	1	0.7	5	4.8
Плотва	116	70.7	625	57.9	92	67.8	81	77.9
Жерех	—	—	24	2.2	—	—	—	—
Уклея	11	6.7	31	2.9	—	—	—	—
Быстрянка	—	—	1	0.1	—	—	—	—
Лещ	3	1.8	72	6.6	28	20.6	—	—
Синец	2	1.2	73	6.7	—	—	—	—
Густера	—	—	—	—	1	0.7	—	—
Щиповка	2	1.2	—	—	—	—	—	—
Окунь	3	1.8	95	8.8	12	8.8	—	—
Ерш	—	—	—	—	1	0.7	—	—
Плотность, экз./25 м ²	164		1080		136		104	
Всего:								
Карповые	159	97.0	985	91.2	124	91.2	104	100
Окуновые	3	1.8	95	8.8	12	8.8	—	—
Вьюновые	2	1.2	—	—	—	—	—	—

Наметившаяся в 70-е годы тенденция к повышению роли притоков Рыбинского водохранилища в воспроизводстве фитофильных видов рыб (Ильина, Гордеев, 1970) в настоящее время получила дальнейшее развитие. На мелководьях в устье р. Суда по сравнению с 1975–1976 гг. произошло значительное увеличение плотности молоди рыб, достигшей в 1993 г. 1221 экз./25 м². При этом изменилось и соотношение численности отдельных видов (табл. 4.75).

Анализ результатов облова молоди на различных микробиотопах речного прибрежья показал, что на защищенных участках с разреженной растительностью плотность скоплений молоди более чем в 8 раз выше, чем на открытом песчаном берегу. Молодь таких видов, как быстрянка, лещ и синец, на этом участке в уловах не встречалась (см. табл. 4.75).

Таблица 4.75

Численность и соотношение молоди различных видов рыб на мелководьях р. Суда в 1993 г.

Виды рыб	Залив с растительностью		Песчаный берег	
	число особей	%	число особей	%
Елец	32	1.6	56	23.8
Язь	208	10.8	15	6.4
Плотва	1250	65.0	39	16.6
Жерех	32	1.6	17	7.3
Уклея	1	0.1	28	11.9
Быстряна	2	0.1	—	—
Лещ	145	7.5	—	—
Синец	146	7.6	—	—
Окунь	110	5.7	80	34.0
Плотность, экз./25 м ²	1926		235	
Всего:				
Карповые	1816	94.3	155	66.0
Окуневые	110	5.7	80	34.0

Использование молодью рыб различных биотопов защищенной и открытой литорали прибрежной зоны водохранилища, а также речных мелководий в качестве нагульных площадей подчиняется той же закономерности, что и в Моложском плесе при явной тенденции к увеличению роли последних (рис. 4.20).

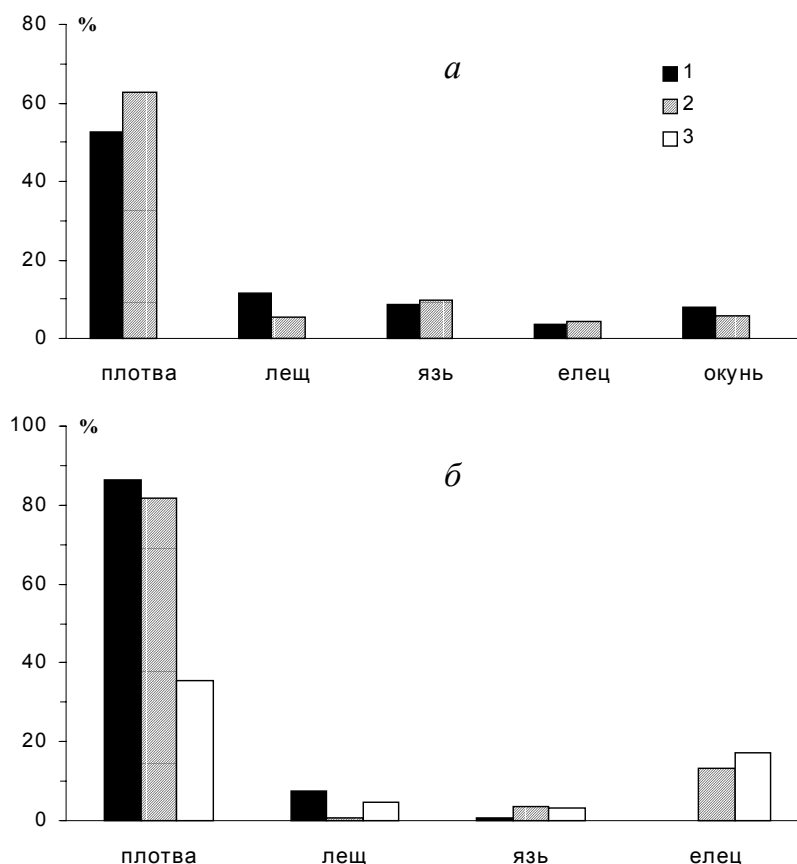


Рис. 4.20. Относительная численность молоди отдельных видов рыб на различных биотопах Шекснинского плеса: а – 1993 г., б – 1973–1976 гг. 1 – речные побережья, 2 – открытое побережье водохранилища, 3 – защищенное побережье водохранилища

Центральный плес. По числу видов рыб, молодь которых нагуливается на данном участке водохранилища, восточная часть Центрального плеса, включая эстуарии и мелководья рек Согожа и Ухра, не отличается от ранее рассмотренных плесов. Здесь нагуливается молодь 14 видов рыб, относящихся к 6 семействам, в том числе: 7 видов карповых, по 2 вида вьюновых и окуневых, а также по 1 виду щуковых, тресковых и корюшковых. В отличие от Моложского и Шекснинского плесов, здесь не отмечены некоторые виды карповых (синец и елец), зато присутствует молодь вьюна, снетка и налима, не обнаруженная нами на мелководьях других плесов. Осно-

ву численности на этом участке водохранилища составляет молодь карповых видов рыб, отличающаяся самой высокой плотностью скоплений – 160 экз./25 м² (84.6% от общего улова). Однако общая численность личинок и мальков рыб в 1995 г., значительно снизилась по сравнению с уловами 1975–1976 гг. (табл. 4.76) и составила 189 экз./25 м² против 1477 в 70-е годы. Это снижение произошло в основном за счет молоди рыб-бентофагов. Так, плотность скоплений молоди леща уменьшилась почти в 15, а плотвы – в 6 раз. Изменилось и соотношение численности видов в уловах. Если в 70-е годы молодь леща занимала доминирующее положение, составляя 46.2% в общем улове, то в 1995 г. на долю данного вида приходилось всего 25.4%. Почти на 10% снизилась и относительная численность молоди плотвы – второго по значению вида. В отличие от периода 1975–1976 гг., в 90-е годы в уловах не встречалась молодь судака. Снеток обнаружен нами в речном прибрежье р. Согожа, а чехонь и налим – на мелководьях р. Ухра.

Таблица 4.76

Соотношение молоди отдельных видов рыб на мелководьях рек Ухры и Согожи в разные годы

Виды рыб	1995 г.		1975–1976 гг.	
	число особей	%	число особей	%
Щука	3	1.6	1	0.1
Снеток	13	6.9	–	–
Язь	3	1.6	116	7.8
Плотва	72	38.0	439	29.7
Уклея	18	9.5	4	0.3
Быстрянка	1	0.5	–	–
Лещ	48	25.4	683	46.2
Густера	16	8.5	57	3.9
Чехонь	2	1.1	–	–
Щиповка	2	1.1	–	–
Вьюн	1	0.5	–	–
Судак	–	–	12	0.8
Окунь	9	4.8	165	11.2
Налим	1	0.5	–	–
Плотность, экз./25 м ²	189		1477	
Всего:				
Карповые	160	84.6	1299	87.9
Окуневые	9	4.8	177	12.0
Щуковые	3	1.6	1	0.1
Вьюновые	3	1.6	–	–
Тресковые	1	0.6	–	–
Корюшковые	13	6.8	–	–

Определение величины пополнения популяций рыб новыми поколениями – один из основных моментов при оценке промыслового запаса. Особый интерес представляет изучение состава пополнения, поскольку данные о структуре урожая молоди необходимы для целенаправленного формирования запасов ценных промысловых видов рыб. Анализ структуры группировок у молоди рыб на мелководных участках Рыбинского водохранилища в 90-х годах и сравнение этих данных с материалами прошлых лет позволили проследить динамику качественного состава скоплений за последние 20 лет. Молодь фитофильных видов рыб является преобладающей экологической группой во все годы исследования, составляя в среднем 76% от общего улова сеголетков. Представляет интерес наблюдаемое в последние годы увеличение литофильной и псаммофильной групп в уловах молоди рыб на отдельных плесах, свидетельствующее о том, что вклад молоди рыб с речных нерестилищ в общее пополнение значительно возрос. На долю эвритермных видов рыб (язя, плотвы, окуня и др.) в среднем приходится 59.5% от общей численности сеголетков, а на долю термофильных (леща, уклеи, густеры и др.) – 40.5%. Эвритермные виды обычно нерестятся на подъеме и пике паводка, а термофильные – на его спаде. Соответственно, более половины уловов сеголетков приходится на ранненерестующие виды. По типу преимущественного питания рыб во взрослом состоянии более половины численности сеголетков в Рыбинском водохранилище составляют бентофаги, причем в последние годы произошло некоторое снижение этого показателя с 86.5 до 74.4%. Одновременно повысилась и относительная численность личинок рыб-планктофагов с 10.6 до 19.6%.

Необходимо также отметить увеличение к 1991 гг. численности молоди хищных видов рыб, главным образом судака. К настоящему времени значение этой группы в уловах несколько снизилось. В то же время стала чаще попадаться молодь жереха и налима.

Динамика уловов молоди рыб показывает, что доля молоди ценных видов рыб (леща, судака, щуки и др.) в 70-е годы и в середине 90-х была относительно постоянной и составляла около 3%. Основу скоплений молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища составляют второстепенные виды – плотва, синец, густера и другие, на долю же малоценных и непромысловых видов приходится от 9 до 17% улова.

В годы с разным уровнем режимом плотность и распределение молоди рыб в мелководной зоне различны. Сравняя урожайность молоди в аномально маловодный 1996 и многоводный 1997 годы, следует отметить повышение общей численности молоди в уловах в 2–3 раза, возрастание численности молоди каждого отдельного вида, а также значительное увеличение доли плотвы.

Рыбные ресурсы

Рыбинское водохранилище, заполненное в 1941 г., входит в число пяти наиболее крупных искусственных водоемов, созданных на территории России. Площадь его водного зеркала при максимальном наполнении достигает 4555 км². При проектировании водоема предполагалось, что уловы рыбы в нем могут составить около 10 тыс. т в год (Негоновская, 1986). К сожалению, эти расчеты не оправдались, тем не менее Рыбинское водохранилище стало важным рыбопромысловым водоемом на территории Ярославской, Вологодской и Тверской областей. Начало освоения водохранилища можно отнести к 1943 г. В это время сложился и был структурно оформлен промысел рыбы в Моложском и Шекснинском плесах водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Несколько дольше осваивались северо-восточное побережье и нижние участки Шекснинского плеса, сильно засоренные древесными остатками. Наиболее интенсивно промысел рыбы стал развиваться в послевоенное время. К 1947 г. создается разветвленная сеть рыбозаводов и рыболовецких колхозов, благодаря чему была отлажена система лова, сдачи и обработки пойманной рыбы.

Одновременно с интенсификацией промысла возникла необходимость контроля за интенсивностью эксплуатации рыбных запасов водохранилища в целях рационализации их использования и охраны.

Мониторинг состояния рыбных запасов Рыбинского водохранилища был начат в 50-х годах А.А. Остроумовым еще до преобразования биологической станции «Борок» в Институт биологии водохранилищ АН СССР, позднее Институт биологии внутренних вод АН СССР. Именно им впервые была отработана общая схема сбора и систематизации информации о состоянии ихтиофауны водоема. В дальнейшем эта схема была значительно усовершенствована А.Г. Поддубным, Л.И. Ильиной и Н.А. Гордеевым. Большое внимание стало уделяться исследованию распределения, миграций и численности рыб. Уже в 70-е годы проводилось мечение особей, а для изучения скоплений рыб применялись современные методы гидроакустических и биотелеметрических исследований (Поддубный, 1971; Поддубный, Малинин, 1986).

Большое значение для оценки состояния популяций рыб представляют многолетние данные по динамике размерно-возрастной структуры, на основании которых могут быть развиты представления о динамике численности и промысловых запасах (Монастырский, 1952; Никольский, 1974; Тюрин, 1963). Отсутствие на многих водоемах хорошо налаженного мониторинга, в частности материалов по размерно-возрастной и весовой структуре популяций рыб, неоднократно становилось препятствием для исследований, конечным звеном которых являются динамика численности или производственные расчеты.

Из 38 видов рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище (Современное состояние, 1997), рыбопромысловой статистикой обычно учитывается до 14 видов. Однако в заключительных версиях рыбопромысловой статистики обычно фигурирует 8 видов рыб: лещ *Abramis brama*, судак *Stizostedion lucioperca*, щука *Esox lucius*, налим *Lota lota*, синец *Abramis ballerus*, плотва *Rutilus rutilus*, окунь *Perca fluviatilis* и корюшка *Osmerus eperlanus*, уловы которых составляют до 95% от общего вылова. Среди них наибольшее значение в промысле имеют пять видов – лещ, судак, плотва, синец и щука. Ввиду незначительной доли в уловах не учитываются промысловой статистикой карась *Carassius auratus*, язь *Leuciscus idus*, жерех *Aspius aspius*, сом *Silurus glanis* и некоторые другие виды рыб.

1. Структура и состояние популяций основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища

Размерно-возрастная структура популяций рыб весьма динамична и зависит от многих причин – численности поколений, величины неселективной и промысловой смертности, состояния среды обитания и целого ряда других факторов (Никольский, 1974). По мере формирования ихтиофауны водохранилищ происходят существенные изменения и в показателях линейно-весового роста обитающих в них рыб. Как правило, на первых этапах существования водохранилищ рост рыб несколько улучшается. Однако в дальнейшем, по мере накопления многочисленных поколений и изменений в кормовой базе, происходит некоторое его снижение, а в последующие годы наступает фаза стабилизации роста. Эта закономерность характерна для хищных рыб (судак, щука) и планктофагов (синец, чехонь), в то время как у бентофагов (лещ) изменения темпа линейного и весового роста носят более сложный характер. Например, в первые годы существования Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ рост леща ухудшился по сравнению с речными условиями (Остроумов, 1959; Себенцев, Мейснер, 1947), а в Куйбышевском и Волгоградском – заметно улучшился. Тем не менее, в последующие годы и в этих водохранилищах стало наблюдаться снижение линейных и весовых приростов у рыб в возрасте старше 3-х лет (Егерева, 1964; Цыплаков, 1964). На рост рыб в водохранилищах оказывают влияние самые различные факторы, поэтому изменение в характере роста является интегральным ответом на процессы, происходящие в водоемах. При этом животные, принадлежащие к различным экологическим группам, неодинаково реагируют на воздействие одного и того же фактора, а любой фактор в разных комбинациях может оказывать различное воздействие (Мина, Клевезаль, 1976). Судя по имеющейся информации, наиболее важными факторами, влияющими на рост рыб, являются: температура, освещенность, солевой состав воды, обеспеченность пищей,

численность популяции, уровень загрязнения водоема и другие (Земская, 1958; Козловская и др., 1990; Минкина, 1949; Никольский, 1974; Пегель, 1950; Чугунова, 1952).

1.1. Размерная структура популяций

Судак. Анализ динамики размерного состава судака из промысловых уловов в период с 1967 по 1995 гг. показал, что, несмотря на преобладание сетного лова, характеризующегося высокой селективностью, размерный состав судака колеблется в широких пределах.

В период с 1967 по 1970 гг. в уловах преобладают молодые особи размером от 35 до 45 см (рис. 5.1 а). С 1971 по 1975 гг. доминирует группа особей длиной 45–55 см. В дальнейшем, до 1981 г. включительно, благодаря вхождению в промысел судака урожайных поколений 1972 и 1974 гг., наблюдается устойчивая тенденция к переносу промысловой нагрузки на эти поколения и к постепенному увеличению среднего размера вылавливаемых особей с 40–45 см в 1976 г. до 50–60 см в 1980–1981 гг. В течение 1982–1989 гг. в уловах возрастает доля рыб размером до 40 см. Впоследствии, в связи с коммерческой перестройкой промысла и практически полным отказом рыбаков от применения мелкоячежных сетей, селективность промысла возросла; увеличились и размеры судака в уловах, что особенно заметно в 1991–1992 гг.

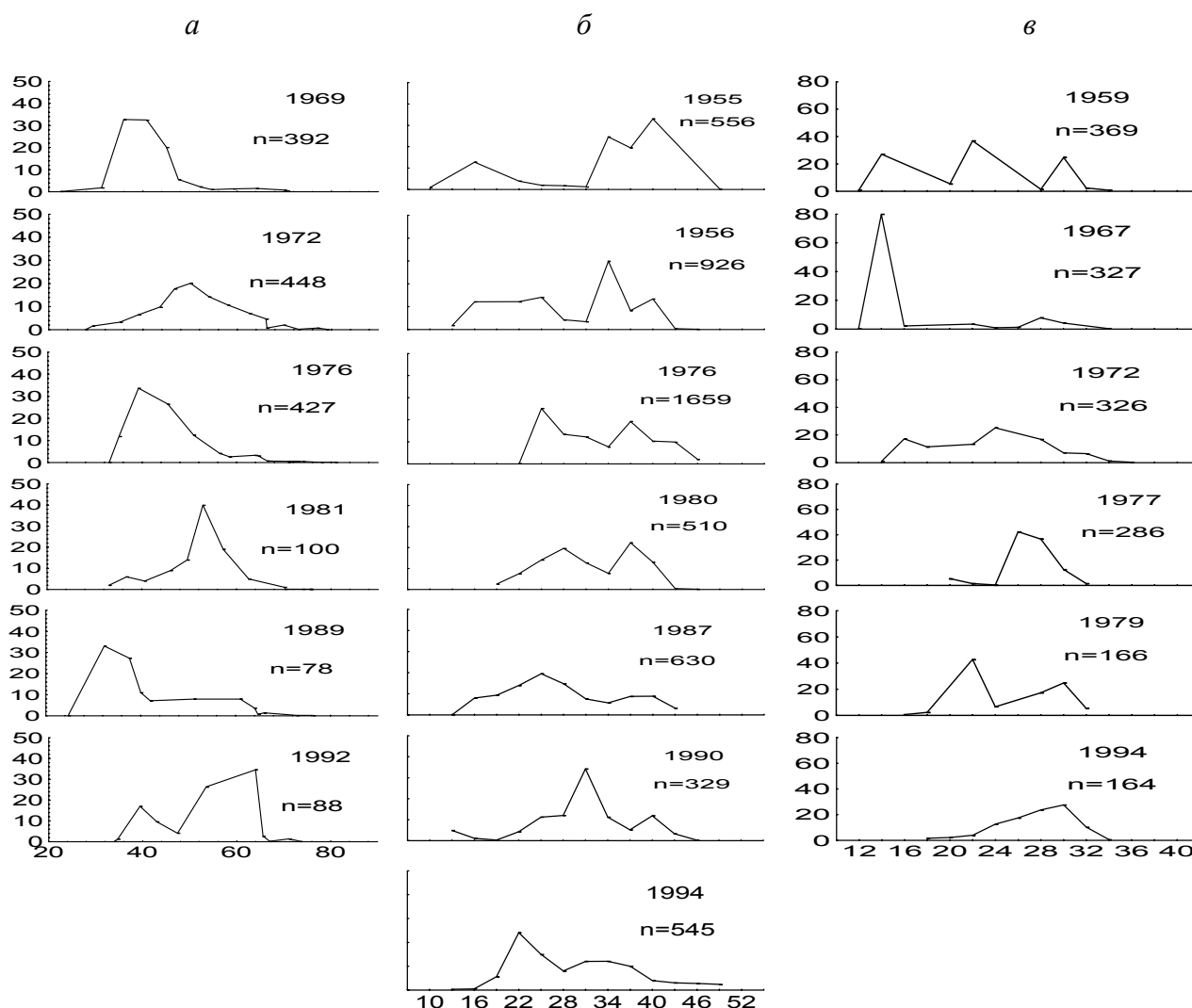


Рис. 5.1. Размерный состав судака (а), леща (б) и синца (в) Рыбинского водохранилища.

По оси ординат: доля в уловах, %. По оси абсцисс: длина тела, см. n – количество исследованных рыб, экз.

Лещ. По данным экспериментальных траловых уловов, размерная структура популяции леща существенно меняется в различные годы. Типичной особенностью популяции является наличие нескольких или, по крайней мере, двух доминирующих размерных групп, что характерно для видов со средней продолжительностью жизни и присутствием нескольких мощных поколений. В 1954 и 1955 гг. в водоеме еще имелся значительный резерв крупных особей леща размером более 40 см. С 1956 г. крупные экземпляры практически исчезают из уловов, и возрастной ряд представлен особями размером от 13 до 43 см (см. рис. 5.1 б). В дальнейшем, в связи с изменением мест нагула младших возрастных групп леща (уходом этой группы с русел в пойменную часть водоема),

основу уловов трала в русловой части водоема начинают составлять лещи размером от 22 до 43 см. Это стало особенно заметным с 1976 г., а в 80-е годы на кривой размерного состава отмечается двухвершинность, указывающая на доминирование в траловых уловах двух возрастных групп с размерами 22–28 см и 34–40 см. Появляющиеся время от времени мощные поколения оказывают заметное влияние на размерный состав уловов, при этом четко выделяется доминирующая группа особей. Наибольшие изменения размерная структура популяции леща претерпела в период усиленного загрязнения водоема. Начиная с 1987 г. в популяции отсутствуют четко обозначенные доминирующие размерные группы. Только в 1990 г. появляется доминирующая группа рыб с размерами 28–34 см, а в 1992–1994 гг. возрастная структура леща приобретает тот же характер, что и в начале предыдущего десятилетия.

Синец. Согласно многолетним данным экспериментальных траловых уловов, размерный состав синца в водохранилище испытывает значительные колебания. В период с 1953 по 1960 гг. для популяции синца характерно наличие нескольких доминирующих групп, что свидетельствует о присутствии в водоеме одновременно двух–трех многочисленных поколений (см. рис. 5.1 в). В эти годы в водоеме было еще довольно много старшевозрастных особей синца размером от 32 до 36 см, уловы которых в дальнейшем стали минимальными. В тот же период в уловах экспериментального трала преобладали особи от 24 до 30 см. В период с 1961 по 1966 гг. наблюдалось депрессивное состояние популяции синца, что видимо было связано с резким уменьшением биомассы зоопланктона в эти годы (Рыбинское водохранилище, 1972).

В 1966 г. появляется весьма мощное поколение синца, что отразилось на изменении доминирующей группы особей уже в следующем году. Это мощное поколение в дальнейшем существенно повлияло на размерную структуру синца. К 1972 г. размерный ряд выравнивается. В уловах представлены все размерные группы, с преобладанием особей размером от 24 до 32 см. В период с 1973 по 1977 гг. размерный ряд несколько изменился, и в уловах стали преобладать особи от 22–30 см. Появление новых многочисленных поколений в последующие годы обусловило доминирование двух размерных групп: 20–24 см и 28–30 см. В середине 90-х годов основу уловов составляют рыбы длиной тела от 24 до 32 см (см. рис. 5.1 в). В связи с более коротким жизненным циклом синца численность его популяции в целом, так же как и отдельных размерных групп, подвержена более значительным колебаниям по сравнению с лещом.

Наиболее существенные изменения в размерном составе судака, леща и синца, прежде всего, связаны с динамикой численности популяции и селективностью промысла. Изучение многолетней динамики линейно-весового роста судака, леща и синца Рыбинского водохранилища также выявило наличие значительных колебаний рассматриваемых показателей. Линейный и весовой рост хищников (судак), бентофагов (лещ) и планктофагов (синец) достаточно тонко реагирует на изменения в состоянии экосистемы водоема и качества среды. Благополучное состояние кормовой базы и наличие обширной литорали, зарастающей водной растительностью, обеспечили интенсивный линейный и весовой рост леща и синца в период с 1954 по 1961 гг. Вследствие ухудшения этих условий в последующий период, вышеуказанные показатели у обоих видов стали снижаться, приближаясь к среднемноголетним значениям, а в неблагоприятные годы был ниже среднемноголетнего.

Примечательно, что на резкое повышение летних температур воды в 1972–1973 гг. все три вида отреагировали по-разному. Из-за гибели значительной части популяции корюшки резко снизился весовой рост старшевозрастных групп судака. У младшевозрастных особей леща в эти годы наблюдалось заметное улучшение показателей и линейного, и весового роста. Реакция синца на повышение летних температур была не столь заметной. Более того, в 1972 г. наблюдалось даже замедление роста у особей младших и средних возрастных групп, и только в 1973 г. показатели линейно-весового роста синца улучшились (рис. 5.2). Такая запоздалая реакция, видимо, была связана с несколькими причинами: низкими показателями биомассы зоопланктона, высокой численностью популяции синца, обилием молоди прочих видов, а также нарастанием численности видов рыб, конкурирующих с синцом в питании – уклейки, чехони и других.

На увеличивающееся загрязнение водоема (с 1985 г.), особенно после аварийного сброса токсических веществ с Череповецкого металлургического комбината в 1987 г., все три вида отреагировали сходным образом – хроническим снижением показателей линейного и весового роста (см. рис. 5.2). Механизм воздействия токсиантов на линейный рост рыб изучен довольно подробно. Хроническая интоксикация, не вызывая гибели рыб, может оказывать влияние на их рост, замедляя синтез коллагена в позвоночнике (Козловская, 1984).

1.2. Возрастная структура популяций

Лещ. Анализ возрастной структуры популяции леща Рыбинского водохранилища из экспериментальных траловых уловов с 1954 по 1994 гг. показывает, что даже по прошествии 13 лет со времени создания водохранилища в 1941 г., возрастная структура характеризуется нестабильностью пополнения, промыслового запаса и остатка.

В 1954 г. в уловах очевидно существенное доминирование мощного поколения леща урожайного 1946 года (рис. 5.3 а), оно хорошо прослеживается до 1959 г. Начиная с 1957 г., благодаря сравнительно урожайным поколениям 1951–1955 гг., возрастная структура уловов изменяется, вследствие чего пополнение начинает преобладать над промзапасом и остатком. Выравнивание возрастной структуры происходит в 1962 г., в последующие годы пополнение популяции леща довольно стабильно. В период с 1967 по 1972 гг., судя по траловым уловам, в возрастной структуре леща относительно равномерно представлены пополнение и остаток предыдущих поколений. С 1973 г. в уловах начинают доминировать два поколения – 1972 и 1973 годов рождения. Период с

лений. С 1973 г. в уловах начинают доминировать два поколения – 1972 и 1973 годов рождения. Период с 1988 по 1994 гг. характеризуется снижением доли пополнения популяции леща, что, по всей видимости, связано с возрастающим уровнем загрязнения водоема (см. рис. 5.3 а).

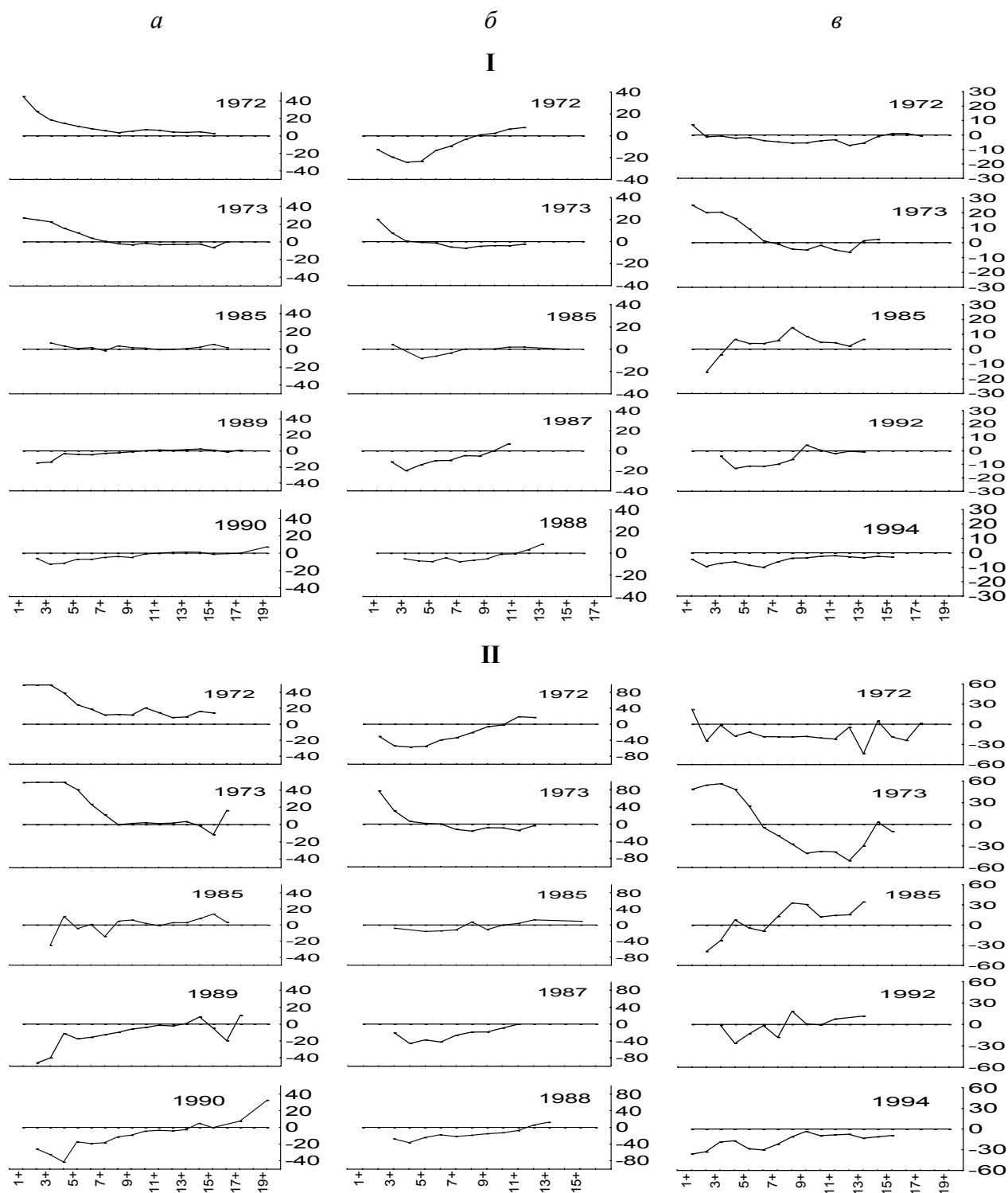


Рис. 5.2. Колебания линейного (I) и весового (II) роста леща (а), синца (б) и судака (в) в Рыбинском водохранилище. По оси ординат: отклонения роста в процентах от среднемноголетних значений. По оси абсцисс: возраст, годы.

Анализ возрастной структуры популяции леща из промысловых уловов показывает, что промысел главным образом изымает особей леща в возрасте от 5 до 13 лет, причем наибольшему его давлению подвергаются рыбы в возрасте от 6 до 11 лет. Таким образом, возрастная структура популяции леща постоянно подвержена изменениям, в зависимости от численности вступающих в промысел поколений, неселективной и промысловой смертности, а также от соотношения пополнения, промзапаса и остатка.

а

б

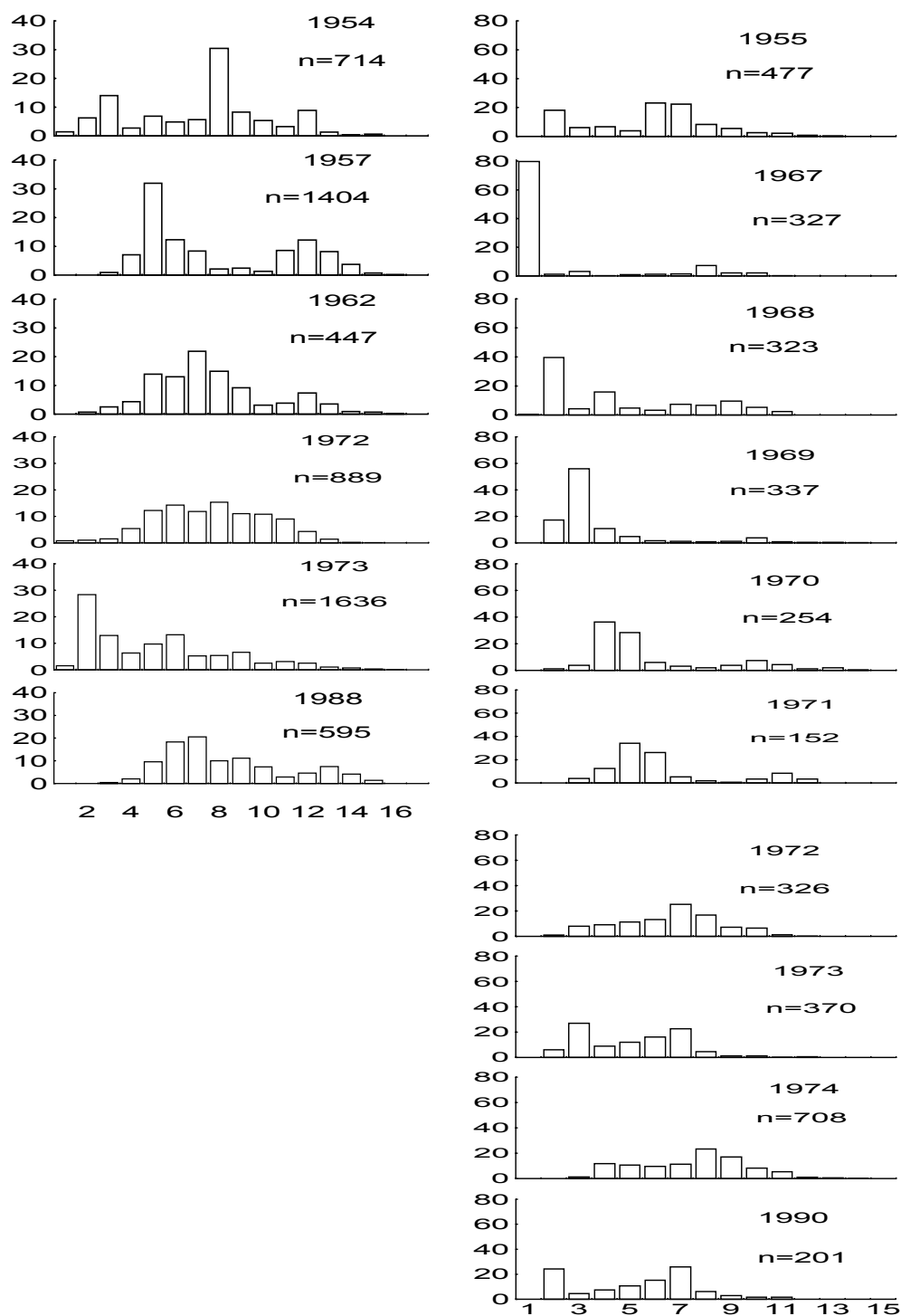


Рис. 5.3. Возрастная структура уловов леща (а) и синца (б) в Рыбинском водохранилище.
По оси ординат: доля в уловах, %. По оси абсцисс: возраст, годы. n – количество исследованных рыб, экз.

Синец. Формирование популяции синца в Рыбинском водохранилище также происходило постепенно. В первые годы возрастная структура была представлена особями 5–6 возрастных групп. В последующие годы, по мере пополнения популяции особями, родившимися уже в условиях водохранилища, возрастная структура приобретает нормальный характер. С 1953 г. в популяции присутствуют особи от 1 до 14 лет. Появляются и первые мощные поколения 1956, 1958 и 1960 гг. рождения (см. рис. 5.3). В отличие от популяции леща, у синца динамика численности во многом зависит от пополнения, т.е. остаток популяции невелик вследствие меньшей продолжительности жизни этого вида. Возрастная структура синца из промысловых и траловых уловов существенно различается. Если в промысловых уловах преобладают особи средних и старших возрастных групп от 6 до 11–12 лет, то траловые уловы в основном представлены пополнением – особями от 3 до 7 лет. Таким образом, промысел оказывает значительное влияние на популяцию синца, изымая из нее особей средне- и старше-возрастных групп.

Огромное значение в динамике численности синца имеет появление или отсутствие мощных поколений, от чего зависит и величина промысловых уловов. Например, по структуре траловых уловов можно судить о появлении мощных поколений. Поколение 1966 г. хорошо прослеживается в траловых уловах до 1974 г. Расчеты показали, что за счет этого поколения промысел изъяс из водоема 6609 ц синца, что составляет около 3.5 млн. особей (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Динамика вылова синца урожайного поколения 1966 г.

Вылов	Возрастные группы								
	4	5	6	7	8	9	10	11	12
в %	2.8	3.4	27.4	24.3	35.2	17.9	10.8	8.5	5.3
в ц	117.2	189.2	1419.0	1020.6	1933.8	868.2	553.1	311.1	197.3

Таким образом, уловы синца в водоеме определяются ходом динамики численности отдельных поколений. В целом, состояние популяции можно оценить как хорошее, ее численность высока, однако пополнение бывает обильным не каждый год. Из последних лет наиболее мощным было пополнение стада синца в 1990–1991 гг., после чего численность молоди несколько снизилась.

Судя по имеющейся информации о состоянии кормовой базы синца (Ривьер 1993), численность его популяции может оставаться высокой, и, по всей видимости, в ближайшие годы уловы могут увеличиться. Однако популяция синца, как и популяции многих других видов рыб, страдает от загрязнения Рыбинского водохранилища стоками Череповецкого металлургического комбината, поскольку его основные нерестилища синца находятся в Шекснинском плесе водохранилища, который наиболее подвержен загрязнению.

Судак. Динамика возрастной структуры популяции судака представлена только по промысловым уловам. В экспериментальных траловых уловах численность судака настолько мала, что имеющийся материал не дает достаточных сведений о его возрастной структуре. Однако благодаря тому, что судак быстро растет и вступает в промысел уже в 2-х летнем возрасте, данные промысловых уловов дают наглядную картину не только возрастной структуры уловов, но и пополнения стада судака и позволяют дать оценку численности отдельных поколений.

В период с 1967 по 1970 гг. основу уловов судака составляли особи в возрасте от 2 до 7 лет. При этом в уловах преобладали поколения 1962–1964 годов рождения (рис. 5.4 а). В последующий период уловы базируются на остатках этих поколений и незначительном по величине пополнении предыдущих лет, в уловах появляется значительное количество старшевозрастных особей. В 1974 г. в уловах представлено довольно мощное поколение 1971 г. рождения, которое прослеживается до 1979 г. Одновременно с ним вступает в промысел и поколение 1972 г., присутствующее в уловах до 1979 г. Таким образом, стадо судака в рассматриваемый период находилось в хорошем состоянии, пополнение было ежегодным, а один раз в 2 года появлялись сравнительно урожайные поколения. В уловах 1984 г. доминировали два поколения – 1978 г. и 1981 г., доля которых в общем улове составила около 50%. В целом уловы судака в период с 1983 по 1987 гг. возросли с 200–250 до 300 т. Учитывая тот факт, что около 30% судака, изымаемого промыслом, не доходит до приемных пунктов, его общий вылов можно оценить в 400 т. Высокоурожайное поколение судака отмечено и в 1984 г. (см. рис. 5.4 а). Благодаря этому поколению, уловы судака были сравнительно высокими до 1990 г. Начиная с 1990 г. в возрастной структуре судака происходят существенные изменения – в промысловых уловах резко снижается доля пополнения и остатка. С одной стороны, это объясняется низкой урожайностью новых поколений судака, а с другой – возросшей селективностью промысла.

Плотва. Рыбинское водохранилище является единственным водоемом Волжского каскада, где в промысловом количестве обитает крупная моллюсковидная форма плотвы, отдельные особи которой могут достигать 18–20-летнего возраста и веса 1200–1400 г. Стадо плотвы многоструктурно и представлено в промысловых уловах особями от 5 до 17 лет, причем существенную долю составляют рыбы в возрасте 16–17 лет.

Однако, судя по возрастной структуре популяции плотвы, начиная с 1975 г. обнаруживается тенденция к снижению численности старшевозрастных рыб в уловах, а промысловое усилие перемещается с 7–14-летних рыб на особей от 5 до 11 лет (см. рис. 5.4 б). Пополнение стада плотвы ежегодное, в уловах присутствуют и длительное время прослеживаются мощные поколения. Например, с 1974 г. в уловах доминирует поколение 1968 г., которое прослеживается до 1980 г. В 1978 г. в промысел вступают сразу три высокочисленных поколения (1971–1973 гг. рождения), доля которых в уловах значительна вплоть до 1981 г.

Характеристики линейного и весового роста плотвы весьма высоки, причем моллюсковидная плотва из Рыбинского водохранилища по рассматриваемым показателям превосходит особей из многих других водоемов (Касьянов, Изюмов, 1997). Прежде всего, это объясняется обильной кормовой базой, оптимальными условиями обитания в центральной части водоема среди остатков затопленных лесов при наличии массы убежищ, а также практически полным отсутствием хищников и конкурентов в питании. Однако с разрушением этих стаций и

уменьшением биомассы дрейссены постепенно будут снижаться и высокие показатели роста плотвы, а с ухудшением условий размножения – и ее численность.

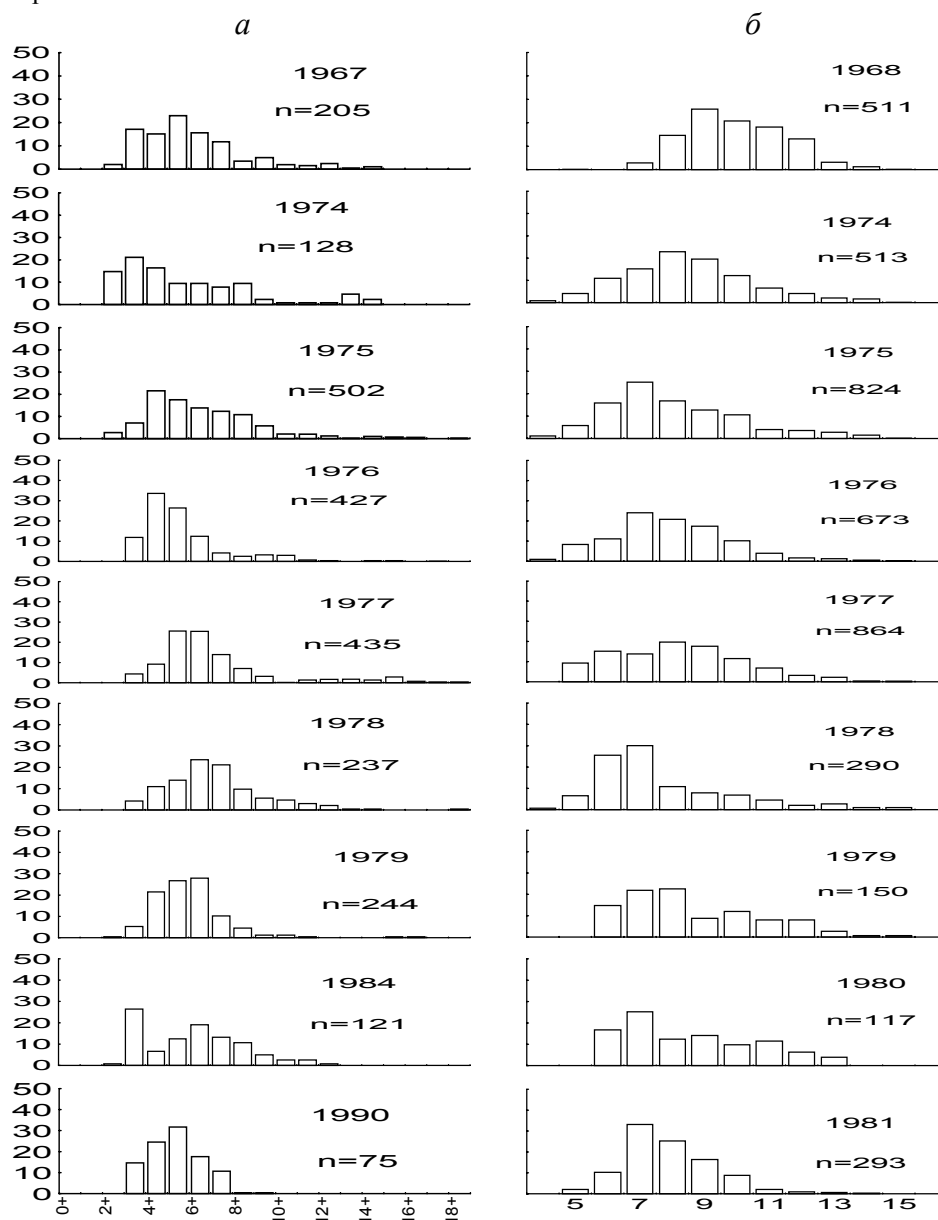


Рис. 5.4. Возрастная структура уловов судака (а) и плотвы (б) в Рыбинском водохранилище.
По оси ординат: доля в уловах, %. По оси абсцисс: возраст, годы. n – количество исследованных рыб, экз.

Таким образом, возрастная структура популяций рыб в формирующихся экосистемах, которыми являются водохранилища, заметно меняется по мере стабилизации ихтиоценозов. Для первых этапов формирования ихтиофауны характерен небольшой набор возрастных групп, снижение значений среднего возраста, нарушение соотношения полов в популяциях (Стрельников и др., 1984). На этом же этапе появляются и наиболее мощные поколения доминирующих видов, оказывающие впоследствии огромное влияние на структуру их популяций (Лапицкий, 1970; Надилов, 1996; Остроумов, 1959). Значительные изменения в возрастной структуре вызваны разницей в численности отдельных поколений, а также изменениями в величине и характере соотношения пополнения и остатка (Никольский, 1974).

В среднесезонном аспекте (рис. 5.5 а) при анализе возрастной структуры леща из промысловых и траловых уловов заметно, что траловые уловы, охватывая весь спектр возрастных групп популяции, в большей степени отражают процесс пополнения популяции молодыми особями, а промысловые уловы дают возможность оценить численность особей средних и старших возрастных групп. В целом же, анализ среднесезонных данных свидетельствует о принципиальной достаточности пополнения, несмотря на значительные колебания численности отдельных поколений леща.

Оценка возрастной структуры синца (см. рис. 5.5 б) из траловых и промысловых уловов говорит о значительном преобладании молодых особей над особями среднего и старшего возраста. Это подтверждает ранее

сделанные выводы о том, что популяция синца в Рыбинском водохранилище находится в оптимальном состоянии, а вылов данного вида может быть увеличен (Стрельников и др., 1983).

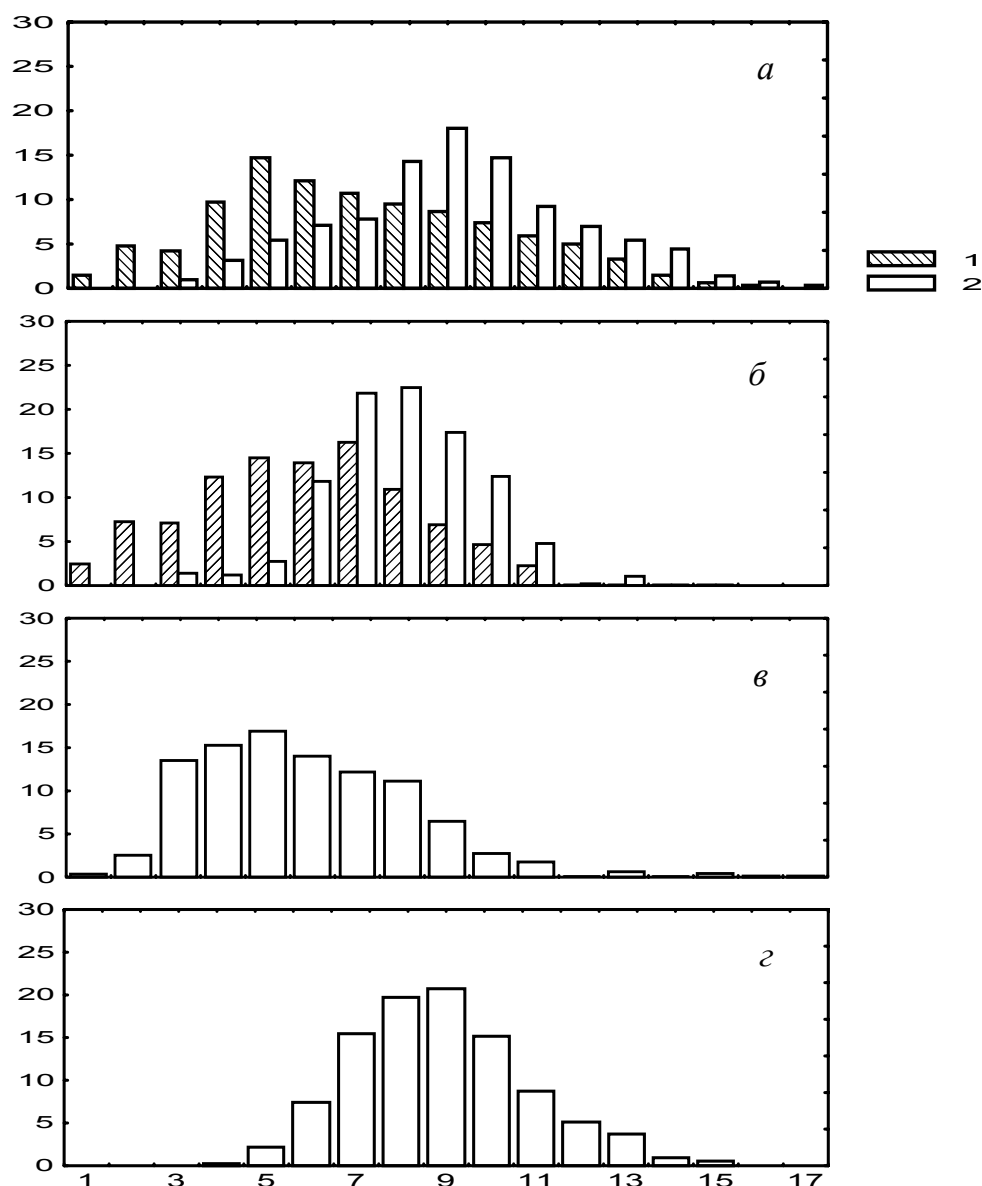


Рис. 5.5. Среднеголетняя возрастная структура экспериментальных траловых (1) и промысловых сетных (2) уловов основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища:

а – лещ, *б* – синец, *в* – судак, *г* – плотва. По оси ординат: доля в уловах, %. По оси абсцисс: возраст, годы.

Анализ среднеголетних характеристик возрастной структуры моллюскоядной плотвы и судака из промысловых уловов (см. рис. 5.5 *в*, *г*) свидетельствует об относительной стабильности уловов плотвы средних и старших возрастных групп. Уловы судака преимущественно представлены особями от 5 до 8 лет. В то же время, вылову подвержено и значительное число молодых особей от 2 до 4 лет, а численность особей старше 12 лет минимальна, что свидетельствует о значительном влиянии промысла на популяцию судака. Таким образом, многолетняя динамика возрастной структуры популяций основных промысловых видов рыб обладает весьма высокой информативностью, благодаря чему можно судить о состоянии популяций этих видов в водоеме.

Анализ возрастной структуры популяций леща, синца, судака и плотвы Рыбинского водохранилища со всей очевидностью показывает, что, судя по уровню пополнения этих видов, процесс воспроизводства рыбных запасов, несмотря на изменения уровня и температурного режимов, близок к норме, хотя в некоторые годы наблюдается и снижение уровня пополнения, например у судака. Однако появление мощных поколений в последующий период обычно компенсирует недостаток пополнения. В большей мере на уровень неселективной смертности, по всей видимости, влияют загрязнение водоема и плохо контролируемый промысел, о чем свидетельствует и анализ изменений в возрастной структуре у популяций рыб. Снижение уровня воспроизводства

судака в период с 1992 по 1995 гг. и резкая убыль старших возрастных групп леща и синца в период с 1987 по 1991 гг. могут быть связаны именно с этими факторами.

2. Современное состояние промышленного рыболовства в Рыбинском водохранилище

Характерной особенностью промысла на Рыбинском водохранилище является его преимущественная направленность на отлов крупного частика, удельный вес которого в общих уловах колеблется от 50 до 60%. Важно и то обстоятельство, что значительная часть крупного частика (20–26%) представлена хищными рыбами – щукой, судаком и налимом. Бентофаги – лещ, густера и плотва – также представлены в уловах сравнительно крупными особями. Среднегодовое количество леща составляет 600–800, плотвы – 250–350, густеры – 300–400 т. В последние два десятилетия значительно увеличился и вылов планктофагов, в основном за счет синца, максимальный улов которого в 1988 г. составил 738 т. Необходимо подчеркнуть, что благодаря преимущественному использованию на водоеме крупноячеистых сетей, навески рыб, относящихся к мелкому частику (синец, чехонь, плотва), не опускаются ниже 200–300 г. Таким образом, рыба, вылавливаемая в водохранилище, отличается высокими товарными качествами, что позволяет использовать ее для изготовления широкого ассортимента рыбной продукции.

Анализ многолетних данных свидетельствует о том, что в период с 1945 по 1997 гг. уловы рыбы в водоеме значительно колебались. После первого периода формирования промыслового запаса, который длился с момента заполнения водохранилища до 1954 г., начался период интенсивного освоения запасов, и с 1954 по 1966 гг. отмечался наиболее высокий уровень добычи рыбы – от 3.2 до 4.3 тыс. тонн в год. С 1966 по 1980 гг. произошло снижение общего вылова и его относительная стабилизация на более низком уровне 2.5–2.8 тыс. т. Дальнейший период (с 1980 по 1988 гг.) характеризуется некоторым подъемом уловов, а затем снижением их в последнее десятилетие.

Таким образом, из анализа динамики уловов в Рыбинском водохранилище следует, что в формировании запасов рыб наблюдается три периода: начальный период формирования запасов, период наибольших уловов и максимальной численности популяций, а также период относительной стабилизации запасов на более низком уровне.

Распределение уловов по регионам, на территории которых находится Рыбинское водохранилище, выглядит следующим образом: от 60, а в некоторые годы до 70% уловов приходится на акваторию, расположенную в пределах Ярославской области; 20–25% рыбы вылавливается в пределах Вологодской области (Шекснинский плес); 5–10% составляют уловы в Моложском расширении, расположенном в Тверской области. В последние годы наблюдается тенденция к некоторому увеличению вылова на акватории, принадлежащей Ярославской области и сокращение вылова в пределах двух других областей.

В соответствии с динамикой общего вылова изменялись и показатели промысловой рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища. Так, в период с 1945–1955 гг. она колебалась от 2.1 до 9.4 кг/га, составляя в среднем 4.6 кг/га. В последующее десятилетие рыбопродуктивность повысилась, варьируя от 7.3 до 10.3 кг/га (в среднем 8.5 кг/га), а в 1966–1975 гг. несколько снизилась – до уровня 4.8–6.9 кг/га (при среднем значении 5.9 кг/га). В дальнейшем существенных изменений не наблюдалось. Так, в период с 1976 по 1984 гг. промысловая рыбопродуктивность колебалась от 4.6 до 6.5 кг/га (в среднем 5.5 кг/га), а в 1985–1991 гг. – от 4.7 до 7.0 кг/га (при среднем уровне 6.4 кг/га). Снижение промысловой рыбопродуктивности в последние годы до 3.0 кг/га обусловлено не ухудшением состояния запасов в водоеме, а разрушением системы учета и контроля за промыслом рыбы.

Особый интерес представляет многолетний анализ процентного соотношения основных промысловых видов рыб в уловах. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что, несмотря на значительные колебания уловов, процентное соотношение видов в уловах довольно стабильно. Исключение составляет первый период формирования запасов (1945–1955 гг.), когда доля отдельных видов в общем улове заметно колебалась. Наиболее стабильна в уловах доля леща, составляющая от 32 до 40% вылова. Доля судака колеблется от 6 до 13%, щуки – от 6 до 8%, однако в последние годы наблюдается ее снижение до 2.8–3.5%. Довольно стабильны уловы синца и плотвы, значение которых изменяется в пределах от 14 до 25%. Такая относительная стабильность соотношения основных видов в уловах свидетельствует о том, что, несмотря на значительное влияние таких факторов, как антропогенное загрязнение водоема и увеличение в последние годы промыслового усилия, в рыбном населении не происходит резких изменений, связанных с доминированием отдельных видов. Это позволяет надеяться, что при условии принятия определенных мер, запасы рыб могут быть стабилизированы на более высоком уровне.

Динамика промыслового усилия в пределах акватории водохранилища, относящейся к Ярославской области (табл. 5.2), свидетельствует о том, что с 1953 по 1986 гг. имело место постепенное снижение числа рыбаков, участвующих в промысле, упало и количество используемых неводов. Однако число сетей оставалось довольно стабильным (в пределах 11–14 тыс.). Необходимо отметить, что в 70–80-е годы уловы рыбы колебались незначительно – в пределах 2.4–3.2 тыс. тонн в год, т.е. в большей степени зависели от динамики численности популяций рыб и в меньшей – от изменений промыслового усилия.

Таблица 5.2

Динамика промыслового усилия в пределах Ярославской области

Показатели	Г о д ы			
	1953–1963	1964–1974	1975–1985	1986–1996
Число рыбаков	863–555	611–320	316–263	252–360
Невода, шт.	39–9	8–3	5–2	5–7

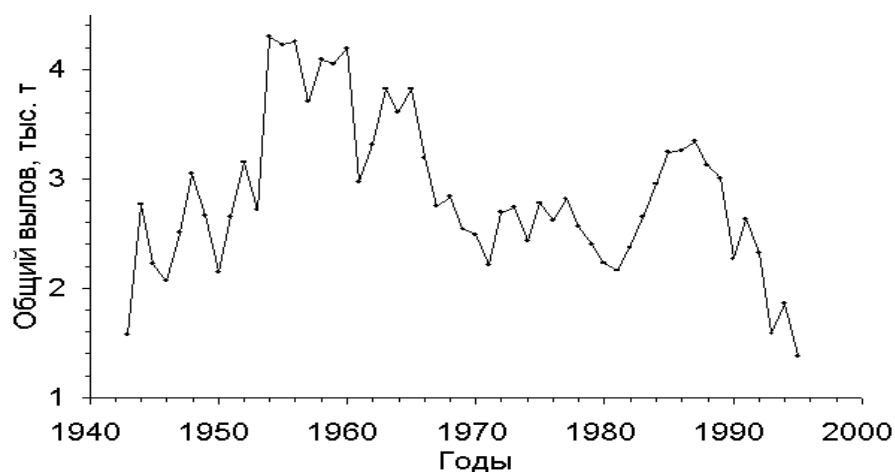


Рис. 5.6. Динамика общего промыслового вылова рыбы в Рыбинском водохранилище

В последние годы наблюдается увеличение числа рыбаков (с 252 в 1986 г. до 360 в 1996 г.), возросло также число неводов, более чем в два раза выросло количество используемых на лову сетей. На этом фоне весьма странно выглядит статистика вылова рыбы, свидетельствующая о сокращении общего вылова в два раза (рис. 5.6).

2.1. Динамика размерно-возрастной структуры промысловых уловов

Одним из важных факторов, позволяющих оценить устойчивость сообщества рыб, является динамика размерно-возрастной структуры промысловых уловов.

Лещ. В 60-е годы (рис. 5.7 а) значительную долю в уловах составляли особи младшевозрастных групп с длиной тела от 19 до 30 см и весом от 200 до 600 г. В следующем десятилетии наблюдается увеличение среднего размера и веса вылавливаемых рыб. Эта тенденция заметна и в 80-х годах, когда значительно снизилась доля молодых особей, и возросло количество вылавливаемого леща с размерами 35–49 см и весом от 800 до 2000 г. В 90-е годы наблюдается повышение селективности сетного лова и значительное увеличение нагрузки на особей средних возрастных групп. Одновременно происходит уменьшением доли в уловах особей как младших, так и старших возрастов.

Синец. Аналогичная тенденция видна при анализе изменений размерно-весового состава синца из промысловых сетных уловов в период 1970–1990 гг. (см. рис. 5.7 б). Наиболее равномерно популяция синца облавливалась в 70-х и 80-х годах. В 90-е годы, так же как в случае леща, обращает на себя внимание тенденция к смещению промысловой нагрузки на особей среднего размера и веса, а также значительное уменьшение в уловах доли особей младших и старших возрастных групп.

Судак. Наиболее оптимальной промысловая нагрузка на популяцию судака была в 70-е и 80-е годы, когда сравнительно равномерно облавливались размерные группы от 30 до 80 см. В 90-х годах промысловая нагрузка сместилась на рыб более крупного размера. Если в предыдущие два десятилетия модальная группа в уловах была представлена особями длиной 45–55 см, то в настоящее время промысловое усилие переместилось на рыб размером 55–70 см и весом от 3 до 4 кг (см. рис. 5.7 в).

Возникновение новых коммерческих отношений и желание ловить в основном крупную рыбу привело к фактическому отказу рыбаков ставить сети с ячейей менее 50 см. С одной стороны, это вызвало увеличение промысловой нагрузки на особей средних и старших возрастных групп всех популяций рыб, а с другой стороны – существенный недолов синца, популяция которого находится в благополучном состоянии, а также чехони, густеры, плотвы, окуня и некоторых других видов рыб.

В целом, увеличение промысловой нагрузки одновременно с возрастанием селективности лова может в довольно короткие сроки сделать промысел малорентабельным и привести к изменениям в возрастной структуре популяций, в частности к снижению значения фактического предельного возраста рыб и соответственно средних навесок в промысловых уловах. Преобладание в Рыбинском водохранилище сетного лова над ловом рыбы

менее селективными орудиями лова, такими как закидные невода и ловушки различных типов, требует особого, более жесткого контроля со стороны правоохранительных органов.

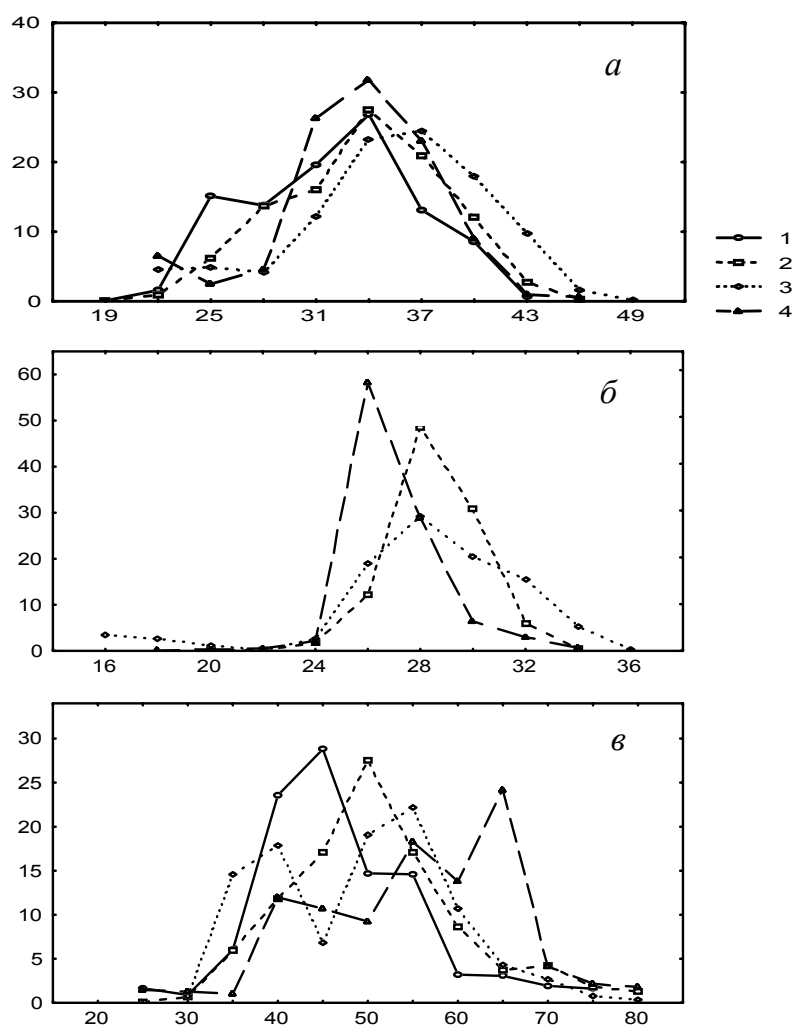


Рис. 5.7. Динамика размерного состава леща (а), синца (б) и судака (в) в сетных промысловых уловах:
1 – 60-е, 2 – 70-е, 3 – 80-е, 4 – 90-е годы. По оси ординат: доля в улове, %. По оси абсцисс: длина тела, см.

Таким образом, многолетний анализ изменений, произошедших в размерно-весовой структуре облавливаемых промыслом популяций рыб, выявил наличие тенденции к снижению размеров и навесок особей синца и леща в последние годы и, напротив, к увеличению размеров и навесок судака, что связано как с увеличением промысловой нагрузки на популяции этих видов рыб, так и с нарастанием селективности сетного лова.

2.2. Динамика численности поколений популяций промысловых рыб

Наиболее показательна при оценке состояния популяции рыб информация о динамике численности поколений (рис. 5.8). Анализ этих данных показывает, что наиболее мощные поколения у всех представленных видов характерны для середины 50-х, начала 60-х, середины 70-х и начала 80-х годов, причем последние прослеживаемые на графике высокочисленные поколения у плотвы и у судака появились в 1984 г., у синца в 1981 г., у леща в 1983 г. В последующие годы (до 1988 г.) для всех видов характерно снижение численности поколений и уловов.

Анализ динамики численности поколений леща показывает, что численность леща в водоеме испытывает значительные колебания (см. рис. 5.8 а) В период с 1948 по 1987 гг. отмечено 15 высоких по численности поколений, среди которых наиболее многочисленными были поколения 1971 и 1972 гг. рождения, а также поколение 1981 г. Низких по численности поколений зафиксировано 9, их них самыми низкоурожайными были поколения 1958, 1962, 1976 и 1986 гг. Остальные поколения имели среднюю численность.

Таким образом, для популяции леща в Рыбинском водохранилище характерно преобладание сравнительно высоких и средних по численности поколений, а весьма малочисленные поколения появляются довольно редко, в среднем раз в 4 года. Наиболее многочисленные поколения образуются раз в 13 лет, что, видимо, связано с

особыми благоприятными условиями. Появление мощных поколений леща в 1971, 1972 и 1981 гг. совпало с необычайно теплыми сезонами года (весна и лето), что, вероятно, и обеспечило высокую степень выживания молоди.

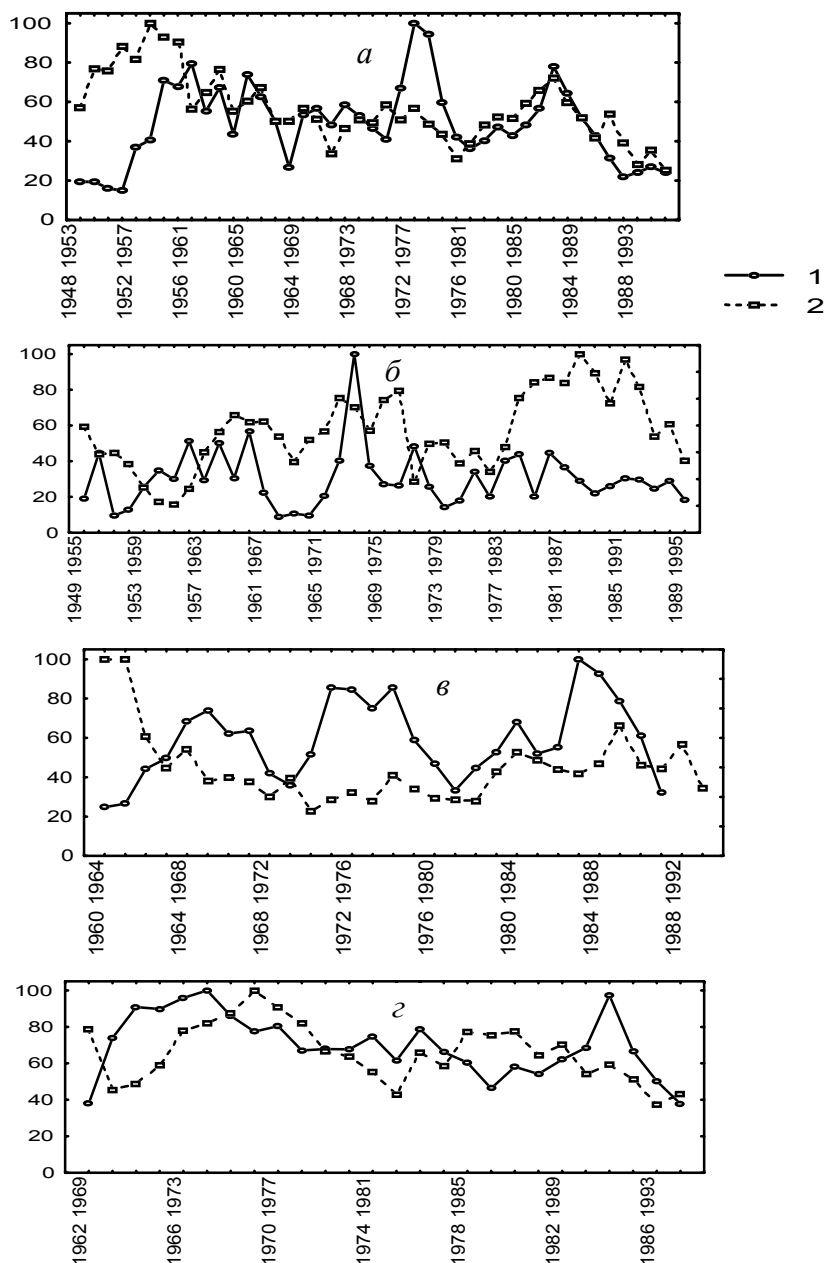


Рис. 5.8. Динамика численности поколений (1) и промысловых уловов (2) основных промысловых рыб в процентах от максимальных показателей: а – лещ, б – синец, в – судак, г – плотва. По оси ординат: проценты. По оси абсцисс: годы (внизу – годы рождения поколений, вверху – годы промыслового изъятия)

Сравнительно стабильный и высокий уровень воспроизводства популяции леща в Рыбинском водохранилище, а также высокая частота появления многочисленных поколений создают благоприятные условия для постоянного пополнения его промыслового запаса в водоеме, что и определяет главную роль этого вида в структуре промысловых уловов. Динамика вылова леща смещена по отношению к динамике численности поколений на 5 лет, в этом возрасте вступает в промысел от 6 до 20% промыслового запаса леща.

Наблюдается также некоторая инерционность промысла по отношению к особенно высоким по численности поколениям. Более того, несмотря на максимально высокую численность поколений 1971–1973 гг., уловы леща в 1979–1981 гг. даже несколько снизились по сравнению с 1975–1978 гг. Однако в последующие годы (1982–1987), несмотря на снижение численности поколений, уловы снова повысились.

Анализ возрастной структуры уловов леща в период с 1980 по 1993 гг. показал, что высокие уловы в эти годы базировались на вылове старшевозрастных групп урожайных поколений 1971–1973 гг. Так, в 1980 г. доля

особей леща в возрасте от 8 до 15 лет была равна 91.1%, а особей 14-15 лет – 19.5%. В 1983 и 1984 гг. доля особей в возрасте от 10–11 лет составила 40.1–45.2%, а доля 14–15-летних – 8.8–11.8%. При максимальном вылове в 1986 и 1987 гг. доля в улове возрастных групп 10–11 лет была равна 20.3–20.9%, 12–13-летних особей – 24.5–29.4 и 14–15-летних – 16.9–17.1%. В 1989 г. количество лещей старшего возраста в уловах существенно снизилось, доля возрастной группы 12–13 лет составила 8.7%, а 14–15-летних рыб – всего 3.4%. В период 1989–1993 гг. доля 14–15-летних особей продолжила оставаться весьма низкой.

Таким образом, направленность добычи леща в Рыбинском водохранилище на вылов старшевозрастных групп позволила в должной степени освоить мощные поколения 1971–1973 гг. рождения. Тем не менее, благодаря инерционности промысла и его ориентации на старшевозрастные группы, в популяции леща вполне достаточно производителей среднего возраста. Возможно, именно это и определяет сравнительную стабильность появления высоких и средних по численности поколений леща в водоеме.

Колебания численности синца в водохранилище также весьма существенны (см. рис. 5.8 б) и обусловлены многими причинами, прежде всего, условиями воспроизводства и выживания молоди. С 1949 по 1989 гг. отмечено 16 высокочисленных поколений (наиболее многочисленно поколение 1967 г. рождения) и 11 малочисленных поколений (наиболее малочисленны поколения 1951, 1962, 1964 и 1982 гг.). Остальные поколения были средними по численности. Таким образом, один раз в 2–3 года в водоеме появляется многочисленное поколение синца, что и определяет относительную стабильность его уловов в водохранилище. Динамика уловов синца смещена по отношению к динамике численности поколений на 6 лет, в этом возрасте в промысел вступает от 6 до 25% промыслового стада. Характерно, что высокая численность поколений 1956, 1958 и 1960 гг. обусловила увеличение уловов синца в 1963–1967 гг., тогда как низкая численность в последующие годы сказалась на уловах в 1968–1970 гг. Появление в промысле очень мощного поколения 1967 г. рождения позволило вести промысел синца на высоком уровне на протяжении 1973–1976 гг.

Необходимо также отметить некоторую инерционность промысла по отношению к появлению мощного поколения 1967 г. и последующих поколений 1971, 1975, 1976, 1978, 1980 гг., поскольку уловы синца в 1971–1976 гг. заметно снизились, несмотря на их высокую численность. Дальнейшее резкое повышение уловов с 1978 по 1986 гг. происходило на фоне средних и даже низких по численности поколений. Этот феномен можно объяснить, с одной стороны, инерционностью промысла, а с другой – его ориентацией на вылов леща и судака, а также применением на водоеме сетей с ячеей более 50 мм, которые в массе облавливают только старшевозрастные группы синца. В период с 1979 по 1988 гг. доля старшевозрастных групп синца (от 8 до 14 лет) в промысловых уловах составила от 73.0 до 92.4%, причем очень высокой (от 2.4 до 17.2%) была доля особей, достигших 12–14 лет. Только в 1989 г. произошло снижение доли старшевозрастных групп (8–14 лет) до 42.0%, особи 10–11 лет составили 10.9%, а 12–14-летних рыб в уловах практически не было. В период 1990–1993 гг. доля старшевозрастных групп продолжается снижаться. Таким образом, можно сказать, что высокие уловы, достигнутые в период с 1978 по 1986 гг., базировались на накопленном остатке старшевозрастных особей поколений 1967, 1971, 1975, 1976 и 1980 гг.

Судя по возрастной структуре, установленной при анализе экспериментальных траловых уловов, численность синца воспроизводства 1989, 1991, 1992, 1994 и 1995 гг. была довольно высокой, причем особи в возрасте от 2 до 5 лет составили в уловах от 45 до 50%. Это позволяет предположить, что поколения данных лет были сравнительно урожайными. Следовательно, после некоторого снижения уловов синца в 1993 и 1994 гг., в последующие годы можно ожидать их нового повышения. В целом, популяция синца в Рыбинском водохранилище находится в относительно стабильном состоянии, однако некоторое снижение доли старшевозрастных групп в уловах, наблюдаемое в последние годы, а также перемещение промысловой нагрузки на более молодых особей свидетельствуют о некоторой интенсификации промысла.

Анализ численности поколений судака Рыбинского водохранилища за период с 1962 по 1986 гг. показал (см. рис. 5.8 в), что за это время 8 поколений имели высокую численность, 9 – среднюю и 8 – низкую. Таким образом, в среднем один раз в три года появляется высокоурожайное поколение судака. Учитывая, что стадо судака в водохранилище многоструктурно, встречаются особи в возрасте до 19 лет, а в уловах обычно широко представлены особи смежных поколений, можно характеризовать состояние популяции судака в этот период как устойчивое по численности и способное в течение длительного времени обеспечивать стабильные и высокие уловы.

Колебания уловов судака смещены по отношению к динамике численности поколений на 4 года. К этому возрасту в промысел вступает от 30 до 40% популяции. Следует отметить, что кривая уловов, как правило, отражает колебания численности поколений судака, хотя и не всегда строго соответствует им. На наш взгляд, возможны две причины такого несоответствия: во-первых, специфика добычи судака и, во-вторых, значительное и многолетнее несоответствие фактического улова и статистики вылова.

В целом, запасы судака находятся в довольно напряженном состоянии, что связано как с низким уровнем его воспроизводства в последние годы (Стрельников, 1996), так и с высокой промысловой нагрузкой. Однако в 1998 г. отмечено появление нового довольно мощного поколения судака – численность его молоди в уловах стандартного малькового трала составила 25% от количества молоди других видов, в то время как в период с 1992 по 1996 гг. доля судака в общих уловах молоди рыб колебалась от 5.9 до 1.7%. Поэтому вполне вероятно, что через 3–4 года уловы судака в Рыбинском водохранилище могут увеличиться.

Анализ динамики поколений плотвы за период с 1961 по 1987 гг. свидетельствует о том, что ее численность не подвержена значительным флуктуациям (см. рис. 5.8 з). На протяжении рассматриваемого периода чаще всего наблюдались многочисленные поколения плотвы, в период с 1963 по 1973 гг. преобладали высокие, а с 1973 по 1982 гг. – средние по урожайности. С 1983 г. численность плотвы вновь увеличивается, а затем несколько снижается в последующие годы.

Колебания промысловых уловов плотвы смещены по отношению к динамике численности поколений на 7 см. лет, так как именно в этом возрасте значительная часть популяции (от 10 до 30%) вступает в промысел. Характерно, что высокая численность поколений плотвы 1962–1966 гг. обусловила увеличение вылова в 1969–1973 гг., тогда как более низкая их численность в период 1970–1974 гг. определила и более низкие уловы в период 1977–1981 гг. В последние годы, несмотря на высокую численность поколения плотвы 1984 г. рождения, наблюдается некоторое снижение ее вылова, что, вероятно, связано с возникшей экономической неопределенностью в рыбной промышленности и общим снижением промысловых уловов.

Таким образом, анализ динамики численности поколений основных промысловых видов рыб свидетельствует о том, что воспроизводство популяций в целом носит стабильный характер. Практически для всех видов характерна высокая воспроизводительная способность, причем низко- и высокочисленные поколения появляются весьма редко, а преобладают средние по численности.

По сведениям Ярыбпрома за период с 1975 по 1981 гг. среднегодовой вылов на одну сеть составлял 135 кг, на один невод – 2860 кг, на один трал – 3430 кг. Можно предположить, что в связи с некоторым снижением запасов рыб в результате загрязнения водоема годовой улов на одну сеть снизился до 100 кг, на невод – до 2000 кг и на трал – до 3000 кг. В настоящий период по официальной статистике на водоеме используется 36200 сетей, 14 неводов и 2 тральщика. Если допустить, что из указанного количества сетей 6200 находятся в резерве или в ремонте, то оставшиеся 30000 сетей ежегодно вылавливают в водоеме 3 тыс. т рыбы, 28 т вылавливается неводами и 60 т двумя тральщиками. По официальной статистике, в последние годы уловы рыбы в Рыбинском водохранилище колеблются от 1.0 до 1.3 тыс. т. Таким образом, элементарные расчеты показывают, что уловы в водоеме находятся на сравнительно высоком уровне и практически не отличаются от уловов периода 1984–1986 гг. С учетом случаев превышения лимитов лицензионного лова, а также значительно возросшего браконьерского, они могут быть даже несколько выше.

2.3. Состояние запасов промысловых видов рыб

Многолетний анализ динамики пополнения, промыслового запаса и остатка популяции леща и синца из траловых и промысловых уловов, а также судака и плотвы только из промысловых уловов (рис. 5.9) дает весьма представительную картину колебаний этих относительных величин. Судя по траловым уловам, пополнение в популяции леща практически во все годы не снижается ниже 20%, хотя, в зависимости от численности поколений, испытывает значительные колебания (см. рис. 5.9 а). Уровень остатка не превышает 15%, причем в последние годы заметна тенденция к некоторому его снижению. Промзапас, так же как и пополнение, колеблется в широких пределах – от 25 до 75%. Судя по промысловым уловам, в последние годы происходит увеличение использования промзапаса и снижение доли в промысле пополнения и остатка. Корреляция динамики пополнения и промзапаса леща отрицательна и высока. Коэффициент корреляции (r) по траловым уловам составляет -0.97 ± 0.4 , а по промысловым уловам -0.70 ± 0.02 . Это свидетельствует о том, что запасы данного вида используются с высокой степенью интенсивности, и уровень неселективной смертности пополнения играет весьма значительную роль в снижении или увеличении объема промзапаса.

Совершенно иная картина наблюдается при анализе соотношении пополнения, промзапаса и остатка в популяции синца. Достаточно показательна информация, полученная при анализе траловых уловов (см. рис. 5.9 в), из которой видна значительная доля пополнения, которая до 1975 г. превышает уровень промзапаса. В последние годы прослеживается тенденция к некоторому снижению доли пополнения и повышению доли промзапаса и остатка.

Исходя из данных промысловых уловов (см. рис. 5.9 з) пополнение и даже остаток популяции синца промыслом используются не в полной мере. Увеличения доли пополнения в период с 1979 по 1981 гг. объясняется появлением в водоеме весьма мощных поколений 1976 и 1977 гг. рождения, а также кратковременной попыткой промышленности вести прицельный отлов скоплений синца с помощью пелагических тралов. Однако ввиду значительного прилова молоди, этот способ облова скоплений синца вскоре был запрещен.

Корреляционный анализ показал, что у синца из траловых уловов наблюдается высокий уровень связи ($r = -0.99 \pm 0.07$) между пополнением и промзапасом. Для промысловых уловов, напротив, характерна весьма низкая корреляция между этими показателями ($r = -0.46 \pm 0.06$), что, по нашему мнению, свидетельствует о явном недоиспользовании промыслом значительных запасов синца в Рыбинском водохранилище.

Изменения соотношения пополнения, промзапаса и остатка в популяции судака на основании анализа промысловых уловов позволяют проследить этот процесс в динамике за период с 1967 по 1996 гг. Вполне очевидно, что промыслом изымается значительная часть пополнения, составляющая в некоторых случаях до 60% (см. рис. 5.9 е). Уровень пополнения значительно колеблется в различные годы, испытывая в последний период

тенденцию к снижению. Коэффициент корреляции между величинами пополнения и промзапаса высок ($r = -0.95 \pm 0.04$), что свидетельствует о значительной степени давления промысла на популяцию.

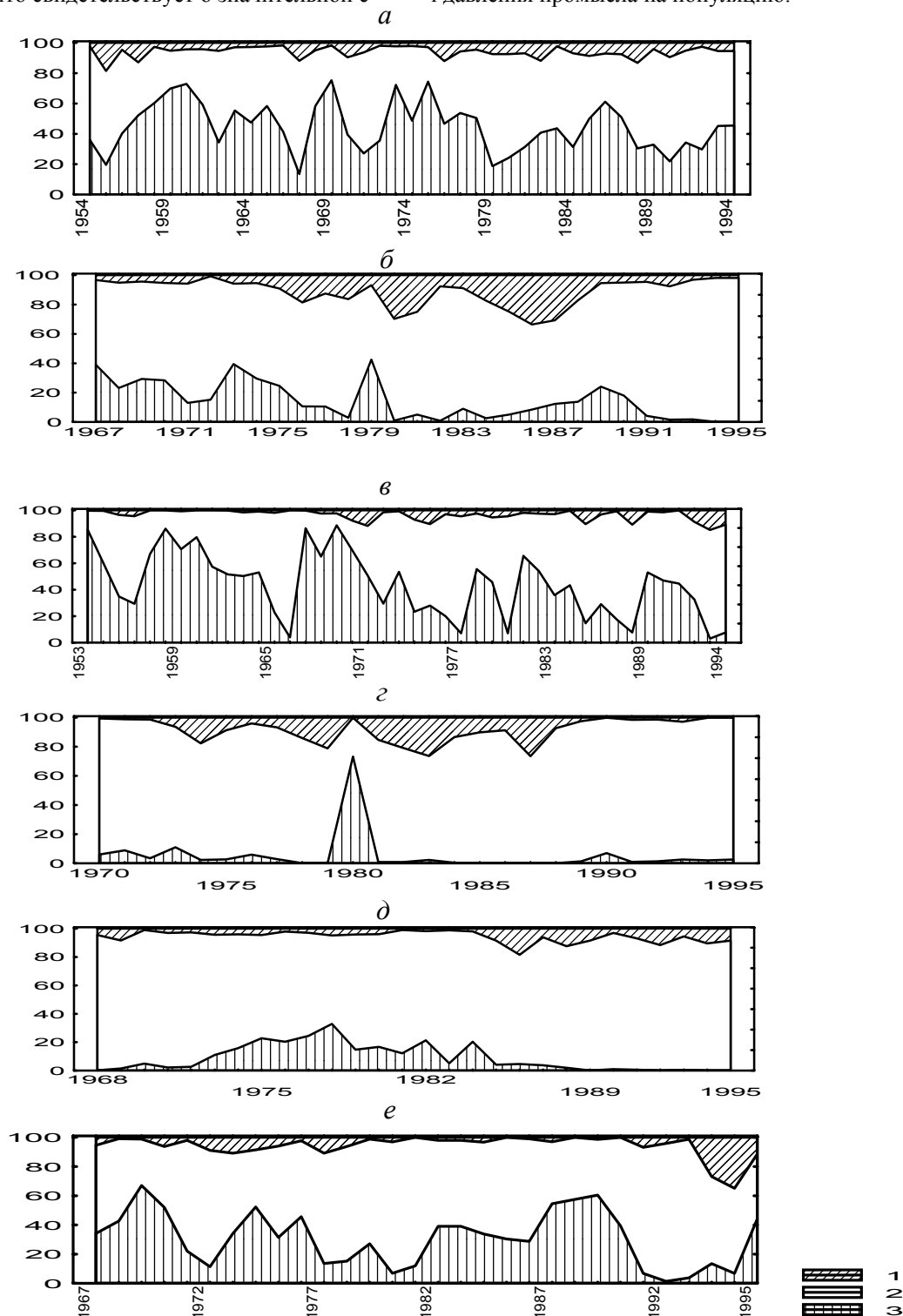


Рис. 5.9. Многолетняя динамика соотношения остатка (1), промзапаса (2) и пополнения (3) в уловах основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища: а – лещ (траловые уловы), б – лещ (промысловые сетные уловы), в – синец (траловые уловы), г – синец (промысловые сетные уловы), д – плотва (промысловые сетные уловы), е – судак (промысловые сетные уловы). По оси ординат: доля в уловах, %. По оси абсцисс: годы

В популяции плотвы, несмотря на некоторое ухудшение условий ее существования в последние годы, можно отметить относительную стабильность в соотношении пополнения, промзапаса и остатка. Однако в последние годы в уловах заметно снижается доля пополнения, а доля остатка растет, свидетельствуя о том, что в целом состояние популяции пока достаточно благополучно. Коэффициент корреляции между динамикой попол-

нения и промзапаса в популяции плотвы довольно велик ($r = -0.91 \pm 0.04$), причем промзапас существенно зависит от уровня пополнения.

3. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище

3.1. Видовое разнообразие и состав рыбных скоплений

В настоящее время в Рыбинском водохранилище и его притоках обитает 38 видов рыб (Современное состояние..., 1997). Во время осенних экспедиции 1998–2000 гг. в траловых уловах было отмечено 19 видов рыб (табл. 5.3 и 5.4). Ядро придонного комплекса образуют лещ, синец и судак. Эти виды постоянно присутствуют в уловах и могут составлять более 90% от общей ихтиомассы. Кроме них, обычными в уловах донного трала являются густера, плотва, крупная чехонь и налим. Следует отметить резкое снижение в последние годы численности ерша. Если в 70–80-е годы в придонных скоплениях рыб он занимал третье место по численности – до 20% (Экологические факторы..., 1993), то в 1998–2000 гг. в уловах донного трала ерш фактически отсутствует.

Таблица 5.3

Видовой состав, относительная численность (Ч), биомасса (Б) и встречаемость (В) отдельных видов рыб (%) в уловах донного трала в 1998–2000 гг.

Виды рыб	1998 г.			1999 г.			2000 г.		
	Ч	Б	В	Ч	Б	В	Ч	Б	В
1. Лещ	47.0	67.1	100.0	16.4	29.7	100.0	36.2	59.9	89.5
2. Синец	31.6	12.6	88.9	69.6	48.5	88.2	56.5	29.5	94.7
3. Судак	5.0	11.6	100.0	2.9	10.3	70.6	2.0	6.1	63.2
4. Густера	6.2	2.0	100.0	4.6	2.9	76.5	2.3	1.3	42.1
5. Плотва	5.8	3.0	100.0	1.6	1.2	35.3	0.2	0.2	10.5
6. Налим	1.3	1.5	77.8	0.2	0.5	23.5	0.2	0.1	10.5
7. Окунь	0.7	0.2	44.5	1.1	0.7	23.5	0.0	0.0	0.0
8. Щука	0.3	0.9	22.3	0.9	3.7	17.6	0.1	0.4	0.0
9. Белоглазка	1.4	0.5	22.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
10. Чехонь	0.7	0.6	22.3	2.1	1.7	58.8	2.1	1.4	36.8
11. Ерш	0.1	0.0	11.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
12. Сом	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	5.9	0.2	0.6	10.5
13. Берш	0.0	0.0	0.0	0.4	0.5	23.5	0.4	0.3	10.5
14. Язь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	5.9	0.0	0.0	0.0

В 1998–2000 гг. наблюдается некоторое снижение общей величины уловов донного трала – практически за счет всех видов рыб (рис. 5.10). Относительно постоянные размеры уловов отмечены только для леща. Снижение уловов крупноразмерных рыб происходит на фоне увеличения плотности пелагических скоплений, что свидетельствует не столько об ухудшении условий среды обитания, сколько о чрезмерной промысловой нагрузке. Воздействие последней, прежде всего, сказывается на промысловых запасах хищных рыб: судака, налима и щуки, а также на старшевозрастной части популяций леща, синца и плотвы.

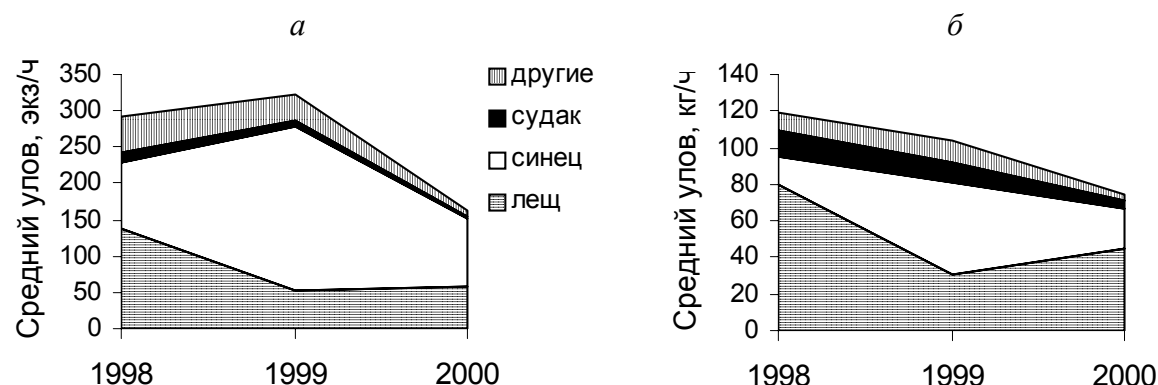


Рис. 5.10. Составы уловов донного трала по численности (а) и биомассе (б) рыб в период с 1998 по 2000 гг.

Наиболее значительные изменения за период исследований претерпел видовой состав уловов пелагического трала. Динамика численности различных видов сильно отличалась (табл. 5.4). Несмотря на существенное повышение общей плотности рыб в пелагиали, некоторые виды (судак, снеток, синец, уклейка) заметно снизили свою численность. В то же время, количество чехони и тюльки постоянно увеличивалось. К 2000 г. тюлька ста-

ла абсолютным доминантом по численности (83%). Плотва, лещ и окунь дали вспышку численности в аномально теплом 1999 г., когда наблюдалась массовая миграция их сеголетков из прибрежья в пелагиаль. Однако в результате резкой сработки уровня, к 2000 г. численность данных видов упала до отмеченной в 1998 г. (рис. 5.11).

Таблица 5.4

Видовой состав, средние уловы за 10 мин траления (Ч), относительная численность (Б) и встречаемость (В) отдельных видов рыб (%) в уловах пелагического трала в 1998–2000 гг.

Виды рыб	1998 г.			1999 г.			2000 г.		
	Ч	Б	В	Ч	Б	В	Ч	Б	В
1. Тюлька	1.1	0.5	28.6	31.1	12.1	66.7	312.9	82.9	94.7
2. Снеток	26.0	12.4	57.1	12.0	4.7	53.3	6.4	1.7	36.8
3. Синец	80.3	38.2	85.7	6.0	2.3	66.7	6.4	1.7	52.6
4. Чехонь	2.9	1.4	57.1	4.6	1.8	80.0	19.8	5.3	57.9
5. Ряпушка	0.0	0.0	0.0	0.4	0.1	13.3	2.1	0.6	42.1
6. Густера	1.1	0.5	42.9	0.1	0.0	6.7	0.1	0.0	10.5
7. Судак	52.0	24.7	71.4	33.0	12.9	80.0	4.3	1.1	80.0
8. Лещ	13.4	6.4	57.1	103.3	40.3	80.0	12.2	3.2	80.0
9. Плотва	5.1	2.4	42.9	42.5	16.5	66.7	6.5	1.7	66.7
10. Уклейка	21.4	10.2	57.1	3.4	1.3	46.7	3.7	1.0	46.7
11. Окунь	5.7	2.7	57.1	19.3	7.5	53.3	2.3	0.6	53.3
12. Ерш	0.0	0.0	0.0	0.9	0.3	26.7	0.6	0.2	21.1
13. Пелядь	0.9	0.4	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
14. Щука	0.3	0.1	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15. Налим	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	6.7	0.0	0.0	0.0

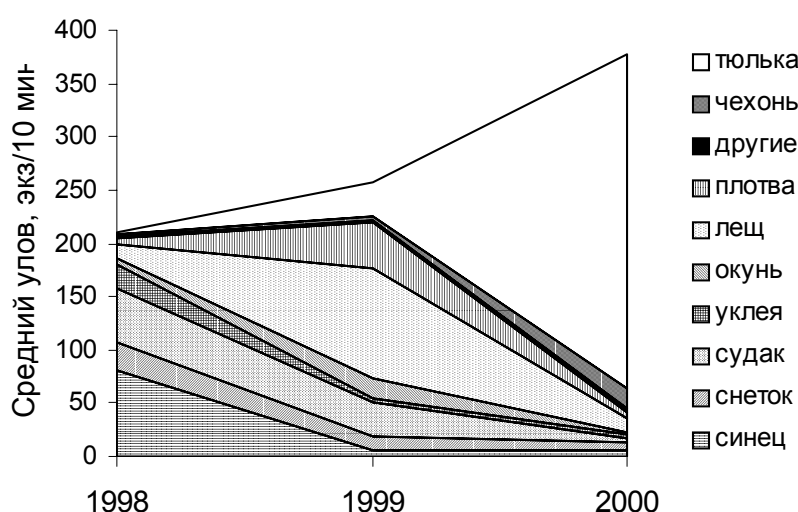


Рис. 5.11. Состав уловов пелагического трала в период 1998–2000 гг.
(другие – единично встречающаяся молодь густеры, ерша, пеляди, ряпушки, щуки, налима)

Анализ литературных материалов по траловым уловам в Рыбинском водохранилище показывает, что к началу наших исследований произошло общее снижение численности таких видов, как снеток, ряпушка, судак и окунь, которые на протяжении долгих лет доминировали среди рыбного населения пелагиали Рыбинского водохранилища (Современное состояние, 1997; Экологические факторы..., 1993). Вместе с тем, проникшая в водоем в 1994 г. тюлька стремительно увеличивает свою численность. Подобная картина наблюдалась ранее в Куйбышевском водохранилище (Козловский, 1980; Цыплаков, 1972; Шаронов, 1969). Там тюлька впервые была обнаружена в 1964 г., а к концу лета 1967 г. этот вид присутствовал в уловах уже на всей акватории водохранилища. Быстрое заселение водоемов тюлькой объясняется ее высокими репродуктивными возможностями и отсутствием в Волжском бассейне специализированных пелагических планктофагов.

Популяции снетка и ряпушки, которые проникли в Рыбинское водохранилище значительно раньше тюльки, были малочисленны, и поэтому данные виды не могли составить конкуренции каспийскому вселенцу. В Рыбинском водохранилище на протяжении многих лет доминирующим видом в пелагиали был снеток. В отдельные годы численность его достигала огромных размеров. Так, в 1972 г. средний улов снетка в начале лета составлял более 10 тыс. экз./10 мин. траления. Он был распространен по всей пелагиали над затопленными рус-

лами, образуя наиболее плотные скопления в зонах аккумуляции биомассы. Как и у многих короткоциклового видов, численность снетка была подвержена значительным флуктуациям. В отдельные наиболее теплые годы наблюдалась его массовая гибель, в результате чего численность популяции сокращалась в десятки раз (в 1973 г. – в 35 раз). При уменьшении размеров популяции ареал распространения снетка по акватории Рыбинского водохранилища заметно сужался. Основные его уловы в подобные периоды были связаны, в основном, с границей Шекснинского и Главного плеса, затопленным руслом р. Мологи и участком Главного плеса по руслу р. Шексны. Во второй половине 90-х годов также наблюдается существенное снижение численности снетка. Одной из причин тому также может быть ряд очень теплых лет. Как и ранее, при сокращении популяции ареал распространения снетка в водохранилище значительно сузился и представлял из себя локальные скопления невысокой плотности, приуроченные к указанным выше участкам.

Таким образом, к моменту проникновения тюльки в водоем (1994 г.) экологическая ниша мелкого короткоциклового пелагического планктофага оказалась свободной. В пользу отсутствия конкурентного замещения одного вида другим свидетельствует тот факт, что к моменту начала исследований в 1998 г., когда численность тюльки в водохранилище была еще ничтожно мала, размер популяции снетка был значительно ниже, чем в 70–80-е годы. На первоначальном этапе своего распространения, имея низкую численность, тюлька встречалась преимущественно в тех же местах аккумуляции биомассы, что и снеток. С ростом численности расширяется и ареал распространения тюльки в водоеме, и к августу 2000 г. ее скопления встречаются уже во всех плесах Рыбинского водохранилища, а наиболее плотные – приурочены к Главному плесу и нижней приплотинной зоне. Подобные скопления могут иметь размеры до нескольких километров, а их средняя плотность может превышать 2 экз./м³. Основу скоплений тюльки в конце лета представляют сеголетки, улов которых мальковым тралом может достигать 3000 экз. за 10 минут траления, что при средней массе сеголетков 2 г составляет около 6 кг.

Тюлька быстро осваивает акватории водохранилищ различного типа, что, прежде всего, обусловлено ее высокой воспроизводительной способностью, свойственной всем короткоцикловым видам, а также независимостью от нестабильного уровня режима – одного из основных факторов, лимитирующих воспроизводство рыб. В условиях водохранилищ Волжского каскада, например Куйбышевского, эффективность воспроизводства и численность ее поколений в наибольшей степени связана с температурным режимом и продолжительностью вегетационного периода (Козловский, 1987). Поскольку 1999 г. был исключительно теплым, а нагульный период – продолжительным, популяция тюльки резко увеличила свою численность, а вид стал доминирующим в пелагиали Рыбинского водохранилища.

3.2. Плотность и распределение рыбных скоплений

Сравнительный анализ результатов научных исследований, проведенных в последние годы, указывает на относительно стабильное состояние рыбного сообщества Рыбинского водохранилища (Экологические факторы..., 1993). Вариации характеристик популяций, регистрируемые в отдельные годы, определяются интенсивностью гидродинамических воздействий, уровнем режима и естественным чередованием урожайных и неурожайных поколений. Тем не менее, следует отметить снижение средней ихтиомассы по водохранилищу в 2000 г. почти на треть, что может быть следствием интенсивного вылова. Особенно значительное снижение количества рыбы наблюдается в Шекснинском плесе водохранилища, причем параллельно с этим происходит уменьшение средних размеров леща и синца, обитающих на данном участке, что также свидетельствует о повышении промысловой нагрузки на представителей старших возрастных групп.

При сравнении значений ихтиомассы на отдельных станциях во время съемок 1999 и 2000 гг. прослеживаются определенные различия (табл. 5.5), обусловленные годовыми колебаниями интенсивности гидродинамических воздействий (ветровые течения, волнение) и изменениями уровня режима водохранилища.

Таблица 5.5

Средняя ихтиомасса рыб на 9 станциях Рыбинского водохранилища в 1999 и 2000 гг.

Станция	Ихтиомасса, кг/га	
	1999 г.	2000 г.
Первомайка	441	624
Брейтово	626	1297
Горькая соль	505	652
Бабы горы	669	557
Торово	1163	124
Ягорба	998	791
Городок	1162	1235
Всехсвятское	424	283
Волково	310	76
Среднее	699	596

Ветровое воздействие приводит к возникновению в приповерхностных горизонтах активных гидродинамических процессов, в результате чего рыба уходит в более глубокие слои воды (Герасимов, Поддубный, 1999; Малинин, Литвинов, 1991). Подобная реакция была зафиксирована во время ихтиологической съемки 1998 г. (табл. 5.6). Длительное ветровое воздействие вызвало миграцию рыб с мелководных местообитаний на смежные биотопы с большими глубинами и, в первую очередь, на затопленные русла рек. Русловые скопления рыб отличаются большой временной и пространственной стабильностью, однако их качественный и количественный состав существенно изменяется во времени в результате периодических, вызванных неблагоприятными воздействиями, миграций рыб с пойменных местообитаний. Этим объясняется более высокое видовое разнообразие уловов 1998 г. на русловых участках и сравнительно высокая доля в них плотвы и неполовозрелого леща, основные места нагула которых находятся на пойменных участках. При гидроакустической съемке на таких участках поймы регистрируется крайне низкая численность рыб (рис. 5.12 а). В это же самое время на прирусловой пойме, защищенной от ветрового воздействия, где волнение при сходной силе ветра гораздо ниже, чем в открытой части водохранилища, рыба не покидает пойму, образуя сравнительно плотные скопления (см. рис. 5.12 б).

Таблица 5.6

Ихтиомасса (кг/га) на двух русловых биотопах до шторма (над чертой) и сразу после шторма (под чертой) в августе-сентябре 1998 г.

Станции	Размерные группы			Общая ихтиомасса
	мелкая	средняя	крупная	
Бабыи горы	<u>30.2</u>	<u>145.7</u>	<u>27.1</u>	<u>203.1</u>
	34.1	162.0	67.4	263.4
Горькая соль	<u>70.9</u>	<u>323.0</u>	<u>182.8</u>	<u>576.6</u>
	110.9	584.6	371.9	1067.5

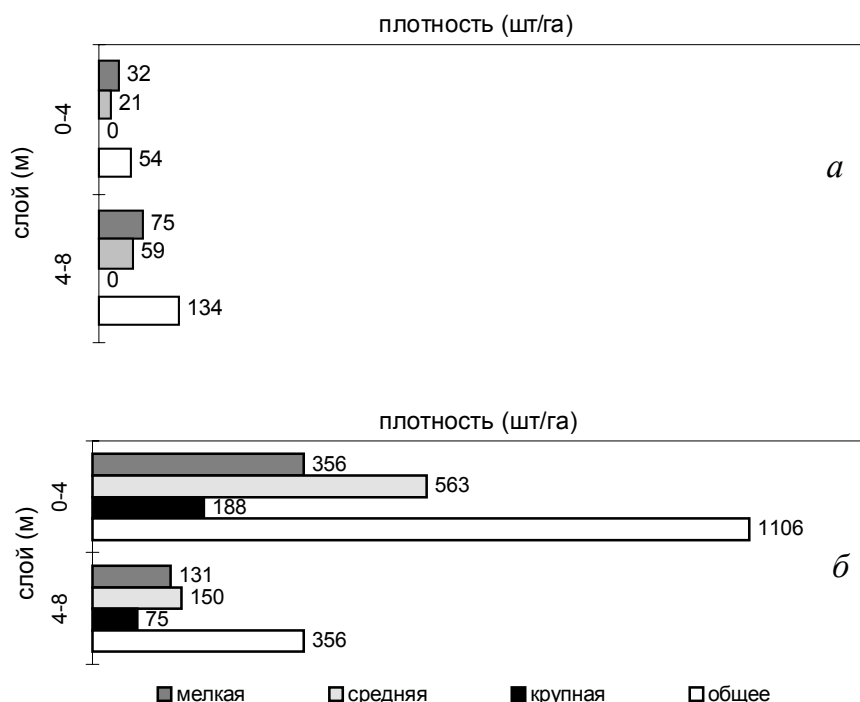


Рис. 5.12. Вертикальное распределение рыб разных размерных групп на пойменных местообитаниях открытого (а) и защищенного от ветра (б) участков водохранилища

На русловых местообитаниях при усилении ветра рыбы совершают вертикальные миграции, опускаясь в слои воды, недоступные для волнового воздействия, где образуют плотные скопления (рис. 5.13 б). На русловых участках, защищенных от ветрового воздействия (см. рис. 5.13 а), и по всей акватории водохранилища в

штилевую погоду, как это происходило в 1999 г., рыбы формируют наиболее плотные скопления на глубине 4–8 м (см. рис. 5.13 в). Следовательно, высокие значения ихтиомассы, зарегистрированные в 1998 г. на русловых станциях, являются следствием миграции рыб с пойменных местообитаний, подвергающихся сильному гидродинамическому воздействию.

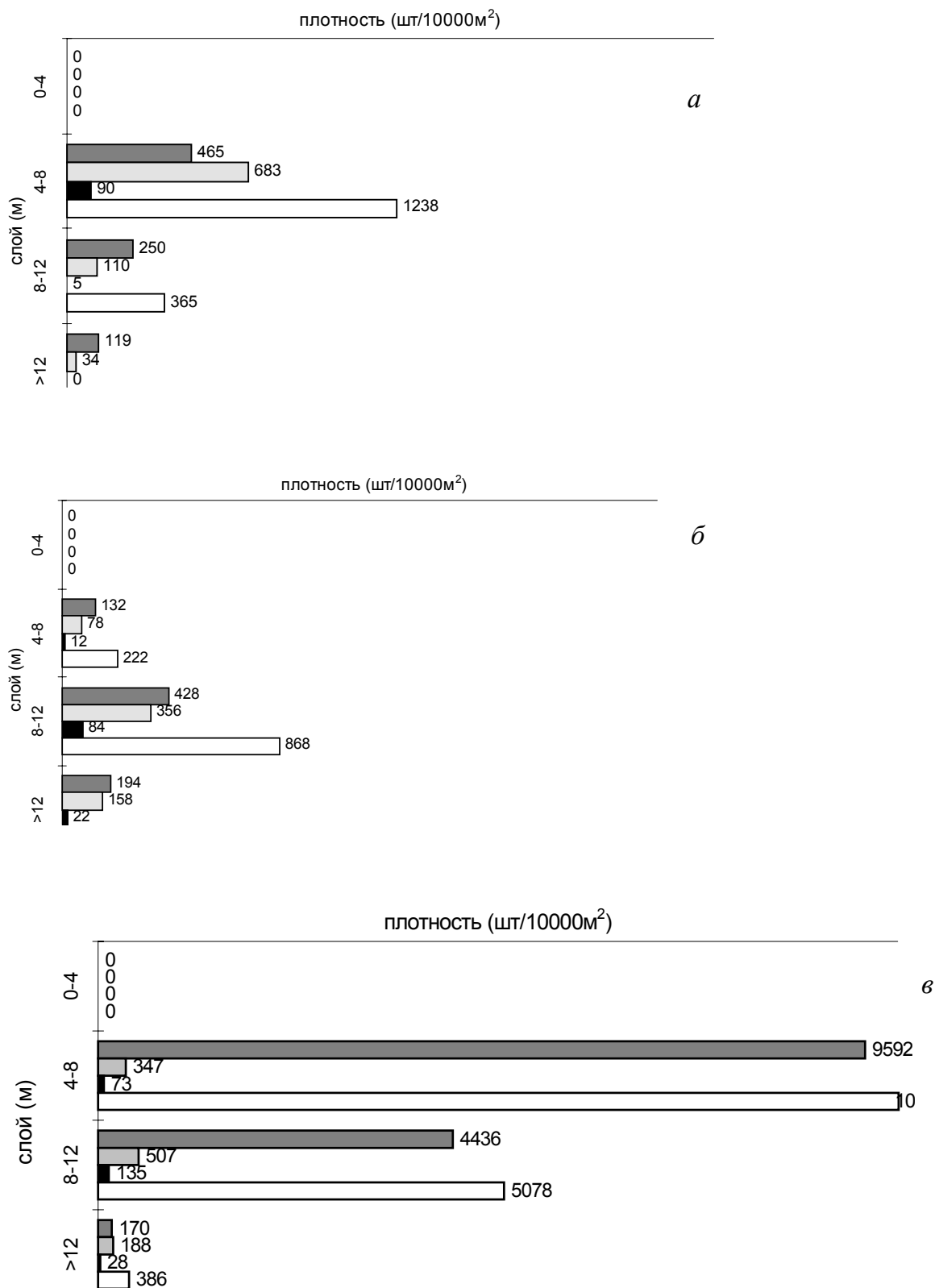


Рис. 5.13. Вертикальное распределение рыб:

а - русло на защищенном от ветра участке, *б* - в тот же день в открытой части, *в* - та же станция в открытой части, в штиль

Во время ихтиологической съемки 1999 г. общая ихтиомасса, а также ихтиомасса средней и крупной размерных групп на русловых местообитаниях была ниже (табл. 5.7), чем в 1998 г. Во время съемки скорость ветра не превышала 2–3 м/с. Распределение рыб по акватории было более равномерным (рис. 5.14), чем в 1998 г. Основное отличие заключалось в значительном увеличении ихтиомассы мелких рыб в 1999 г., обусловленном особенностями уровня режима водохранилища (см. табл. 5.7). Чрезмерное для конца летнего сезона снижение уровня вызвало массовый выход молоди карповых рыб с прибрежных местообитаний на участки с большими глубинами, где они образовали плотные скопления. Основу этих скоплений составляла молодь плотвы и леща (см. табл. 5.4), что не характерно для русловых пелагических биотопов Рыбинского водохранилища.

Таблица 5.7

Средняя плотность рыб (М, экз./100 м²) в дневное и ночное время

Местообитания	М	n	σ	S	C _v
Русло	<u>6.9</u>	<u>81</u>	<u>6.1</u>	<u>1.3</u>	<u>87.8</u>
	16.6	93	8.6	1.8	52.0
Карьер	<u>6.4</u>	<u>53</u>	<u>6.7</u>	<u>1.8</u>	<u>104.5</u>
	12.5	45	5.5	1.6	43.7
Глубоководная пой- ма	<u>4.7</u>	<u>300</u>	<u>4.9</u>	<u>0.6</u>	<u>104.3</u>
	15.8	269	6.9	0.8	43.6
Мелководная пойма	<u>0.4</u>	<u>324</u>	<u>1.3</u>	<u>0.1</u>	<u>303.5</u>
	3.1	341	4.6	0.5	149.6

Примечание. n – количество исследуемых участков, S_m – ошибка средней (экз./100 м²), σ – стандартное отклонение (экз./100 м²), C_v – коэффициент вариации плотности (%). Над чертой – дневное, под чертой – ночное время.

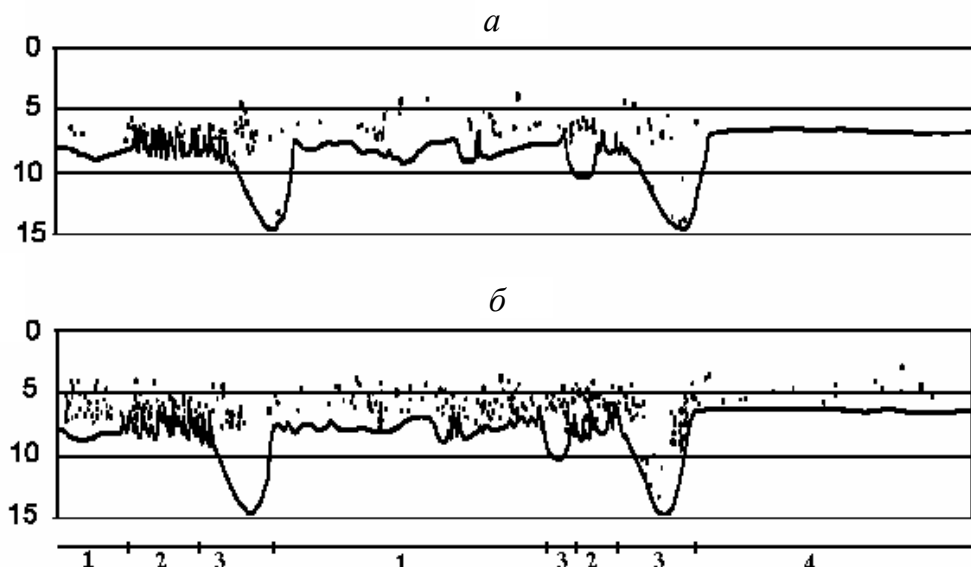


Рис. 5.14. Распределение рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища в дневное (а) и ночное (б) время (репродукция фрагментов видеоэхлограммы): 1 – пойменные участки с глубиной более 8 м, 2 – пойменные участки с остатками затопленного леса, 3 – затопленные русла рек, 4 – мелководная пойма с глубинами менее 8 м

Низкий уровень ветрового воздействия в 1999 г. создал благоприятные условия для изучения распределения рыб на различных местообитаниях водохранилища. Для анализа распределения рыб в водохранилище были выделены 4 основных биотопа:

- затопленные русла рек, характеризующиеся большими глубинами (10–15 м) и значительным уклоном дна на кромке (до 20%);
- «карьеры» – места, где в прошлом осуществлялась добыча песка и песчано-гравийных смесей, отличающиеся резкими перепадами глубин (в пределах 6–11 м) и большой изрезанностью ложа;
- глубоководная пойма – понижения дна (затопленные озера, старицы, балки, долины рек) с глубинами 8–11 м;

г) мелководная пойма – возвышения дна (подводные плато), характеризующиеся малыми глубинами (4–7 м) и ровным рельефом дна.

Ранее Л.К. Малининым (Экологические факторы..., 1993) было показано, что подавляющее большинство рыб вечером совершает вертикальные суточные миграции. Лещ и ерш в Рыбинском водохранилище в ночное время обычно поднимаются на 1–3 м над грунтом. Такое поведение существенно облегчает гидроакустический учет донных видов рыб. Используя это явление, можно с достаточно высокой достоверностью оценить соотношение плотностей рыб на различных местообитаниях, в том числе и на участках, занятых остатками затопленного леса (см. рис. 5.14).

Анализ данных эхосъемки показал, что наиболее предпочитаемые рыбами местообитания – это русловые участки и сравнимые с ними по глубине участки естественного или антропогенного происхождения (например, карьеры) (см. табл. 5.7). В меньшей степени используется рыбами глубоководная пойма, а минимальная плотность скоплений отмечена на мелководной пойме.

Низкие коэффициенты вариации плотности указывают на высокую стабильность скоплений рыб, образующихся на участках с большими глубинами, в отличие от скоплений на мелководной пойме, что еще раз подтверждает их тесную зависимость от таких факторов, как интенсивные гидродинамические воздействия и изменения уровня режима, препятствующих образованию устойчивых скоплений на мелководьях (Герасимов, Поддубный, 1999).

Сравнительный анализ (t-тест) средней плотности рыбного населения на различных биотопах Рыбинского водохранилища в дневное и ночное время (табл. 5.8) показал, что выделенные биотопы существенно различаются по плотности образующихся на них рыбных скоплений. Это подтверждает объективность выделения этих местообитаний, в качестве субъединиц, составляющих абиотическую основу, на которой формируется структура рыбного сообщества водоема.

Таблица 5.8

Сравнительный анализ (t-тест) средней плотности рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища в дневное и ночное время

Местообитания	Русло	Карьер	Глубоководная пойма	Мелководная пойма
Дневное время				
Русло	*	—	—	—
Карьер	0.65	*	—	—
Глубоководная пойма	0.003	0.08	*	—
Мелководная пойма	0.00	0.00	0.00	*
Ночное время				
Русло	*	—	—	—
Карьер	0.8	*	—	—
Глубоководная пойма	0.4	0.001	*	—
Мелководная пойма	0.00	0.00	0.00	*

Исследования показали, что существенное влияние на распределение рыб оказывает наличие на дне водохранилища остатков затопленного леса, представляющих собой обломки стволов деревьев разной длины (высотой до 6 м), стоящие вертикально и удерживаемые остатками корневой системы, частично погруженной в донный субстрат.

Скопления рыб на подобных местообитаниях значительно превосходят по плотности скопления, расположенные на соседних участках со сходной глубиной (табл. 5.9). Тем не менее, отмеченное соотношение между плотностями скоплений рыб на глубоководной и мелководной поймах сохраняется: количество рыб в затопленных остатках леса на мелководной пойме в несколько раз меньше, чем на глубоководной.

Сравнительный анализ плотности рыбного населения на участках глубоководной и мелководной поймы с затопленным лесом и без него показал достоверность различий плотности скоплений между этими местообитаниями. Характерно, что как на мелководной, так и на глубоководной пойме в местообитаниях с затопленными остатками леса формируются более устойчивые скопления рыб, о чем свидетельствуют меньшие значения коэффициента вариации их плотностей.

Таким образом, в пресных водоемах трехмерные субстраты, имеющие сложную структуру, сходную с морскими рифами, могут выполнять и аналогичную функцию, повышая емкость среды и устойчивость населяющих их сообществ гидробионтов, что подтверждает результаты более ранних экспериментальных исследований (Герасимов, Поддубный, 1999; Герасимов, Слынько, 1990).

Исследования 1998 и 1999 гг. проводились в условиях, когда два основных фактора, лимитирующие развитие биоты водохранилища, достигали своих критических значений. В 1998 г. наблюдалось сильное и продолжительное ветровое воздействие, а в 1999 г. – летнее снижение уровня водохранилища гораздо ниже характер-

ной для данного периода отметки. Воздействие этих факторов вызвало четкую ответную реакцию рыбных скоплений, которая выразилась в качественной и количественной перестройке их структуры на всех исследованных биотопах, особенно в их пространственном перераспределении. Исследования показали высокую чувствительность рыб к колебаниям уровня воды и воздействию ветровой гидродинамики. Чувствительность рыб к изменениям уровня воды обратно пропорциональна глубине, на которой формируется рыбное скопление, поэтому снижение уровня в 1999 г. оказало наиболее сильное воздействие на молодь карповых, которая в нормальных летних условиях образует скопления на мелководьях. Средние качественные и количественные показатели рыбного сообщества Рыбинского водохранилища в указанные годы практически одинаковы, что говорит о сравнительно стабильном его состоянии.

Таблица 5.9

Сравнительный анализ плотности рыбного населения на участках глубоководной и мелководной поймы с затопленным лесом (над чертой) и без него (под чертой)

Местообитания	m	n	σ	S	C _v	P
Глубоководная пойма						
день	<u>6.9</u>	<u>72</u>	<u>5.2</u>	<u>1.2</u>	<u>75.5</u>	< 0.01
	4.0	228	4.6	0.6	114.6	
ночь	<u>16.7</u>	<u>80</u>	<u>6.1</u>	<u>1.3</u>	<u>36.3</u>	< 0.1
	15.3	187	7.2	1.0	46.7	
Мелководная пойма						
день	<u>2.1</u>	<u>19</u>	<u>2.1</u>	<u>1.0</u>	<u>101.7</u>	< 0.01
	0.3	305	1.2	0.1	356.7	
ночь	<u>6.5</u>	<u>27</u>	<u>4.0</u>	<u>1.5</u>	<u>61.7</u>	< 0.01
	2.8	312	4.5	0.5	163.7	

Примечание. Обозначения и единицы измерения те же, что и в табл. 5.7; P – достоверность различий в плотности (t-тест).

Анализ ситуации, складывающейся в настоящее время в рыбном хозяйстве Рыбинского водохранилища, позволил выявить главные причины, которые привели к спаду рыболовства при сравнительно стабильном состоянии рыбных запасов:

1. Загрязнение водоема, вызывающее снижение численности рыб. Со времени аварии, приведшей к сбросу загрязняющих веществ в районе г. Череповца в 1987 г., прошло уже более 10 лет. Однако последствия этого события, а также продолжающееся загрязнение водоема стоками Череповецкого промышленного комплекса до сих пор оказывают влияние на популяции рыб. Предположение о возможности длительного негативного влияния аварийного сброса на воспроизводство и иммунную систему рыб, было высказано еще в начале 90-х годов (Малинин, Стрельников, 1990; Микряков и др., 1990). Так, вода в Шекснинском плесе стала заметно чище уже к осени 1988 г., однако грунты остались сильно загрязненными в связи с осаждением и аккумуляцией в них токсикантов (Козловская и др., 1990). Поэтому загрязнение Рыбинского водохранилища еще долго будет оказывать существенное влияние на рыб, увеличивая их смертность и снижая воспроизводительную способность. Предотвращение загрязнения водоема, по сути дела, представляет собой задачу инженерно-технического и финансового характера.

Необходимо отметить, что в некоторых районах Рыбинского водохранилища, особенно в местах впадения рек, качество воды несколько улучшилось. Прежде всего, это связано со спадом сельскохозяйственного производства. В притоках водохранилища практически прекратились заморные явления и летне-осеннее цветение воды. К сожалению, с началом экономического роста в промышленности и сельском хозяйстве загрязнение водоема возобновится, поскольку трудно ожидать, что этому будет предшествовать реконструкция очистных сооружений или замена технологий на экологически чистые.

2. Неадекватность существующих «Правил рыболовства» в современной ситуации, предполагающей новые коммерческие отношения и, как следствие, – усиление селективности промысла, его жесткая направленность на вылов коммерческих объектов и увеличение доли неучтенного вылова, затрудняющее точную оценку общего объема вылова рыбы в водоеме. Новые экономические отношения, сложившиеся в рыболовстве, безусловно, оказали существенное влияние на популяции особо ценных, или так называемых «коммерческих», видов рыб и сыграли немаловажную роль в снижении официального вылова. Еще 7–8 лет назад практически все виды рыб принимались у рыбаков по одной и той же цене. В последнее время ситуация резко изменилась, и стоимость коммерческих видов существенно возросла. Поэтому вполне естественной реакцией рыбаков стало стремление ловить больше крупной рыбы, в первую очередь судака и щуки. Данные опросов свидетельствуют о том, что на водоеме сократился объем использования мелкочейных сетей. В то же время, вследствие увеличения количе-

ства крупноячеинных сетей, усилилась нагрузка на популяции судака, щуки, а также на старшие возрастные группы леща, налима, синца, плотвы и других видов рыб.

Снижение эффективности контроля за ловом и несовершенство существующих «Правил рыболовства» привели к тому, что в настоящее время, по данным, представленным сотрудниками рыбинспекций, до заготовительных пунктов не доходит от 30 до 50% пойманной рыбы. Опросы рыбаков подтверждают эту цифру. Сходные величины получены и расчетным путем.

3. Возросшая нестабильность уровня режима водохранилища, снижающая эффективность воспроизводства рыбных запасов. Причины нестабильности уровня те же – «новые коммерческие отношения», но уже в энергетической отрасли. Вследствие значительных колебаний уровня, нередко связанных с нарушением «Правил эксплуатации водохранилищ» (например, в 1996 и 1999 гг.), 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 колебаний уровня, определяющих сложно прогнозируемый механизм взаимодействия рыб и их жертв.

Для преодоления негативного воздействия указанных факторов необходимо решить ряд задач, первоочередной из которых является рациональная организация промысла. В целях предотвращения «утечки» рыбной продукции следует привести «Правила рыболовства», особенно их экономические пункты, в соответствие со сложившейся ситуацией. Повысить эффективность контроля за их выполнением. Решить финансовые и организационные проблемы в целях налаживания мониторинговых исследований по контролю за состоянием популяций рыб для принятия оперативных решений. Основными задачами этих исследований должны стать: изучение состояния популяций рыб, определение величины оптимально-допустимого вылова и выработка рекомендаций, направленных на оперативное решение возникающих проблем в целях улучшения условий существования популяций промысловых рыб.

Установленные закономерности распределения рыб в зависимости 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 для 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.

Вторая по значимости задача, заключается в изучении косвенного влияния гидродинамических процессов на водные организмы посредством транспорта токсичных веществ. Основная часть загрязнителей, поступающих в водохранилища, несомненно, переносится стоковыми течениями вдоль затопленных русел рек. Поперечный транспорт загрязняющих веществ (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 созданию «чистых» участков для любительского рыболовства методами реконструкции мелководий водохранилищ, а также к решению проблем товарного воспроизводства рыбных запасов, в том числе разведения редких, чувствительных к загрязнению гидробионтов.

Глава 6

Паразитологическая ситуация: гельминтозы рыб

1. Дифиллоботриоз

Широкий лентец *Diphyllobothrium latum* паразитирует в кишечнике человека и плотоядных животных. Жизненный цикл лентеца протекает по следующей схеме. Из попавших в воду яиц вылупляется ресничная личинка (корацидий), которая заглатывается планктонным рачком – циклопом. В полости тела рачка развивается процеркоид. Промежуточным хозяином для следующей личинки – плероцеркоида – служат рыбы (ерш, окунь, налим, щука). При этом зараженных циклопов поедают только ерши и молодь окуня. Крупные хищники, в которых личинки лентеца могут накапливаться в больших количествах, заражаются, поедая ершей и окуней. Заражение человека и животных происходит при употреблении в пищу плохо обработанной рыбы.

Зарегулирование Волги и создание водохранилищ привело к быстрому формированию в них очагов дифиллоботриоза. Слабая проточность водохранилищ, по сравнению с Волгой, способствовала формированию благоприятных условий для широкого лентеца: повысилась численность веслоногих рачков (копепод) и начался быстрый рост численности щуки – основного промежуточного хозяина лентеца (Васильев, 1955; Пермитин, 1959). В водохранилища стали поступать большие объемы неочищенных бытовых стоков из городов и поселков, расположенных на их берегах. Существенное значение имела интенсификация судоходства по Волго-Балтийскому водному пути, поскольку бытовые стоки кораблей без всякой обработки сбрасывались в Волгу. Данные о распространении дифиллоботриоза среди населения Верхневолжского региона (на примере Ярославской области) приведены в табл. 6.1.

Таблица 6.1

Зараженность населения различных районов Ярославской области широким лентецом за период 1959–1965 гг. (Герасимова, 1967)

Название района	Число обследованных людей	Число зараженных людей	Процент заражения
Брейтовский	12665	166	1.310
Рыбинский	82270	273	0.330
г. Рыбинск	535447	1462	0.270
Пошехонский	62978	481	0.760
Некоузский	60039	156	0.260
Мышкинский	22012	117	0.530
Угличский	165223	310	0.190
Тутаевский	69642	31	0.045
Ярославский	137042	10	0.007
г. Ярославль	1028165	220	0.021
Некрасовский	55176	57	0.103

Наиболее высокая зараженность людей наблюдалась в районах, примыкающих к озеровидному Рыбинскому водохранилищу (0.19–1.31%). Зараженность населения в районах, расположенных на берегах водохранилищ руслового типа (Горьковское и Угличское), существенно ниже (0.007–0.19%). Следует отметить, что в г. Рыбинске зараженность населения превышала аналогичный показатель в г. Ярославле более чем в 10 раз.

Степень изученности структуры и динамики очагов дифиллоботриоза в трех водохранилищах Волги на территории Ярославской области различна. Наиболее подробно исследовано Рыбинское водохранилище.

Рыбинское водохранилище. При анализе зараженности рыб личинками широкого лентеца в Волжском плесе Рыбинского водохранилища за последние 50 лет четко прослеживается влияние антропогенного фактора (табл. 6.2). После постройки плотины и заполнения водохранилища в районе Рыбинска возник устойчивый очаг дифиллоботриоза. По данным В.П. Столярова (1952, 1954), собиравшего материал в районе п. Переборы, зараженность хищных рыб в Волжском плесе в 1942–1948 гг. достигала 50–70%. Позднее (в 1949–1954 гг.) произошло некоторое снижение инвазии. В период с 1956 по 1957 гг. инвазированность рыб здесь сохранялась достаточно высокой, хотя и не достигала уровня 1942–1948 гг. (Изюмова, 1959).

В последующие годы (1966–1974 гг.) зараженность рыб увеличилась и сохранялась на этом уровне в течение длительного промежутка времени (Куперман, 1979). В этот же период произошло перемещение «эпицентра» зараженности рыб из Волжского плеса в Шекснинский. Рост плотности населения и недостаточная степень очистки стоков в крупном промышленном центре – г. Череповце – привели к интенсивному поступлению яиц лентеца в водоем, способствуя поддержанию очага дифиллоботриоза в этой части водохранилища (Куперман, 1979). В Моложском плесе зараженность щук плероцеркоидами лентеца снизилась с 40 до 10% и сохранялась на этом уровне до 1993 г., что обусловлено расположением плеса в стороне от основных водных путей и сравнительно малой населенностью его берегов.

В 1988–1993 гг. наметилась тенденция к перемещению «эпицентра» зараженности из Шекснинского плеса обратно в Волжский. Снижение зараженности хищных рыб в Шекснинском плесе, вероятно, связано с гибелью

ракообразных – промежуточных хозяев лентеца – вследствие крупной аварии на очистных сооружениях Череповецкого металлургического комбината в 1987 г.

Значительная зараженность щук личинками лентеца в 1991–1993 гг. обнаружена в районе п. Переборы (62.5%), в то время как зараженность окуней на этом участке была весьма низкой (1.3%). Интенсивность инвазии щук и окуней не превышала 1–3 личинок на рыбу. Наиболее высокая зараженность лентецом выявлена у рыб на участке Волги между д. Глебово и д. Коприно. Встречаемость паразита у щук достигала здесь 100%, у налимов – 83%. Интенсивность инвазии у щуки варьировала от 1 до 3 личинок, а у налима – от 1 до 15. В районе п. Борок инвазированность щук достигала 72.8% при интенсивности 3.3 экз. В приплотинной зоне зараженных рыб обнаружить не удалось. Во всех остальных пунктах исследования рыбы были не заражены, либо их количество было недостаточным, чтобы объективно оценить паразитологическую ситуацию.

В настоящее время встречаемость личинок широкого лентеца у хищных рыб достаточно высока, однако интенсивность инвазии остается стабильно низкой (табл. 6.2). Тем не менее, с начала 90-х годов зараженность рыб несколько возросла по сравнению с периодом 1956–1974 гг. Особого внимания заслуживает возросшая зараженность окуня, причем в отдельных районах показатели зараженности этого вида рыб могут намного превышать средние значения по плесам. Например, в районе п. Борок в 1996 г. зараженность окуня достигала 11.3%.

Таблица 6.2

**Многолетние изменения зараженности рыб личинками широкого лентеца
в различных плесах Рыбинского водохранилища**

Годы	Волжский плес		Моложский плес		Шекснинский плес	
	встречаемость паразита, %	средняя интенсивность инвазии, экз.	встречаемость паразита, %	средняя интенсивность инвазии, экз.	встречаемость паразита, %	средняя интенсивность инвазии, экз.
Щука						
1942	73.3	43.0	–	–	–	–
1949–1954	50.0	29.1	40.0	28.0	15.0	13.7
1956–1957	33.0	1.4	10.0	1.0	50.0	1.0
1966–1974	54.0	2.6	10.0	1.7	78.1	7.8
1988–1991	62.3	3.2	14.3	1.8	50.0	2.0
1993	62.5	2.0	14.5	1.6	51.0	2.2
1994–1996	59.1	2.0	–	–	–	–
1997	76.1	4.4	–	–	–	–
Налим						
1942	80.0	32.5	–	–	–	–
1949–1954	36.7	22.1	20.0	23.0	10.0	23.5
1956–1957	38.7	1.0	10.0	1.0	30.0	2.5
1966–1974	63.0	3.5	37.5	1.3	74.0	5.0
1988–1991	70.0	3.9	10.0	1.0	66.7	5.5
1993	68.4	5.0	12.0	1.2	–	–
1994–1996	62.0	3.4	–	–	–	–
1997	20.0	3.4	–	–	–	–
Окунь						
1942	33.0	23.0	–	–	–	–
1949–1954	22.0	15.0	–	–	–	–
1956–1957	13.3	4.0	–	–	–	–
1966–1974	4.8	1.8	–	–	–	–
1988–1991	4.7	1.0	–	–	–	–
1993	0.4	1.0	–	–	–	–
1995–1996	9.9	1.0	–	–	–	–
1997	15.0	1.3	–	–	–	–

Примечание. 1942–1954 гг. – приводится по: Столяров (1954); 1966–1974 гг. – по: Куперман (1979); 1956–1957 гг. – по: Изюмова (1959); 1988–1997 гг. – собственные данные.

Повышение зараженности окуня может объясняться крайне низким уровнем воды в водохранилище, характерным для данного года. Большие площади заливаемых мелководий, ранее служивших местом обитания мальков рыб и нагула окуня, в этом году оказались не залитыми. Из-за низкой численности мальков карповых окуни были вынуждены питаться зоопланктоном в большей степени, чем обычно. Можно предположить, что именно это обстоятельство послужило непосредственной причиной роста зараженности окуней. Как следствие, в 1997 г. произошло увеличение зараженности щук. В Рыбинском водохранилище, по сравнению с другими верхне-волжскими водохранилищами, влияние низкого уровня воды на зараженность хищных рыб личинками широко-

го лентеца выражено более заметно, так как это водохранилище озерного типа, в силу чего площадь его водной поверхности при колебаниях уровня сокращается в большей степени. В целом же, несмотря на высокий процент зараженности рыб, численность паразитов у них остается низкой.

Важное санитарно-эпидемиологическое значение имеет вопрос о локализации плероцеркоидов лентеца в органах и тканях рыб, поскольку их роль в заражении людей и животных существенно различается. Характер распределения личинок лентеца в органах и тканях разных видов рыб Рыбинского водохранилища также различен. У налима большая часть червей обнаружена во внутренних органах, главным образом в стенке желудка и брыжейке. В процессе реинвазии личинки лентеца проникают в полость тела, преимущественно через стенку желудка, благодаря хорошо развитому железистому аппарату, выделяющему секрет, лизирующий ткани хозяина. Число личинок, обнаруженных в стенках желудка, служит показателем интенсивности их миграции из пищеварительного тракта и реинвазии.

Характер локализации личинок лентеца у щук сходен с таковым у налима, за исключением более высокого накопления гельминтов в брыжейке и икре. У окуня и ерша плероцеркоиды сосредоточены преимущественно в мышцах и внутренних органах.

С позиций эпидемиологии дифиллоботриоза наибольшую опасность, как источник заражения человека, представляют личинки, локализующиеся в мышечной ткани (25.5%) и в икре (8.5%) щук (Куперман, 1979). Заражение людей происходит главным образом при употреблении в пищу слабо просоленной икры щук. Кроме того, зараженные рыбы могут быть источником инвазии диких и домашних плотоядных животных, которые, наряду с человеком, играют существенную роль в поддержании природных очагов дифиллоботриоза.

Иваньковское водохранилище. Для оценки встречаемости личинок широкого лентеца в 1997 г. было исследовано 13 экз. щуки (220–590 мм), 22 экз. окуня и 17 ершей. Личинки лентеца не обнаружены. Низкая зараженность рыб отмечалась в этом водохранилище в 1964 г. (Гофман-Кадошников и др., 1966). Можно предположить, что в водохранилище все-таки существует слабый очаг дифиллоботриоза.

Угличское водохранилище. В 1996–1997 гг. было исследовано 17 экз. щуки, 50 экз. окуня и два налима. Личинки широкого лентеца были найдены только у трех окуней (6%) и у налимов. Такую зараженность рыб надо признать низкой, что свидетельствует о сравнительно благополучной ситуации по дифиллоботриозу в водохранилище, однако объем исследованного материала слишком мал для объективной оценки.

Горьковское водохранилище. При исследовании щук (длина 200–400 мм) из устья р. Которосли (г. Ярославль) в 1995–1996 гг. личинки широкого лентеца были найдены у 4.2% рыб в 1995 г. (24 щуки) и у 9.5% – в 1996 г. (21 щука).

2. Лигулидозы

Заболевания карповых рыб, вызываемые ремнецами родов *Ligula* и *Digramma* (лигулидозы), являются одними из самых опасных гельминтозов, причиняющими наибольший ущерб рыбным запасам в водохранилищах. Основной урон от лигулидозов несут популяции леща. Например, в Куйбышевском водохранилище за счет гибели леща от диграммоза его запасы с 1980 по 1981 г. сократились на 4 тыс. т, тогда как среднегодовой вылов леща здесь составлял 1.4–1.8 тыс. т (Махотин и др., 1984). В Цимлянском водохранилище в 1956–1962 гг. потери леща в возрасте от 3 до 7 лет составили 16.2 млн. экз. или 39.6 тыс. ц. (Решетникова, 1967).

Жизненный цикл лигулид протекает со сменой трех хозяев. Окончательными хозяевами служат различные рыбоядные птицы, в кишечнике которых паразитируют взрослые черви. Из яиц в воде выходят личинки, которые проглатываются раками – циклопами, затем в полости их тела развивается следующая личинка – процеркоид. Заражение рыбы происходит в результате проглатывания инвазированных рачков.

В водохранилищах Верхней Волги встречаются три вида лигулид. Наиболее распространена *Ligula intestinalis*, инвазирующая главным образом леща, а также другие виды карповых рыб. Значительно реже встречается *Digramma interrupta*. В водохранилищах Нижней Волги у рыб преобладает *D. interrupta*, а в верховьях – *L. intestinalis* (Куперман и др., 1997), причем в Куйбышевском *D. interrupta* становится массовым видом, постепенно замещая здесь *L. intestinalis*. По-видимому, редким видом в водохранилищах является *L. colymbi* – паразит мелких видов карповых, щиповок и гольцов. Ранее этот вид встречался в Рыбинском водохранилище у плотвы (Шигин, 1957).

Зарегулирование стока Волги создало благоприятные условия для прохождения жизненных циклов лигулид. Во всех водохранилищах появились очаги лигулидозов разной степени интенсивности. Существуют две основные причины, способствующие формированию очагов этих гельминтозов.

Во-первых, вследствие уменьшения проточности в водохранилищах быстро сформировался лимнофильный зоопланктон, который по видовому составу и биомассе намного превосходит планктон Волги. Доминантной группой в зоопланктоне стали ракообразные, в том числе и копеподы – промежуточные хозяева лигулид. В речном планктоне, напротив, преобладали коловратки (Дзюбан, 1984).

Второй причиной служит появление на водохранилищах колоний рыбоядных птиц, а также больших скопления птиц во время их весенних и осенних миграций. В качестве хозяев лигулид на территории бывшего СССР зарегистрированы 22 вида рыбоядных птиц. Роль различных видов птиц в поддержании очагов лигулидозов неравнозначна. Для Рыбинского водохранилища это вопрос был подробно изучен А.А. Шигиным (1957, 1961). Наиболее зараженным видом здесь являлась большая поганка (чомга) *Columbis cristatus*, зараженность которой *L. intestinalis* находилась в пределах 26.7–72.1% (Шигин, 1957). Серая цапля *Ardea cinerea* не играла

большой роли в жизненном цикле лигулид. Проглоченные цаплями плероцеркоиды, как правило, не успевают достичь зрелости и перевариваются. Сизая (*Larus canus*) и обыкновенная (*L. ridibundus*) чайки инвазированы слабее (10–18%) (Шигин, 1961). Однако, учитывая их большую, в сравнении с чомгой, численность следует признать, что именно им принадлежит основная роль в сохранении очагов лигулеза. Весьма значительную роль в распространении лигулезной инвазии играет также речная крачка *Sterna hirundo*, зараженность которой достигает 5% (Шигин, 1961).

Ремнецами заражаются только те виды птиц, которые глотают рыб целиком. Разные птицы употребляют в пищу рыбу того размера, который им позволяет размер глотки и клюва. Это предполагает существование некоторого предельного размера жертвы для разных видов птиц. В отношении леща, имеющего наибольшую высоту тела в сравнении с другими видами рыб, можно утверждать, что только мелкие неполовозрелые рыбы с длиной тела не более 180–190 мм служат источником распространения лигулидозов. Поэтому бытующее мнение о том, что плавающие на поверхности и выбрасываемые волнами на берег зараженные рыбы способствуют распространению инвазии, не имеет под собой никаких оснований.

Распределение лигулидозов имеет очаговый характер и неодинаково в различных водохранилищах, что объясняется морфологией водоема, его гидрологическим режимом, составом гидробионтов, а также влиянием антропогенных факторов. Обычно устойчивые очаги формируются в мелководных заливах. Наиболее изученным в отношении лигулезной инвазии рыб является Рыбинское водохранилище, где паразитологические исследования ведутся с первых лет его создания.

При оценке уровня зараженности рыбы ремнецами необходимо принимать во внимание несколько важных обстоятельств, без учета которых невозможно получить адекватную картину ситуации по лигулидозам. К их числу относятся: применяемые орудия лова, возрастная и сезонная динамика встречаемости паразитов, место лова. Различные орудия, используемые для активного и пассивного лова, показывают разную картину зараженности рыб. Наиболее высокий процент зараженности рыбы наблюдается в неводных уловах, поскольку большая часть зараженной рыбы концентрируется вблизи берегов на глубинах до 2 м. Значительно меньшая зараженность характерна для рыб из сетных и траловых уловов. Для наглядности приведем данные Н.А. Изюмовой (1974) по зараженности плотвы Волжского плеса: сетной улов – 2.5–4.2%, неводной улов – 7.8–40%.

Распределение встречаемости паразитов в популяции леща подчиняется определенной закономерности (табл. 6.3). В таблице представлены данные по Рыбинскому водохранилищу, полученные за период с 1989 по 1997 гг. Особенно подробно исследован район г. Рыбинска, где существует интенсивный очаг лигулеза. Для сравнения использованы данные И.А. Евланова (1989) по зараженности леща *D. interrupta* в Куйбышевском водохранилище.

Таблица 6.3

Распределение плероцеркоидов *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta* в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах

Длина рыб, мм	Рыбинское водохранилище				Куйбышевское водохранилище*	
	май–июнь		август–октябрь		n	
	n	Е	n	Е		
71–100	70	1.43	164	3.05	120	0
101–130	33	9.10	99	42.4	108	23.0
131–160	26	23.1	52	75.0	250	31.6
161–190	34	23.5	84	64.2	288	36.6
191–220	8	25.0	58	46.6	171	17.8
221–250	0	–	18	22.2	125	17.7
251–280	0	–	16	31.3	94	17.6
281–310	12	8.30	19	0	98	17.6
311–340	33	3.03	32	0	82	10.7
341–370	36	0	36	8.30	69	0
371–400	37	2.70	42	0	42	0
401–490	13	0	11	0	0	–

Примечание. n – количество исследованных рыб, экз.; Е – встречаемость паразита, %; * – приводится по: Евланов, 1989.

Зараженность ремнецами увеличивается с возрастом рыб, достигая максимума у 2–5-летних лещей. В дальнейшем уровень инвазии снижается, а рыбы промысловых размеров заражены очень слабо или свободны от инвазии. Еще одна закономерность связана с сезонным изменением численности плероцеркоидов. Из табл. 6.3 видно, что осенний уровень зараженности лещей в 2–3 раза превышает весенне-летний. В течение лета идет активный процесс поступления и развития паразитов в рыбах, сопровождающийся общим ростом зараженности. Осенью на отдельных участках зараженность молоди леща может достигать 90–100%. Зимой большинство зараженных рыб погибает.

Приведенные в табл. 6.3 данные по зараженности неполовозрелых лещей относятся к району г. Рыбинска. В целом же по Рыбинскому водохранилищу зараженность леща значительно ниже. Например, в районе п. Борок встречаемость лигулы у леща размером 131–190 мм достигала в июне 1992 г. 5.2%, в августе – 6%, в сентябре –

32.4%. Средняя зараженность леща промысловых размеров из траловых уловов в различных плесах водохранилища колебалась от 0.3 до 5.1% (Изюмова, 1974) и сохраняется примерно на таком же уровне и в настоящее время. Данные И.А. Евланова (1989) по Куйбышевскому водохранилищу представлены средними значениями за весенне-осенний период 1986 г. Для этого водоема характерна самая высокая зараженность леща по сравнению с другими водохранилищами Волжского каскада. Здесь даже в траловых уловах уровень инвазии леща промыслового размера может достигать 30% и более.

Лигулидозы рыб широко распространены в водохранилищах. Их следует рассматривать как обычные заболевания рыб, характерные для большинства водоемов с замедленным водообменом. Однако на тех участках водохранилищ, где наблюдается интенсивное антропогенное воздействие, характер инвазии может принимать масштаб эпизоотии, при которой основная часть популяции рыб оказывается зараженной. Так, интенсивный очаг лигулеза в районе г. Рыбинска поддерживается благодаря высокой концентрации рыбоядных птиц вблизи города. Большая гнездовая колония чаек и крачек расположена в районе п. Судоверфь. Птиц особенно привлекают шлюзы Рыбинской ГЭС, где они кормятся, подбирая травмированную в процессе шлюзования молодь рыбы.

Причиной высокой зараженности леща ремнецами может служить недостаточность кормовой базы. По-видимому, это одна из основных причин высокой зараженности леща в Куйбышевском водохранилище. В онтогенезе данного вида рыб происходит постепенный переход от питания планктоном к питанию бентосом. При недостатке зообентоса лещи вынуждены продолжать питаться планктоном, что повышает вероятность их заражения. В этом водохранилище особенно низкие количественные показатели бентоса (часто менее 1 г/м²) характерны для широких пойменных участков с небольшими глубинами, где находятся основные места нагула леща (Егерева, 1972). В отдельные годы даже крупные лещи вынуждены питаться зоопланктоном. В то же время, этот водоем отличается высоким уровнем развития зоопланктона (Махотина, 1972), особенно многочисленного в мелководных заливах (Махотина, Соколова, 1972).

Важной причиной, провоцирующей заражение рыб ремнецами, служит антропогенное загрязнение воды. Устойчивость рыб к лигулидозам является генетически обусловленным фактором, находящимся, однако, под значительным влиянием внешней среды. Химическое загрязнение служит одним из факторов, приводящим к нарушению стабильности морфогенеза рыб, о котором можно судить по значениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур. Было установлено, что ремнецы чаще поражали лещей с несбалансированным морфогенезом по сравнению с рыбами, у которых закладка морфологических признаков протекала скоррелированно (Изюмов, Касьянов, 1981). Загрязнение служит провокационным фактором, на фоне которого происходит нарушение стабильности развития и потеря устойчивости к лигулидозам. Связь между загрязнением и зараженностью рыб выстраивается, таким образом, в следующую цепочку: загрязнение – несбалансированность морфогенеза – лигулидоз (Изюмов, Касьянов, 1981).

Основные проблемы оценки качества вод и донных отложений

1. Классификации качества вод и донных отложений, их преимущества и недостатки

Проблемы оценки качества воды и донных отложений давно волнуют специалистов, работающих в различных отраслях науки и техники и сталкивающихся с вопросом: по каким критериям определять степень пригодности воды и донных отложений для различных видов хозяйственной деятельности. Под качеством воды понимают состав и свойства, определяющие ее пригодность: а) для жизни водных организмов, б) для различных видов водопользования. С экологических позиций, решающим для оценки состояния водных экосистем и обоснования мер охраны является первый критерий.

Качество воды характеризуется совокупностью качественных и количественных показателей, среди которых различают общие и специфические. К первым принадлежат обычные, присущие всей гидросфере ингредиенты, концентрация которых может изменяться под влиянием хозяйственной деятельности (гидрофизические, гидрохимические, гидробиологические), ко вторым – загрязняющие вещества, присутствие которых в воде характеризует эколого-токсикологическую ситуацию.

Наибольшее число публикаций посвящено разработке методологических подходов к оценке качества воды. Исходя из их анализа, в этой области исследований можно выделить несколько главных направлений.

Концепция оценки качества воды по гидрохимическим и гидрофизическим характеристикам (система предельно допустимых концентраций) стала основой для формирования классификации качества вод в системе Госкомгидромет (Временные методические указания..., 1986). В соответствии с этой классификацией выделяется 7 классов качества вод.

В 1964 г. С.М. Драчевым была опубликована другая классификация, согласно которой качество вод подразделялось на 6 основных классов, которые могли включать в себя и промежуточные градации. Классификация была основана на определении содержания кислорода, окисляемости, концентрации аммонийного азота. Кроме того, в ней учитывались микробиологические и гидрофизические показатели. Именно эта классификация послужила основой для всех последующих способов оценки качества воды, учитывающих влияние загрязняющих веществ на водные экосистемы.

Следующим этапом в совершенствовании методов оценки качества поверхностных вод послужила публикация В.Н. Жукинского с соавторами (1981). Приведенные в этой работе обширные фактические данные и теоретические положения позволили подойти к оценке качества поверхностных вод суши с экологических позиций. В рассматриваемую классификацию впервые были включены гидробиологические показатели, такие как биомасса фитопланктона, нитчатых водорослей, валовая продукция фитопланктона, индекс самоочищения. Авторами была предложена девятиразрядная шкала, которая устраняла неопределенность качества вод, находящихся на границе двух классов по классификации С.М. Драчева (1964).

Из зарубежных классификаций наиболее удачными следует признать разработки венгерского исследователя Л. Фелфолди (1976). Кроме того, можно отметить классификации, входящие в состав «Единых критериев качества вод» (1982), разработанных водохозяйственными органами государств – членов СЭВ (раздел «Нормативы качества поверхностных проточных вод»).

Все вышеуказанные классификации включают в себя гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические показатели. Однако классификации государств – членов СЭВ нельзя признать удовлетворительными. Как показала практика, они не способствуют сохранению чистоты водных экосистем, поскольку основаны на заниженных в экологическом отношении требованиях к качеству воды (Оксиюк и др., 1993).

Следующим этапом в решении проблемы оценки качества поверхностных вод послужила разработка в Институте гидробиологии АН Украины комплексной экологической классификации (КЭК), которая позволяет оценивать состав и свойства воды как среды обитания гидробионтов, а также анализировать изменения в состоянии водных объектов под воздействием антропогенной нагрузки (Оксиюк и др., 1993). В эту, по-настоящему комплексную, экологическую классификацию впервые было включено определение токсичности воды. Для характеристики качества вод в ней используются три различные группы показателей: а) общая минерализация и ионный состав; б) трофность и сапробность (эколого-санитарные показатели); в) содержание специфических вредных загрязняющих веществ (токсиканты и радионуклиды). Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши (ПВС) включает частные классификации:

- а) по солевому составу, в том числе:
 - 1) по степени минерализации,
 - 2) по ионному составу;
- б) по эколого-санитарным (трофо-сапробиологическим) показателям;
- в) по эколого-токсикологическим показателям, в том числе:
 - 1) по содержанию токсических веществ,
 - 2) по уровню токсичности;
- г) по радиоэкологическим показателям (содержание радионуклидов).

Оценка качества ПВС по общим показателям производится на основе двух классификаций: а) по степени минерализации, ионному составу и б) эколого-санитарной (трофо-сапробиологической). По характеристикам степени минерализации и ионного состава можно определить галинность экосистем; эколого-санитарная классификация дает представление о положении водного объекта в системе биолимнологической (трофической) классификации вод и позволяет оценивать его санитарно-биологическое состояние (сапробность).

Эколого-санитарная классификация включает трофосапробиологические показатели, отражающие абиотические и биотические параметры водных экосистем: гидрохимические, гидробиологические, бактериологические, а также некоторые гидрофизические, играющие важную роль в функционировании биоты (Романенко и др., 1990).

Из гидрофизических показателей в классификацию входят концентрация взвешенных веществ, прозрачность, цветность; из гидрохимических – концентрация растворенного кислорода, pH, содержание минерального (аммонийного, нитратного и нитритного) и общего азота, общего и минерального фосфора, перманганатная и бихроматная окисляемость, БПК₅.

Гидробиологические показатели (биомасса фитопланктона, содержание хлорофилла *a*, валовая первичная продукция, отношение валовой продукции к деструкции) характеризуют биологическую продуктивность водных экосистем, их отклик на процессы эвтрофирования, баланс процессов загрязнения и самоочищения.

Бактериологические показатели качества воды и индекс сапробности позволяют оценить степень загрязнения водного объекта в результате поступления сточных вод, а также внутриводоемного продуцирования органического вещества.

В эколого-санитарной классификации качества вод диапазоны величин всех используемых показателей подразделяются на 5 классов, каждый из которых соответствует определенному уровню сапробности и трофности. Для усиления чувствительности классификации при оценке изменений качества воды в результате природных процессов и антропогенных воздействий каждый из II–V классов подразделен на два разряда.

Весьма существенны специфические показатели, входящие в рассматриваемую классификацию, в частности токсичность и радиоактивность. В результате сложных биохимических процессов, протекающих в донных отложениях, в местах скопления разлагающейся биомассы образуются многие токсические вещества, такие как метан, сероводород, аммиак, фенолы, путресцины, полипептиды и другие. Кроме того, токсичность природных вод обусловлена поступлением в водные объекты промышленных, бытовых, дренажных, почвенных и иных загрязненных вод, содержащих потенциально опасные химические вещества (ПОТХВ) техногенного происхождения. Присутствие ПОТХВ в воде представляет потенциальную угрозу существованию живых организмов любого уровня организации, включая человека.

Фактическая токсичность вод для гидробионтов оценивается с помощью методов биотестирования. Биотестирование включает систему токсикологических исследований, позволяющих определить степень негативного воздействия веществ, находящихся в водной среде, на отдельные организмы. Приоритетные токсиканты по преимущественной встречаемости и экологической опасности разделены на пять классов: 1) тяжелые металлы, 2) нефть и нефтепродукты, 3) фенолы, 4) пестициды, 5) поверхностно-активные вещества. Радиоактивность постоянно присутствует в воде в виде естественного фона, а в последнее время возросла за счет ядерных катастроф, и поэтому данный аспект оценки качества вод имеет особое значение.

Таким образом, в рассматриваемой классификации отражены три главных принципа оценки качества воды: 1) по гидрофизическим и гидрохимическим показателям, включая загрязняющие вещества, 2) по гидробиологическим характеристикам экосистемы, 3) на основе биотестирования.

Комплексная экологическая классификация качества ПВС (Оксиюк и др., 1993) в максимальной степени учитывает сочетание различных критериев состояния пресноводных водоемов. Однако, при многих своих достоинствах, эта классификация очень сложна, поскольку для определения качества воды требует большого числа высококвалифицированных в различных областях знания специалистов. Не случайно, на Украине в дальнейшем была предложена и упрощенная классификация (Денисова и др., 1996).

В связи с вышеизложенным была поставлена следующая задача – создать систему оценки качества воды исходя из экосистемных принципов. При оценке состоянии экосистемы водоема и качества его вод, необходимо, опираясь, прежде всего, на гидробиологические исследования, отвечающие на вопрос: как реагируют различные звенья экосистемы на изменение условий обитания или в каком состоянии находится экосистема того или иного водоема. Использование аналитических методов определения загрязняющих веществ оказывается недостаточно информативным для оценки качества вод с точки зрения сохранности водных экосистем. Решающее значение имеет конечный результат, который может быть оценен не по абстрактным цифрам содержания какого-либо вещества, а только по уровню «благополучия» водной экосистемы.

Основы такого подхода были заложены еще в 1976 г. на совещании по гидробиологическим методам оценки качества вод (Методы биологического анализа..., 1976). Следует отметить, что именно на этом совещании впервые серьезно рассматривался вопрос о целесообразности проведения работ по определению токсичности воды для отдельных видов организмов. Однако многие интересные идеи, высказанные на этом совещании, до сих пор не проверены на практике или просто забыты.

Поэтому возникла необходимость в проведении комплексных исследований качества водных экосистем одного из регионов Центральной России на основе оценки трех групп характеристик водоема: физико-химических, токсикологических и биологических. Помимо обобщенной классификации для водоемов России, необходима также разработка региональных нормативов оценки качества воды, поскольку в разных регионах в

зависимости от степени влияния природных факторов, таких как минерализация и ионный состав воды, температурные условия, величина pH, особенности подстилающих пород и т. д., формируются биоценозы, реакция которых на изменение качества воды может существенно различаться. Поэтому одной из главных задач настоящего исследования послужила разработка классификации воды и донных отложений, ориентированной, прежде всего, на особенности Верхне-Волжского региона. Не менее важным было осуществить переход от качественного описания класса загрязненности вод к интегральной количественной оценке качества вод на основе комплексной экологической экспертизы по гидрохимическим, гидробиологическим и токсикологическим показателям. Основное внимание было уделено гидробиологическим показателям качества воды. Районом, наиболее подходящим для решения поставленных задач, оказался водосборный бассейн р. Которосль, охватывающий почти всю территорию Ярославской области.

2. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль и ее притоков

Река Которосль, образуемая от слияния рек Векса и Устье, – крупнейший приток Волги на территории Ярославской области (рис. 7.1). Протяженность реки около 160 км, 120 из которых находятся на территории Ярославской области. Бассейн ее охватывает 5 районов: Угличский, Борисоглебский, Гаврилов-Ямский, Ростовский и Ярославский. Площадь водосбора р. Которосль и ее основных притоков (Устье, Лахость, Могза и Пахма) составляет 6370 км².

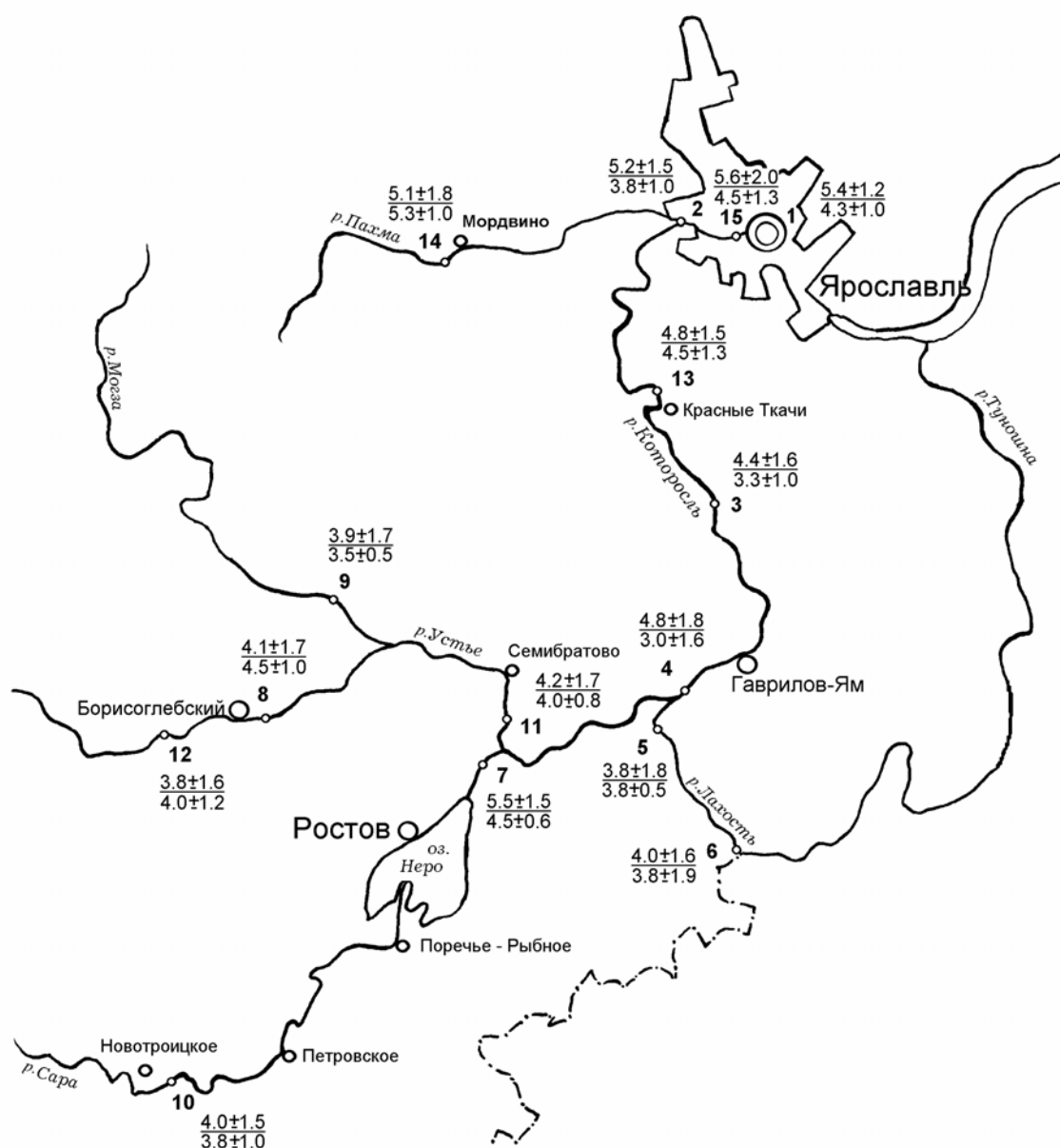


Рис. 7.1. Карта-схема района исследований. Цифрами обозначены станции; в виде дроби – оценки качества вод (над чертой) и донных отложений (под чертой), в рангах \pm среднее квадратическое отклонение

Долина ее находится в области аллювиальных отложений, берега образованы песчаными породами. Водосбор реки получает богатое питание за счет подземных вод (Рохмистров, 1989). Вода имеет среднюю минерализацию и принадлежит к гидрокарбонатному классу первого типа кальциевой группы (Алекин, 1948). Река несудоходна, в рыбохозяйственном отношении относится к числу водоемов второй категории. Наиболее крупные из ее многочисленных водопользователей – Ярославские нефтеперерабатывающий завод и завод Топливной аппаратуры, Ярославское отделение Северной железной дороги, фабрика «Красные ткачи». В реку поступают сбросы с 7 очистных сооружений. Ежегодно р. Которосль несет в Волгу 88 млн. м³ воды и играет значительную роль в формировании качества вод главной водной артерии Европейской части страны (Сабуров и др., 1997).

Мониторинговые наблюдения проводили в течение вегетационного периода на 15 станциях бассейна р. Которосль, в том числе на 6 наиболее крупных притоках (см. рис. 7.1). Ст. 1 – р. Которосль в черте города (стрелка), ст. 2 – р. Которосль в районе слияния с Пахмой, ст. 3 – р. Которосль ниже г. Гаврилов-Ям, ст. 4 – р. Которосль выше г. Гаврилов-Ям, ст. 5 – р. Лахость (низовье), ст. 6 – р. Лахость, ст. 7 – р. Векса (у моста), ст. 8 – р. Могза, ст. 9 – р. Устье ниже п. Борисоглеб, ст. 10 – р. Сара, ст. 11 – р. Устье (перед водозабором), ст. 12 – р. Устье выше п. Борисоглеб, ст. 13 – р. Которосль ниже п. Красные Ткачи, ст. 14 – р. Пахма, ст. 15 – р. Которосль в черте г. Ярославля (лодочная станция).

Для решения поставленной задачи было проведено одновременное исследование содержания основных загрязняющих веществ, определение острой и хронической токсичности, генотоксических эффектов, а также большого числа гидробиологических показателей. В течение вегетационного сезона 1997 г. проведено комплексное исследование р. Которосль и ее притоков в весенний, летний и осенний периоды по гидрохимическим, гидробиологическим и токсикологическим показателям.

Гидрохимический мониторинг включал измерения БПК, ХПК, содержания нефтепродуктов, аммония, нитритов, нитратов, меди, хрома, ртути, свинца, кадмия. Для оценки результатов гидрохимического анализа были использованы три наиболее общепринятых системы стандартов качества поверхностных вод: 1) система оценки загрязнения воды, основанная на степени превышения рыбохозяйственных ПДК; 2) классификация качества вод, принятая водохозяйственными органами стран-членов СЭВ; 3) комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши (Оксиук и др., 1993).

Для гидробиологического мониторинга было выбрано более 30 показателей состояния биоты, включая мониторинг микроорганизмов, фитопланктона, зоопланктона и бентоса. Такой обширный набор гидробиологических критериев качества воды был использован для того, чтобы по мере накопления информации и ее сравнения с токсикологическими и гидрохимическими показателями оптимизировать число гидробиологических и разработать на основе статистического анализа нормативы и критерии качества поверхностных вод для Верхне-Волжского региона. Использовали показатели, характеризующие состояние следующих групп организмов:

зоопланктона – 1) общая численность, 2) численность ветвистоусых, 3) численность коловраток, 4) индекс сапробности Пантле-Букка, 5) индексы разнообразия Пилоу, Бергера-Паркера и Шеннона;

фитопланктона – 6) интенсивность фотосинтеза и темновая ассимиляция ¹⁴CO₂, 7) численность фитопланктона, 8) содержание хлорофилла;

сообщества микроорганизмов водной толщи – 9) общая численность бактерий (ОЧБ), 10) численность сапрофитов (СБ), 11) численность бактерий группы кишечной палочки (БГКП), 12) численность нефтеразрушающих (НБ) бактерий; 13) численность фенолразрушающих (ФБ) бактерий; 14) индекс самоочищения;

сообщества донных микроорганизмов – 15) численность ФБ, 16) численность БГКП, 17) численность СБ, 18) численность НБ;

мейобентоса – 19) общая численность, 20) общая биомасса, 21) видовое разнообразие, 22) численность нематод, 23) численность хирономид;

макрозообентоса – 24) общая численность, 25) численность олигохет, 26) численность хирономид, 27) численность моллюсков, 28) видовое разнообразие, 29) индекс сапробности, 30) индексы Балушкиной, Тодераша, Вудивисса, Гуднайта, Пареле и др.

Ниже приводится список основных терминов и гидробиологических показателей, применявшихся при оценке качества вод и донных отложений. Принятые сокращения используются во всех таблицах данной главы.

1. Общее число бактерий (ОЧБ):

позволяет характеризовать водоемы или водотоки в целом.

2. Число сапрофитных бактерий (СБ):

показывает загрязнение органическим веществом бытового происхождения.

3. Отношение сапрофитов к ОЧБ (СБ/ОЧБ):

чем чище вода, тем меньше это отношение, выраженное в %.

4. Бактерии группы кишечной палочки (БГКП):

косвенный показатель фекального загрязнения вод.

Коли-индекс – количество кишечных палочек в 1 л воды.

5. Численность нефтяных бактерий (НБ):

позволяет судить об углеводородном загрязнении воды.

В чистых водах содержится в 1 мл несколько десятков бактериальных клеток; в загрязненных – от сотен до сотен тысяч.

6. Численность фенольных бактерий (ФБ):

позволяет судить о фенольном загрязнении воды.

В чистых водах содержится в 1 мл несколько десятков бактериальных клеток; в загрязненных – от сотен до сотен тысяч.

7. Численность олиготрофных бактерий (ОБ):

показатель концентрации органического вещества.

Чем больше ОБ, тем меньше загрязнение органическими соединениями бытового и промышленного происхождения.

8. Деструкция (минерализация) органического вещества (R_1):

характеризует распад органических и других загрязняющих веществ при участии всего биоценоза водной среды.

9. Деструкция нефти (R_2):

показывает способность микрофлоры разрушать нефть в воде исследуемого водоема.

10. Отношение R_1/R_2 :

свидетельствует о присутствии или отсутствии нефти в воде.

Если это отношение ≤ 1 , то нефть отсутствует или интенсивно идет ее разложение.

11. Первичная продукция органического вещества (фотосинтез фитопланктона) (А):

свидетельствует о наличии автохтонного органического вещества в водоемах.

Низкие значения величины А указывают на загрязнение воды или недостаток биогенных веществ.

12. Индекс самоочищения (A/R_1):

характеризует соотношение процессов фотосинтеза А и деструкции R_1 .

При $A/R_1 > 1$ качество воды высокое; < 1 – ухудшение качества воды.

13. Темновая ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ (ТА):

показатель развития бактерий, мкг С/(л-сут).

Чем выше ТА, тем активнее бактерии размножаются и разрушают органические соединения.

14. Бактериальная продукция (П):

прирост общей бактериальной биомассы за сутки.

Чем ниже величина П, тем сильнее загрязнение воды.

15. Индекс сапробности Пантле-Букка (ИС):

$$S = \sum s \cdot h / \sum h,$$

где s – индикаторная значимость вида (олигосапробы – 1, β -мезосапробы – 2, α -мезосапробы – 3, полисапробы – 4), h – относительная или абсолютная численность вида.

Для олигосапробной зоны $S = 1.0$ – 1.5 , β -мезосапробной – 1.5 – 2.5 , α -мезосапробной – 2.5 – 3.5 , полисапробной – 3.5 – 4.0 .

16. Индекс видового разнообразия Шеннона (ИШ):

$$H = - \sum_{i=1}^N \frac{N_i}{N} \cdot \log_2 \frac{N_i}{N},$$

где N_i – оценка значимости каждого вида (численность, биомасса и т.д.), N – сумма оценок значимости.

При загрязнении, эвтрофировании и ацидификации водоемов разнообразие сообществ гидробионтов снижается. $H > 3$ – чистые воды; $1 < H < 3$ – загрязненные; $H < 1$ – грязные.

17. Индекс Балушкиной (ИБ):

$$k = (\alpha_t + 0.5\alpha_{ch}) / \alpha_o,$$

где $\alpha_{ch} = N + 10$ подсем. Chironominae (N – относительная численность особей всех видов данного подсемейства в % от общей численности всех хирономид),

$\alpha_o = N + 10$ подсем. Orthoclaadiinae,

$\alpha_1 = N + 10$ подсем. Tanypodinae.

На наиболее чистых участках принимает значения от 0 до 6.5, при сильном загрязнении возрастает.

18. Индекс Вудивисса (ИВ):

определяет степень загрязнения по балльной системе от 1 до 10 в зависимости от присутствия или отсутствия тех или иных групп беспозвоночных. Чем ниже величина ИВ, тем сильнее загрязнение воды.

19. Индекс Гуднайта и Витлея (ИГ):

$$N = N_{\text{олиг.}} / N_{\text{общ.}} \cdot 100,$$

где $N_{\text{олиг.}}$ – численность олигохет; $N_{\text{общ.}}$ – общая численность организмов зообентоса.

$N < 60\%$ соответствует высокому качеству воды; $N = 60\text{--}80\%$ – ухудшению качества; $N > 80\%$ – значительной степени загрязнения.

20. Индекс Райта и Карра (ИР):

характеризует степень загрязнения по величине абсолютной численности олигохет, возрастающая с увеличением их количества.

21. Индекс Пареле (ИП):

$$D_2 = N_{\text{тубиф.}} / N_{\text{олиг.}},$$

где $N_{\text{тубиф.}}$ – численность тубифицид; $N_{\text{олиг.}}$ – суммарная численность олигохет.

$D_2 = 0.3$ – относительно чистая река; $0.31\text{--}0.54$ – слабо загрязненная; $0.55\text{--}0.79$ – загрязненная; $0.8\text{--}1.0$ – сильно загрязненная.

22. Индекс Тодераша (ИТ):

$$ИТ = N_{\text{олиг.}} / N_{\text{хирон.}},$$

где $N_{\text{олиг.}}$ – численность олигохет; $N_{\text{хирон.}}$ – численность хирономид. В чистых водах значения ИТ не превышают 1, в загрязненных – возрастают.

23. Отношение количества фильтраторов к числу детритофагов (Ф/Д):

в чистых водах $\Phi/\Delta > 1$, в загрязненных < 1 .

24. Доля моллюсков (ДМ):

относительная численность двусторчатых моллюсков в % от общей численности зообентоса. Возрастает с повышением качества воды.

Токсикологический мониторинг включал определение токсичности воды методом биотестирования. Согласно Правилам охраны поверхностных вод, природная вода не должна оказывать на гидробионтов хронического токсического воздействия. Следует отметить, что в отличие от сточных вод, критерии оценки качества природной воды по ее острой и хронической токсичности в настоящее время не разработаны, что существенно ограничивает возможность использования методов биотестирования при создании региональной классификации. В качестве тест-объектов использовали ракообразных *Ceriodaphnia affinis* и водоросль *Scenedesmus acuminates*. Генотоксический эффект определяли по количеству аномальных споруляций у водоросли *Chlorella vulgaris*.

Полученные результаты гидрохимического мониторинга за вегетационный сезон были классифицированы по трем различным системам стандартов (превышению ПДК, экологической классификации и классификации СЭВ), а затем были получены средние данные за весь период исследований. Для выявления приоритетных загрязнителей, которые вносят решающий вклад в ухудшение качества воды р. Которосль, и выбора наиболее адекватных индикаторов загрязнения, был проведен корреляционный анализ данных, полученных на основе трех сравниваемых классификаций (табл. 7.1). Результаты анализа показали принципиальную несостоятельность существующих систем стандартизации качества вод на основе гидрохимических показателей. Наибольший приоритет в системе этих трех классификаций следует отдать комплексной экологической классификации (Оксиук и др., 1993).

Наиболее убедительным примером несостоятельности системы стандартов, основанной только на использовании гидрохимических и гидрофизических показателей (ПДК), служит полное несоответствие коэффициентов корреляции по нефтепродуктам, аммонии и меди. Так, согласно классификации 1, нефтепродукты являются основными загрязняющими веществами ($r = 0.66$), в отличие от аммония, показывающего отрицательную корреляцию. В классификациях же 2 и 3 (достаточно сходных между собой) эти показатели связаны совершенно

иными корреляционными отношениями, чем в классификации 1. Тем не менее, между второй и третьей системами имеются и определенные различия. Например, во второй классификации медь и нитраты характеризуются высокими коэффициентами корреляции, тогда как в третьей корреляция отсутствует.

Таблица 7.1

Среднегодовые значения коэффициентов корреляции (r) между данными разных классификаций

Классификация 1 (превышение ПДК)		Классификация 2 (комплексная экологическая)		Классификация 3 (стран СЭВ)	
показатели	r	показатели	r	показатели	r
БПК ₅	0.37	БПК ₅	0.58	БПК ₅	0.60
ХПК	0.11	ХПК	0.81	ХПК	0.77
Нефтепродукты	0.66	Нефтепродукты	-0.14	Нефтепродукты	-0.27
Аммоний	-0.30	Аммоний	0.82	Аммоний	0.82
Нитриты	0.16	Нитриты	0.48	Нитриты	0.54
Нитраты	0	Нитраты	0.68	Нитраты	0
Фосфат	-	Фосфат	0.27	Фосфат	0.35
Медь	0.39	Медь	0.72	Медь	0

Для анализа гидробиологических показателей была использована комплексная экологическая классификация, в наибольшей степени учитывающая экосистемные характеристики водоема. Результаты классификации качества вод на 15 станциях по гидробиологическим критериям, включенным в эту классификацию, представлены в таблице 7.2.

Таблица 7.2

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по комплексной экологической классификации

Показатели		Но м е р с т а н ц и и													
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ОЧБ	(весна)	2 б	3 а	3 а	2 б	2 б	3 а	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б
СБ		4 а	4 а	4 а	2 б	2 б	3 а	3 а	4 а	2 б	3 б	3 б	3 а	3 а	2 б
БГКП		4 а	4 а	4 а	4 а	5 а	4 а	5 а	5 а	4 а	4 б	5 а	4 б	4 а	4 а
A/R ₁		5 б	5 а	5 а	5 б	5 б	5 б	5 б	5 б	5 б	5 б	5 б	5 а	5 б	5 а
ОЧБ	(лето)	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	3 а	3 а	2 б	2 б	3 а	3 а	2 б	2 б	3 а
СБ		2 б	3 а	2 б	3 б	3 а	3 а	5 а	4 а	4 а	5 а	3 б	3 а	3 б	2 б
БГКП		5 а	5 а	4 а	5 а	5 а	5 а	5 а	5 а	5 а	5 а	5 б	5 а	5 а	4 а
A/R ₁		3 а	5 б	5 б	5 а	5 а	5 а	3 а	4 а	5 а	2 б	2 б	5 б	5 б	5 б
ОЧБ	(осень)	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б
СБ		5 а	4 а	3 а	4 а	4 а	3 а	2 а	3 б	3 б	3 а	2 б	3 а	2 а	2 б
БГКП		5 а	4 а	4 а	5 а	5 а	5 а	5 а	4 а	3 а	4 б	4 а	4 а	3 б	3 б
A/R ₁		4 б	4 б	4 а	3 а	3 б	2 б	2 б	2 б	3 а	4 а	2 а	4 б	4 б	4 б
Хлорофилл <i>a</i>	(весна)	1	1	1	1	1	2 а	1	1	1	1	1	2 а	1	1
	(лето)	3 б	2 а	2 а	1	1	4 б	1	1	1	2 а	1	2 а	2 а	3 а
	(осень)	1	1	1	1	1	4 б	1	1	1	1	1	1	1	1
Биомасса фитопланктона															
	(весна)	2 б	3 а	3 а	2 б	3 а	4 а	3 а	2 б	3 а	2 б	2 б	3 б	3 а	3 б
	(лето)	4 б	3 б	4 а	2 б	2 б	4 б	2 б	2 б	2 б	3 б	3 а	3 б	3 б	4 а
	(осень)	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а	4 б	2 б	2 б	2 б	2 а	2 б	3 а	3 а	3 а
Биомасса зоопланктона															
	(весна)	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а	2 б	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а	3 а
	(лето)	3 а	2 б	3 а	3 а	3 а	3 а	2 б	2 б	2 б	3 а	2 б	3 а	3 а	3 а
	(осень)	2 б	3 а	2 б	2 б	3 а	3 а	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б	2 б
Биомасса зообентоса (средняя за сезон)		4 а	3а-3б	4а-4б	3 а	2 б	3 б	3 б	3 а	3б-4а	3а-4а	3 а	3б-4б	3б-4а	5 а

Примечание. Здесь, как и в следующих таблицах главы 7, **классы**: 2 – чистая, 3 – удовлетворительной чистоты, 4 – загрязненная, 5 – грязная; **разряды**: 2 а – чистая, 2 б – вполне чистая, 3 а – достаточно чистая, 3 б – слабо загрязненная, 4 а – умеренно загрязненная, 4 б – сильно загрязненная, 5 а – весьма грязная, 5 б – предельно грязная.

Как показали данные гидробиологических исследований, в течение вегетационного периода сезонные колебания качества воды выражены весьма слабо. В ходе анализа средних значений гидробиологических показателей, включенных в комплексную экологическую классификацию, были получены следующие результаты:

1. Обследованные станции на водосборе р. Которосль незначительно различаются между собой по качеству воды. Наиболее загрязненная вода обнаружена на станциях 1, 7, 13, 15, относительно чистая – на станциях 5, 6, 10 (см. рис. 7.1).
2. Выявлено несоответствие между большинством микробиологических показателей качества воды, с одной стороны, и характеристикам зоопланктона, фитопланктона и макрозообентоса – с другой. Кроме того, оценки степени загрязнения воды по содержанию хлорофилла *a* резко отличаются от результатов, полученных с использованием других гидробиологических показателей. Анализ данных свидетельствует о необходимости существенной доработки (адаптации) экологической классификации качества поверхностных вод с целью объективной оценки качества воды в бассейне р. Которосль и принятия соответствующих нормативов.

2.1. Бактериологические показатели

Известно, что бактериологические показатели чрезвычайно чувствительны к загрязнению воды различными веществами и могут служить «системой быстрого реагирования» на изменение качества воды. На основе мониторинга р. Которосль и ее притоков, а также анализа литературных данных (Драчев, 1964; Оксийук и др. 1993; Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко и др., 1990; Унифицированные методы..., 1985) была разработана классификация качества воды по бактериологическим показателям, адаптированная к условиям речных экосистем Верхней Волги. Предлагаемая классификация существенно отличается от известных как по нормативам, так и по числу показателей качества вод (табл. 7.3). На основе этой классификации был проведен анализ качества воды по микробиологическим показателям за весь период наблюдений (табл. 7.4).

Таблица 7.3

Классификация качества вод бассейна р. Которосль по микробиологическим показателям

Ранг	Класс	Разряд	ОЧБ, млн. кл./мл	СБ, кл./мл	СБ/ОЧБ, %	СБ/ОБ, %	ТА, мкгС/(л·сут)	R ₁ , мгО ₂ /(л·сут)	A/R ₁	БПК ₅ , мг О ₂ /л	НБ, кл./мл	ФБ, кл./мл	БГКП, тыс. кл./л
1	1	1	<0.5	<10	<0.03	<1	<0.5	<0.1	<1	<1	<1	<10	<2
2-3	2	2 а-2 б	0.5-1.0	10-100	0.03-0.1	1.0-5.0	0.5-1.0	0.1-0.3	1.0	1-2	1-10	10-100	2-6
4-5	3	3 а-3 б	1.0-2.0	100-1000	0.1-0.5	5.0-10.0	1.0-5.0	0.3-1.0	1.0-1.5	2-3	10-100	100-1000	6-10
6-7	4	4 а-4 б	2.0-5.0	1000-5000	0.5-1.0	10-20	5.0-10.0	1.0-3.0	1.5-2.0	3-5	100-1000	1000-10000	10-50
8	5	5 а	5.0-10.0	5000-10000	1.0-3.0	20-50	10-50	3.0-10	2-5	5-10	1000-5000	>10000	50-100
9	5	5 б	10.0-50.0	>10000	>3	>50	>50	>10	>5	>10	>5000	>50000	>100

Таблица 7.4

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по микробиологическим показателям (в рангах)

Номер станции	ОЧБ	СБ	СБ/ОЧБ	СБ/ОБ	ТА	R ₁	R ₁ /R ₂	БПК ₅	НБ	БГКП
1	3.8	6.5	4.5	4.8	5.7	3.8	1.5	7.5	3.8	7.8
2	3.8	6.7	3.8	3.7	5.7	4.5	2.2	6.8	2.3	8.2
3	3.2	6.3	5.2	5.7	4.5	3.2	0.8	6.3	1.5	7.3
4	3.2	6.5	4.5	4.8	4.5	4.5	0.8	6.5	0.8	6.5
5	2.5	5.7	4.5	4.8	5.0	4.5	3.0	3.8	0.8	8.2
6	3.2	5.2	4.5	3.7	5.2	3.8	1.7	4.5	0.8	9.0
7	4.5	7.0	3.8	4.2	3.2	5.2	0.8	6.2	1.7	8.2
8	3.2	6.0	5.0	6.0	4.5	4.5	4.2	3.2	1.5	8.2
9	2.5	7.5	7.0	4.8	4.5	3.8	2.3	3.8	0.8	8.2
10	3.2	6.3	5.3	4.3	5.2	3.8	3.0	3.8	1.5	6.7
11	2.5	7.3	6.3	4.2	4.5	4.5	2.3	4.5	0.8	8.7
12	2.5	5.2	4.5	3.7	5.2	3.2	4.2	3.2	0.8	7.8
13	2.5	6.5	4.5	1.7	4.5	3.2	5.3	5.2	3.0	7.3
14	2.5	5.2	3.8	4.8	4.3	3.8	4.8	5.7	3.8	6.7
15	3.2	5.8	3.8	3.0	5.7	3.8	2.3	6.8	2.3	5.8

2.2. Фитопланктон

Для разработки классификации, адаптированной к условиям региона, были использованы как собственные, так и литературные данные (табл. 7.5). На основе разработанной классификации была определена степень загрязнения р. Которосль и ее притоков в весенний, летний и осенний периоды, а также в среднем за сезон (табл. 7.6).

Таблица 7.5

Классификация качества вод бассейна р. Которосль по показателям фитопланктона

Ранг	Класс	Разряд	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	Биомасса фитопланктона, мг/м ³
1	1 – предельно чистая	1 – предельно чистая	< 2	< 0.1
2	2 – чистая	2 а – чистая	2–5	0.1–0.6
3		2 б – вполне чистая	5–10	0.6–1.2
4	3 – удовлетворительной чистоты	3 а – достаточно чистая	10–20	1.2–2.5
5		3 б – слабо загрязненная	20–40	2.5–7.5
6	4 – загрязненная	4 а – умеренно загрязненная	40–80	7.5–15
7		4 б – сильно загрязненная	80–120	15–50
8	5 – грязная	5 а – весьма грязная	120–240	50–100
9		5 б – предельно грязная	> 240	> 100

Таблица 7.6

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по показателям фитопланктона (средние за сезон)

Станции	Хлорофилл <i>a</i>		Биомасса фитопланктона	
	мкг/л	ранг	мг/м ³	ранг
1	11.2	4	5.3	5
2	11.6	4	4.7	5
3	3.6	2	4.3	4
4	4.9	2	4.7	5
5	1.8	1	3.3	3
6	2.6	2	3.7	4
7	47.4	6	6.7	7
8	1.9	1	3.3	3
9	1.4	1	3.0	3
10	1.6	1	3.3	3
11	2.2	2	3.3	3
12	1.6	1	3.3	3
13	3.9	2	4.7	5
14	4.6	2	4.3	4
15	9.4	3	5.0	5

2.3. Зоопланктон

Для оценки качества воды по характеристикам зоопланктона необходимо проводить сравнительный анализ, либо сопоставляя участки с различной степенью загрязнения, либо прослеживая эти изменения во времени. При разработке предлагаемой классификации учитывались оба параметра, с привлечением литературных данных (Бульон, 1983; Иванова, 1976; Кутикова, 1976). Анализ показателей зоопланктона проводился с использованием материалов по мониторингу бассейна р. Которосль, на основании которых была разработана адаптированная классификация (табл. 7.7). На основании разработанной классификации по состоянию зоопланктона проведена оценка качества воды (табл. 7.8).

Таблица 7.7

Классификация качества вод бассейна р. Которосль по состоянию зоопланктона

Ранг	Класс	Разряд	ИС	ИШ	Соотношение основных групп по численности, %		
					Cladocera	Copepoda	Rotatoria
1	1 – предельно чистая	1 а – предельно чистая	< 0.5	> 4.5	> 100	0–40	0–10
2	2 – чистая	2 а – чистая	0.5–1.0	5.5–4.5	60–100	0–40	0–10
3		2 б – вполне чистая	1.1–1.5	4.5–3.5			
4	3 – удовлетворительной чистоты	3 а – достаточно чистая	1.6–2.0	3.5–2.5	20–60	10–60	0–50
5		3 б – слабо загрязненная	2.1–2.5	2.5–2.0			
6		4 а – умеренно загрязненная	2.6–3.0	2.0–1.5			

7	4 – загрязненная	4 б – сильно загрязненная	3.1–3.5	1.5–1.0	0–20		
8		5 а – весьма грязная	3.6–4.0	1.0–0.5			
9	5 – грязная	5 б – предельно грязная	> 4.0	< 0.5	0–10	0–100	0–100

Таблица 7.8

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по состоянию зоопланктона

Станции	Сапробность		Видовое разнообразие		Соотношение основных групп по численности			
	ИС	Ранг	ИШ	Ранг	Cladocera, %	Copepoda, %	Rotatoria, %	Ранг
1	1.7	4	2.9	4	10.4	50.7	38.9	6.5
2	1.7	4	2.3	5	10.1	61.6	28.3	6.5
3	1.6	4	2.9	4	3.8	48.7	47.5	8.5
4	1.6	4	2.0	5	9.8	4.7	85.5	8.5
5	1.6	4	2.9	4	12.5	43.8	43.7	6.5
6	1.7	4	3.0	4	22.6	53.7	23.7	4.5
7	1.7	4	2.7	4	9.9	8.4	81.7	8.5
8	1.4	3	1.7	6	5.0	50.0	45.0	8.5
9	1.6	4	1.9	6	14.3	35.7	50.0	6.5
10	1.6	4	2.2	5	1.7	5.0	93.3	8.5
11	1.6	4	1.8	6	7.3	13.8	78.9	8.5
12	1.6	4	1.5	6	10.7	10.7	78.6	6.5
13	1.7	4	2.3	5	14.9	20.9	64.2	6.5
14	1.6	4	2.8	4	29.4	68.0	2.6	4.5
15	1.7	4	3.2	4	30.7	43.3	26.0	4.5

2.4. Состояние макрозооценоза

При оценке антропогенной нагрузки на пресноводную экосистему важно правильно выбрать достаточно представительные организмы-биоиндикаторы и определить их характеристики, наиболее чувствительные к определенным воздействиям. Один из самых удобных индикаторов состояния водной экосистемы – сообщество макрозообентоса, характеристики которого относительно стабильны в пространстве и во времени. Поэтому сообщества донных животных, в отличие от бактерио- и зоопланктона, более длительное время сохраняют следы воздействия и служат индикаторами продолжительного загрязнения.

Санитарное состояние р. Которосль оценивали по следующим критериям:

- 1) индикаторная значимость отдельных видов, входящих в состав зообентосного сообщества;
- 2) соотношение количественных показателей различных групп зообентоса (Балушкина, 1987; Пареле, 1973; Goodnight, Whitley, 1961; King, Ball, 1964; Woodiwiss, 1964);
- 3) видовое разнообразие (индексы видового богатства, разнообразия и доминирования).

Исходя из состояния макрозообентоса в весенний, летний и осенний периоды была разработана классификация качества вод, учитывающая региональные особенности абиотических и биотических факторов (табл. 7.9). На основе этой классификации была проведена оценка качества воды (табл. 7.10).

Таблица 7.9

Классификация качества вод бассейна р. Которосль по состоянию макрозообентоса

Ранг	Класс	Разряд	И н д е к с ы						
			ИБ	ИВ	ИГ	ИР	ИТ	ИШ	ИС
1	1	1	< 0.14	> 10	0	0	0	> 3.5	< 0.5
2	2	2 а	0.14–0.5	9–10	0	0	0	> 3.5	0.5–1.0
3		2 б	0.5–1.08	9–10	0–10	0	0–0.5	3.0–3.5	1.0–1.5
4	3	3 а	1.08	7–8	10–30	0–100	0.5–1.5	2.0–3.0	1.5–2.0
5		3 б	1.08–3.0	6	30–50	100–1000	1.5–4.5	1.0–2.0	2.0–2.5
6	4	4 а	3.0–6.5	4–5	50–70	1000–2000	4.5–14.5	0.8–1.0	2.5–3.0
7		4 б	6.5–9.0	2–3	70–80	2000–5000	> 14.5	0.6–0.8	3.0–3.5
8		5 а	9.0–11.5	< 2	80–100	> 5000	> 14.5	0.5–0.6	3.5–4.0

9	5	5 6	> 11.5	< 2	80–100	> 5000	> 14.5	< 0.5	> 4.0
---	---	-----	--------	-----	--------	--------	--------	-------	-------

Таблица 7.10

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по состоянию зообентоса

Номер станции	И н д е к с ы													
	ИБ		ИВ		ИГ		ИР		ИТ		ИШ		ИС	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1	6.5	6.0	3-4	6.5	34-65	5.5	700	5.0	0.14-1.07	3.5	0.98	6.0	3.0-3.6	7.5
2	6.5-11.0	7.5	2-4	6.5	8-42	4.5	550	5.0	1.00-6.00	5.0	1.68	5.0	2.2-2.8	6.0
3	6.5	6.0	2-4	6.5	9-24	3.5	150	5.0	0.10-0.14	3.0	1.26	5.0	1.9-2.4	4.5
4	5.1-6.5	6.0	2-6	6.0	12-85	6.0	2000	6.0	0.20-1.50	3.5	1.22	5.0	2.9-3.2	6.5
5	6.5	6.0	2-4	6.5	0-24	3.5	100	4.0	0.100	3.0	0.93	6.0	1.5-1.7	4.0
6	5.8-6.5	6.0	4-5	6.0	0-20	3.5	100	4.0	0.06-0.07	3.0	1.22	5.0	1.2-1.4	3.0
7	6.5-7.2	7.0	2-4	6.5	15-96	6.0	800	5.0	0.66	4.0	1.28	5.0	2.4	5.0
8	3.8-8.1	6.5	2-4	6.5	0-24	3.5	300	5.0	0.19-0.23	3.0	1.77	5.0	2.0-2.4	5.0
9	1.0-6.5	4.5	3-8	6.0	9-66	4.5	216	5.0	0.21-4.00	4.0	1.98	5.0	2.0	4.0
10	2.1-6.5	5.5	5-7	5.0	0-35	4.0	380	5.0	0.83	4.0	1.65	5.0	2.3-2.8	5.5
11	6.5	6.0	6	5.0	16-77	5.5	350	5.0	0.50	3.0	1.24	5.0	1.6-2.8	5.0
12	2.9-6.5	5.5	3-7	5.5	0-26	3.5	250	5.0	0.12-16	5.0	1.72	5.0	1.5-2.0	4.0
13	6.5	6.0	2-7	5.5	16-86	6.0	1900	6.0	1.70	5.0	1.24	5.0	1.9-3.3	6.0
14	1.1-6.5	5.5	2	7.0	58-96	7.0	10000	8.0	1.7-28.6	6.0	1.00	6.0	2.4-2.8	5.5
15	6.5-7.0	7.0	2-3	7.0	86-96	8.0	2500	7.0	7.0-15.0	6.5	0.98	6.0	3.0-3.9	8.0

Примечание. 1 – пределы варьирования показателя за сезон, 2 – средний ранг за сезон.

2.5. Гидрохимические показатели

Разработка классификации качества воды на основе мониторинга гидрохимических показателей в бассейне р. Которосль проводилась на основе комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши (Оксиук и др., 1993), литературных данных по аммонии (Thurston et al., 1979), а также собственных материалов по нефтепродуктам, (табл. 7.11). На основе этой классификации выполнено картирование степени загрязнения воды в регионе (табл. 7.12).

Таблица 7.11

Классификация качества вод бассейна р. Которосль по гидрохимическим показателям

Ранг	Класс	Разряд	БПК, мг О ₂ /л	ХПК, мг О ₂ /л	НП, мкг/л	Аммоний, мг N/л	Нитриты, мг N/л	Нитраты, мг N/л	Фосфат, мг P/л	Медь, мкг/л	Хром, мкг/л	Ртуть, мкг/л	Свинец, мкг/л	Кадмий, мкг/л
1	1	1	<0.4	<8	<2.5	<0.017	<0.001	<0.05	<0.005	<1	<2	<0.1	<2	<0.1
2	2	2 а	0.4-0.7	8-12	<2.5	0.017-0.036	0.001-0.002	0.05-0.20	0.005-0.015	<1	<2	<0.1	<2	<0.1
3		2 б	0.8-1.2	13-18	<2.5	0.037-0.069	0.003-0.005	0.21-0.30	0.016-0.030	<1	<2	<0.1	<2	<0.1
4	3	3 а	1.3-1.6	19-25	<2.5	0.07-0.99	0.006-0.010	0.31-0.50	0.031-0.050	<1	<2	<0.1	<2	<0.1
5		3 б	1.7-2.1	26-30	<2.5	0.100-0.169	0.011-0.020	0.51-0.70	0.051-0.100	1-5	2-5	0.1-0.5	2-5	0.1-0.5
6	4	4 а	2.2-4.0	31-40	2.5-25	0.170-0.336	0.021-0.050	0.71-1.00	0.101-0.200	6-10	6-10	0.6-1.0	6-10	0.6-1.0
7		4 б	4.1-7.0	41-60	25.5-50	0.337-0.836	0.051-0.100	1.01-2.50	0.201-0.300	11-25	11-25	1.1-2.5	11-25	1.1-2.5
8	5	5 а	7.1-10.0	61-80	50.5-250	0.837-1.667	0.101-0.300	2.51-4.00	0.301-0.600	26-50	26-50	2.6-5.0	26-50	2.6-5.0
9		5 б	>10.0	>80	>250	>1.667	>0.300	>4.00	>0.600	>50	>50	>5.0	>50	>5.0

Примечание. НП – нефтепродукты.

Таблица 7.12

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по гидрохимическим показателям (в рангах)

Показатели	С т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
БПК	7	7	6	6	5	6	7	5	6	5	6	5	6	6	7
ХПК	6	5	4	4	6	7	5	3	3	2	3	2	4	4	4
Нефтепродукты	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Аммоний	6	6	6	6	7	7	6	5	6	6	6	6	6	7	6

Нитриты	6	6	6	6	5	6	5	5	6	5	6	6	6	6	5
Нитраты	5	5	5	5	5	6	2	4	4	4	4	4	4	5	4
Фосфат	6	6	6	6	6	6	5	6	6	6	6	6	7	7	6

2.6. Токсичность воды

В настоящий момент результаты биотестирования токсичности воды включаются только в систему комплексной экологической классификации (Оксиюк и др., 1993). Однако в этой классификации отсутствуют четкие критерии оценки качества вод по материалам острых и хронических биотестов. В этой связи не представляется возможным провести классификацию данных по мониторингу токсичности на цериодафниях и водорослях, а также выполнить анализ корреляционных связей между гидрохимическими и токсикологическими показателями. Для такого анализа необходима разработка дополнительных нормативов качества воды на основе биотестирования токсичности. Выводы, которые можно сделать при сравнении гидрохимических и токсикологических данных, носят качественный характер ввиду отсутствия количественных стандартов токсичности воды на основе биотестирования.

Поскольку единых критериев оценки токсичности воды по результатам биотестирования не существует, исходя из собственных экспериментальных и полевых исследований была разработана классификация токсичности поверхностных вод с использованием ракообразных и водорослей (табл. 7.13). На основе предложенной классификации выполнена оценка эколого-токсикологической ситуации на 15 станциях бассейна р. Которосль в течение вегетационного периода (табл. 7.14).

Таблица 7.13

Классификация качества вод в бассейна р. Которосль по результатам мониторинга токсичности

Ранг	Класс	Разряд	Водоросли			Цериодафния	
			Наличие аномальных спорующий у <i>Chlorella vulgaris</i>	Снижение численности <i>Sc. quadricauda</i> , %		Выживаемость	
				в хроническом опыте (14 сут)	в остром опыте (96 ч)	в хроническом опыте (32 сут), сут	в остром опыте (48 ч), ч
2	2	2 а	—	—	—	—	—
3		2 б	—	—	—	—	—
4	3	3 а	+	—	—	—	—
2		3 б	+	50–70	—	2–8	—
6	4	4 а	+	70–90	50–70	8–16	2–8
7		4 б	+	> 90	70–90	16–32	8–16
8	5	5 а	+	> 90	> 90	> 32	> 16
9		5 б	+	> 90	> 90	> 32	> 16

Примечание. При наличии токсичности указано нетоксичное разведение; (–) – не отличается, (+) – отличается от контроля.

Таблица 7.14

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль по среднесезонным токсикологическим показателям (в рангах)

Станции	Водоросли			Цериодафния	
	Наличие аномальных спорующий у <i>Chlorella vulgaris</i>	Снижение численности <i>Sc. quadricauda</i>		Выживаемость	
		в хроническом опыте (14 сут)	в остром опыте (96 ч)	в хроническом опыте (32 сут)	в остром опыте (48 ч)
1	0	1.3	5.7	5.0	5.3
2	0	2.7	5.0	5.7	5.3
3	1.0	4.7	4.7	5.7	5.3
4	2.0	4.3	4.7	5.0	5.0
5	1.0	4.7	4.7	4.3	5.0
6	2.0	3.0	5.0	4.3	5.0
7	1.0	4.3	4.7	5.3	5.3
8	2.0	4.3	4.7	4.3	5.0
9	1.0	4.3	4.7	4.3	5.0
10	2.0	5.3	4.7	4.3	5.0
11	2.0	4.3	4.7	4.3	5.0
12	1.0	4.3	4.7	4.3	5.0

13	1.0	5.0	4.7	4.3	5.3
14	1.0	3.0	5.0	5.0	5.0
15	1.0	5.3	4.7	5.0	5.0

2.7. Картирование качества воды на основе приоритетных показателей

Необходимость создания региональных стандартов и нормативов качества вод очевидна, поскольку токсичность многих веществ в значительной степени зависит от ионного состава воды, pH, температуры и содержания растворенного органического вещества. Кроме того, флора и фауна разных регионов существенно различаются как в количественном, так и в качественном отношении. Поэтому единой для России системы стандартов качества вод не может существовать в принципе. Реки бассейна Верхней Волги сходны по ионному составу и биоте, что позволяет довольно точно оценить качество вод в регионе на основе классификации, разработанной по результатам мониторинга р. Которосль и ее притоков.

На основе анализа корреляционных связей между исследованными критериями степени загрязнения вод был сделан выбор приоритетных показателей, которые в первую очередь позволяют объективно оценить качество воды в том или ином районе Верхне-Волжского региона. При этом мы исходили из того, что для подобной оценки достаточно иметь набор из 10–12 показателей, включающих в себя прежде всего гидробиологические (характеризующие состояние экосистемы), токсикологические (отражающие общую токсичность воды для гидробионтов) и гидрохимические критерии. Такому подходу к оценке обобщенной степени загрязнения воды соответствует коэффициент корреляции отдельных показателей со средним значением выше 0.5. Выполненное аналитическое исследование показало, что из всего множества изучаемых параметров такому коэффициенту корреляции отвечают только 11 приоритетных показателей. Таким образом, на основе проведенного мониторинга по гидробиологическим, гидрохимическим и токсикологическим показателям качества воды разработана классификация, адаптированная для рек Верхне-Волжского региона (табл. 7.15), и проведено картирование степени загрязнения воды в р. Которосль (табл. 7.16, рис. 7.1).

Таблица 7.15

Классификация качества вод на основе приоритетных показателей для Верхне-Волжского региона

Ранг	БПК	Гидробиологические								Токсикологические	
		Хл <i>a</i>	ИГ	ИС	НБ, кл./мл	ИБ	ОЧБ, млн. кл./мл	ИР	ИБ	ВЦ _{остр.}	ВЦ _{хр.}
1	<0.4	<2	0	<0.5	<1	<0.14	<0.15	0	>10	–	–
2	0.4-0.7	2-5	0	0.5-1.0	1-10	0.14-0.5	0.5-1.0	0	9-10	–	–
3	0.8-1.2	5-10	0-10	1.0-1.5	1-10	0.5-1.08	0.5-1.0	0	9-10	–	–
4	1.3-1.6	10-20	10-30	1.5-2.0	10-100	0.5-1.08	1.0-2.0	0-100	7-8	–	–
5	1.7-2.1	20-40	30-50	2.0-2.5	10-100	1.08-3.0	1.0-2.0	100-1000	5-6	–	2-8
6	2.2-4.0	40-80	50-70	2.5-3.0	100-1000	3.0-6.5	2.0-5.0	1000-2000	4-5	2-8	8-16
7	4.1-7.0	80-120	70-80	3.0-3.5	100-1000	6.5-9.0	2.0-5.0	2000-5000	2-3	8-16	16-32
8	7.1-10.0	120-240	80-100	3.5-4.0	1000-5000	9.0-11.5	5.0-10.0	>5000	<2	>16	>32
9	>10.0	>240	100	>4.0	>5000	>11.5	10.0-50.0				

Примечание. Хл *a* – хлорофилл *a*, мкг/л; ВЦ_{остр.} – выживаемость *Ceriodaphnia* в остром опыте, ч; ВЦ_{хр.} – то же в хроническом опыте, сут; (–) – не отличается от контроля.

Таблица 7.16

Оценка качества воды в бассейне р. Которосль на основе приоритетных показателей (в рангах)

Станции	БПК	Хл <i>a</i>	ИГ	ИС	НБ	ИБ	ОЧБ	ИР	ИБ	ВЦ _{остр.}	ВЦ _{хр.}	Средняя ±SD
1	7	4	5.5	7.5	3.8	6.0	3.8	5	6.5	5.3	5.0	5.4±1.2
2	7	4	4.5	6.0	2.3	7.5	3.8	5	6.5	5.3	5.7	5.2±1.5
3	6	2	3.5	4.5	1.5	6.0	3.2	5	6.5	5.3	5.7	4.4±1.6
4	6	2	6.0	6.5	0.8	6.0	3.2	6	6.0	5.0	5.0	4.8±1.8
5	5	1	3.5	4.0	0.8	6.0	2.5	4	6.5	5.0	4.3	3.8±1.8
6	6	2	3.5	3.0	0.8	6.0	3.2	4	6.0	5.0	4.3	4.0±1.6
7	7	6	6.0	5.0	1.7	7.0	4.5	5	6.5	5.3	5.3	5.5±1.5
8	5	1	3.5	5.0	1.5	6.5	3.2	5	6.5	5.0	4.3	4.1±1.7
9	6	1	4.5	4.0	0.8	4.5	2.5	5	6.0	5.0	4.3	3.9±1.7
10	5	1	4.0	5.5	1.5	5.5	3.2	5	5.0	5.0	4.3	4.0±1.5
11	6	2	5.5	5.0	0.8	6.0	2.5	5	5.0	5.0	4.3	4.2±1.7
12	5	1	3.5	4.0	0.8	5.5	2.5	5	5.5	5.0	4.3	3.8±1.6

13	6	2	6.0	6.0	3.0	6.0	2.5	6	5.5	5.3	4.3	4.8±1.5
14	6	2	7.0	5.5	3.8	5.5	2.5	8	7.0	5.0	5.0	5.1±1.8
15	7	3	8.0	8.0	2.3	7.0	3.2	7	7.0	5.0	5.0	5.6±2.0

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 7.15. SD – среднее квадратическое отклонение.

Результаты картирования качества вод в бассейне р. Которосль показывают, что наибольшая степень загрязнения наблюдается на станциях, расположенных ближе к г. Ярославлю (ст. 9–11) и в р. Пахма (ст. 14). Менее загрязнены воды р. Которосль в районе г. Гаврилов-Ям и п. Красные Ткачи (ст. 3, 4, 13). Наименьшая степень загрязнения отмечена на ст. 12, 6, 10.

3. Разработка региональной классификации качества донных отложений в бассейне р. Которосль

Основная задача исследования состояла в разработке классификации качества донных отложений по состоянию сообществ бактерио- и макрозообентоса, адаптированной к условиям водоемов и водотоков Ярославской и смежных областей. Исследование донных сообществ р. Которосль и ее притоков проводили в течение вегетационного периода (весна, лето, осень) 1997 г. по общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1984; Унифицированные методы..., 1985).

3.1. Микробиологические показатели

Микроорганизмы – удобные объекты для определения степени экологического риска и оценки состояния экосистем в зависимости от силы и характера антропогенного воздействия. Кроме того, микроорганизмы играют существенную роль в процессах самоочищения. Широкий набор ферментов позволяет им использовать и трансформировать различные органические и неорганические соединения, способствуя их переводу на последующие трофические уровни. Схема определения качества воды на основе показателей бактериопланктона разрабатывалась на протяжении многих лет (Амбразене, 1974; Драчев, 1964; Оксийук и др., 1993; Разумов, 1932; Романенко, 1979, 1990; Felfoldy, 1976; и др.). Иловые отложения, существенно отличающиеся по физическим и химическим свойствам в различных типах водоемов, в значительной мере отражают состояние водоема в целом. Большая часть трудноразлагаемых органических соединений, в том числе техногенных отходов, накапливается в грунтах и в дальнейшем подвергается распаду. Химический анализ обнаруживает значительное количество гемицеллюлоз, клетчатки, битумов, лигнинов, гумусовых веществ. Соответствующие бентосные микроорганизмы разлагают эти вещества как в аэробных, так и в анаэробных условиях (Кузнецов и др., 1985). По присутствию и степени развития в грунтах некоторых специфических групп бактерий может быть установлено наличие минеральных и органических соединений определенного класса как естественного, так и техногенного происхождения. В связи с этим возникает необходимость проведения исследований бактериобентоса, способствующих определению характера загрязнений и разработки критериев оценки качества грунтов в различных водоемах и водотоках. В этом направлении рядом исследователей накоплены обширные материалы (Буторин, 1991; Гак, 1975; Дзюбан, 1987, 1992; Драбкова, 1981; Косолапов, 1996; Кузнецов и др., 1985; Максимова и др., 1991, 1995; Разумов, 1932; Романенко, 1985, 1990; Толоконникова и др., 1976; Buckley, 1998; Chapman, 1989; Holm et al., 1992; Larsson, Lemkemeter, 1989; Walker, Cripe, 1988).

Для разработки экологической классификации качества грунтов необходимо использовать структурно-функциональные показатели бактериобентоса: специфические группы бактерий (сульфатредуцирующие, целлюлозоразрушающие и денитрифицирующие), а также интенсивность процессов, осуществляемых ими в круговороте серы, углерода и азота (редукция сульфатов, распад целлюлозы, метаногенез и восстановление нитратов до свободного азота). При этом важно знать характер загрязнителей и гидрохимическую ситуацию в водоеме и, в зависимости от этого, изучать определенные показатели бактериобентоса. Если такая информация отсутствует, то достаточно определить общее число бактерий и сапрофитов – показатели, отражающие уровень накопления органических веществ (ОВ). Высококчувствительным индикатором загрязнения ОВ бытового происхождения являются бактерии группы кишечной палочки. Их численность косвенно отражает степень фекального загрязнения воды, оцениваемую с помощью Колли-индекса (количество клеток в 1 л воды). Число нефтяных бактерий свидетельствует о загрязнении углеводородами. О наличии фенола судят по количеству фенолразрушающих бактерий. Из функциональных показателей для определения качества грунтов применяют общую деструкцию органического вещества (аэробную и анаэробную). В случае отсутствия аэробной деструкции микроорганизмы могут использовать кислород нитратов, сульфатов и т.д., а в грунтах при этом развиваются определенные группы микроорганизмов. После получения подобной информации необходимо выбрать показатели, объективно отражающие экологическую ситуацию в водоеме. Абсолютные величины функциональных показателей не могут служить критериями загрязнения грунтов, но дают представление о физиологическом состоянии бактериобентоса в каждом конкретном водоеме (Косолапов, 1996; Косолапов, Намсараев, 1995; Намсараев и др., 1995; Романенко, 1985).

На основе полученных данных по естественной и антропогенной эвтрофикации нами была разработана классификация качества грунтов в водоемах и водотоках верхневолжского бассейна, испытывающих бытовое и промышленное загрязнение. С этой целью были использованы данные по Верхней Волге (Буторин, 1991; Дзю-

бан, 1992; Дзюбан и др., 1998; Косолапов, 1996; Косолапов, Намсараев, 1995; Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко, 1985; Романенко и др., 1969; 1990), а также по водохранилищам Нижней Волги и южной части оз. Байкал, загрязняемой стоками целлюлозно-бумажного комбината (Дзюбан, 1979; Иватин, 1969, 1973; Катрецкий, 1976; Максимова и др., 1991, 1995; Намсараев и др., 1995). Все эти материалы способствовали установлению градаций величин показателей бактериобентоса в зависимости от степени загрязнения (табл. 7.17).

Таблица 7.17

Классификация качества донных отложений бассейна р. Которосль по показателям бактериобентоса

Класс	Разряд	ОЧБ, млрд. кл./мг*	СБ тыс. кл./мг*	БГКП, тыс. кл./л	НБ, кл./мл	СРБ, тыс. кл./мл	ФБ, тыс. кл./мл	МГ, мл CH ₄ /(л·сут)	СР, мг S/(кг·сут)	R ₁ , мг O ₂ /(м ² ·сут)
2	2 а	0.5-1.0	50-100	100-200	10-100	10-100	10-50	0.01-0.1	0.01-0.5	50-100
	2 б	1.0-5.0	100-200	200-500	100-1000	100-1000	50-100	0.1-0.5	0.5-1	100-200
3	3 а	5-10	200-500	500-1000	10 ³ -10 ⁴	10 ³ -10 ⁴	100-500	0.5-1.0	1-10	200-500
	3 б									
4	4 а	10-20	500-1000	10 ³ -10 ⁴	10 ⁴ -10 ⁵	10 ⁴ -10 ⁵	500-1000	1.0-5.0	10-50	500-1000
	4 б	20-50	10 ³ -10 ⁴	10 ⁴ -5·10 ⁴	10 ⁵ -10 ⁶	10 ⁵ -10 ⁶	10 ³ -10 ⁴	5-10	50-100	1000-5000
5	5 а	50-100	10 ⁴ -10 ⁶	5·10 ⁴ -5·10 ⁶	10 ⁶ -10 ⁷	10 ⁶ -10 ⁷	10 ⁴ -10 ⁵	10-50	> 100	> 5000
	5 б	> 100	> 10 ⁶	> 5·10 ⁶	> 10 ⁷	> 10 ⁷	> 10 ⁵	> 50	< 0.1	< 50

Примечание. **Классы:** 2 – чистые, 3 – удовлетворительной чистоты, 4 – загрязненные, 5 – грязные. **Разряды:** 2 а – чистые, 2 б – вполне чистые, 3 а – достаточно чистые, 3 б – слабо загрязненные, 4 а – умеренно загрязненные, 4 б – сильно загрязненные, 5 а – весьма грязные, 5 б – предельно грязные. **Показатели:** СРБ – сульфатредуцирующие бактерии, МГ – метаногенез; СР – сульфатредукция. * – мг сырого грунта.

Микробиологический контроль грунтов водоемов и водотоков на современном уровне, с использованием накопленных сведений о жизнедеятельности специализированных групп гетеротрофных бактерий, позволяет обосновать дополнительные критерии оценки качества воды в водоемах на ближайшую и отдаленную перспективу. Для санитарно-микробиологической характеристики грунтов значение имеет определение количества сапрофитных бактерий и бактерий группы кишечной палочки, а также оценка их относительной численности. В водоемах и водотоках, испытывающих антропогенное воздействие – как бытовое, так и техногенное, жизнедеятельность бактериобентоса и бактериопланктона подвержена сезонным колебаниям. По этой причине для установления уровня загрязнения необходимо проводить мониторинговые наблюдения в течение годового цикла. Практически все данные получены исследователями по единой методике, за исключением оценки ОЧБ, которую в последние 5 лет определяли эпифлуоресцентным методом (Кузнецов, Дубинина, 1989).

Постоянное поступление органических и неорганических соединений в грунты привело к смене экологической ситуации: формировались бентосные группы бактерий, разлагающие определенный класс загрязнителей. Там, где накопление этих веществ происходило в отсутствие кислорода, сульфатов и нитратов, распад ОВ приводил к образованию метана. Если же эти соединения присутствовали, то разрушение ОВ сопровождалось процессами денитрификации и сульфатредукции. В обоих случаях возникает опасность вторичного загрязнения водоемов. При наличии углеводородного и фенольного загрязнений развивались соответствующие группы бактерий.

При классификации степени загрязнения донных отложений бассейна р. Которосль по состоянию сообщества донных микроорганизмов использовали следующие показатели: общее число бактерий (ОЧБ), количество сапрофитных (СБ), нефтяных (НБ) и фенольных (ФБ) бактерий, а также бактерий группы кишечной палочки (БГКП). Микробиологический анализ грунтов свидетельствует, что исследуемый бассейн испытывает антропогенные воздействия разной силы (табл. 7.18–7.19, рис. 7.1). Так, максимальный уровень **ОЧБ** был зарегистрирован летом (1.7–90.0 млрд. кл./л) и осенью (0.6–87.0 млрд. кл./л). Повышенные величины ОЧБ в весенне-летний период наблюдали в р. Лахость (ст. 6), в р. Пахма (ст. 14) и в районе ее слияния с р. Которосль (ст. 2). К началу октября значения ОЧБ снизились, и лишь на станциях, расположенных ниже г. Гаврилов-Ям, в р. Устье ниже п. Борисоглеб и в черте г. Ярославля, отмечено их увеличение.

Таблица 7.18

Численность микроорганизмов в грунтах р. Которосль и ее притоков весной 1997 г.

Номер станции	ОЧБ, млрд. кл./мл	СБ, тыс. кл./мл	БГКП, тыс. кл./л	ФБ, тыс. кл./мл	НБ, кл./мл
1	12.0	610	1100	500	0
2	56.0	180	700	220	1000
3	1.0	145	500	80	1000
4	0.6	220	700	410	1000
5	12.0	530	16000	700	100
6	65.0	500	4000	570	0
7	43.0	1600	500	450	0
8	30.0	560	1500	500	100

9	20.0	450	3000	1700	0
10	18.0	60	1000	20	0
11	7.5	520	50000	550	0
12	35.0	160	300	250	10
13	12.0	30	200	470	10000
14	87.0	1000	1000	112	10000
15	3.0	80	200	460	1000

Таблица 7.19

Численность микроорганизмов в грунтах р. Которосль и ее притоков летом 1997 г.

Номер станции	ОЧБ, млрд. кл./мл	СБ, тыс. кл./мл	БГКП, тыс. кл./мл	НБ, кл./мл	ФБ, тыс. кл./мл
1	24.0	360	4400	0	610
2	91.0	85	6000	0	44
3	1.7	580	29000	0	63
4	1.0	340	60000	0	880
5	18.5	400	1000	0	700
6	72.0	436	4000	0	616
7	26.0	750	41000	0	1380
8	24.0	2100	43000	0	2450
9	25.0	460	5000	10	380
10	18.0	420	6000	0	560
11	19.0	200	11000	0	320
12	11.0	290	5000	10	220
13	25.0	201	37000	0	340
14	72.0	110	4000	0	120
15	24.0	630	17000	10	1000

Таблица 7.20

Численность микроорганизмов в грунтах р. Которосль и ее притоков осенью 1997 г.

Номер станции	ОЧБ, млрд. кл./мл	СБ, тыс. кл./мл	БГКП, тыс. кл./л	НБ, кл./мл
1	0.6	120	27000	0
2	0.6	480	200000	0
3	6.5	930	3000	0
4	0.6	20.0	27000	0
5	2.0	930	7000	0
6	1.5	970	40000	100
7	1.7	800	200000	100
8	36.0	100	100000	0
9	13.8	260	5000	0
10	38.0	300	40000	0
11	100.0	700	27000	0
12	14.5	900	1000	0
13	37.0	800	46000	0
14	40.0	480	8000	100
15	38.0	500	70000	100

Таблица 7.21

**Оценка качества донных отложений в бассейне р. Которосль по характеристикам бактериобентоса
(на основе среднегодовых данных)**

Номер станции	ОЧБ	СБ	БГКП	ФБ	НБ*
1	4 а	3 а-б	4 б	4 а	2 а
2	4 б	3 а-б	5 а	3 а-б	3 а-б
3	2 б	4 а	4 б	2 а	3 а-б
4	2 а	3 а-б	4 б	4 а	3 а-б
5	4 а	4 а	4 а	4 а	2 б
6	4 б	4 а	4 б	4 б	—
7	4 б	4 б	5 а	4 а	—
8	4 б	4 а	4 б	4 б	2 б
9	4 б	3 а-б	4 а	4 б	—
10	4 б	3 а-б	4 б	3 а-б	—

11	4 б	3 а-б	5 а	3 а-б	–
12	4 б	3 а-б	4 а	3 а-б	2 а
13	4 б	3 а-б	4 б	3 а-б	4 а
14	5 а	4 а	4 а	3 а-б	4 а
15	4 б	3 а-б	4 б	4 а	3 а-б

Примечание. * – в расчетах использованы данные за весенне-летний период. Прочерк – отсутствие данных.

Численность **сапрофитов** в весенний период была максимальной в реках Векса (ст. 7) и Пахма (ст. 14) – более 1.5 и 1 млн. кл./мл соответственно. Минимальное значение (менее 100 тыс. кл./мл) было зарегистрировано в иловых отложениях рек Сара и Которосль – ниже п. Красные ткачи, а также в черте г. Ярославля (лодочная станция). В двух последних пунктах минимальная численность сапрофитов, очевидно, связана либо с наличием токсичных для микрофлоры соединений, либо с дефицитом легкоусвояемого ОВ, которое минерализовалось зимой. Осенью число сапрофитных бактерий было наибольшим в грунтах станции ниже г. Гаврилов-Ям, в реках Лахость, Векса и Которосль (ниже п. Красные ткачи). Однако их количество не превышало 1 млн. кл./мл, а самое низкое содержание (менее 20 тыс. кл./л) отмечено выше г. Гаврилов Ям (см. табл. 7.18–7.21). Летом количество сапрофитов значительно увеличилось в грунтах р. Устье ниже п. Борисоглеб, и составило более 2 млн. кл./мл, тогда как в грунтах р. Пахмы оно упало почти в 5 раз.

Со сточными водами городов и рекреационных зон в водоемы привносятся также **БГКП**, которые могут создавать потенциальную эпидемиологическую опасность. Как видно из табл. 7.18–7.21, их численность в грунтах составляет 0.5–1 млн. кл./л весной и 5.0–60 летом, достигая максимума у населенных пунктов. Осенью БГКП также присутствовали в грунтах в значительных количествах. Наибольшее их число было отмечено в р. Векса, а также в месте слияния рек Пахма и Которосль. Ниже г. Гаврилов-Ям и в р. Сара количество БГКП уменьшалось. Согласно классификации Григорьевой (1976), грунты изученного бассейна следует считать сильнозагрязненными.

Нефтяные и фенольные бактерии – это обычные гетеротрофные микроорганизмы, широко распространенные в водоемах и в местах сильного загрязнения нефтью (Лаптева, 1973; Романенко и др., 1990; Larsson, Lemkemeter, 1989). Они также присутствуют на биотопах, обогащенных ОВ животного и растительного происхождения, т.е. в отдельных ситуациях эти группы бактерий не являются индикаторами техногенного загрязнения. Тем не менее, при наличии фенолов и нефтяных соединений их численность может возрасть в несколько раз. Обычно в чистых водоемах число фенольных и нефтяных бактерий в грунтах не превышает 100 тыс. и 100 кл./мл соответственно, а в загрязненных грунтах количество этих микроорганизмов достигает 1 млн. и 10 тыс. кл./мл соответственно. Самая низкая численность фенольных бактерий отмечена в весенне-летний период в реках Сара, Пахма и Которосль (ниже г. Гаврилов-Ям). Высокий же уровень загрязнения обнаружен в реках Могза, Векса, Устье и Которосль в черте г. Ярославля, особенно в летний период (см. табл. 7.18–7.21). Максимальное количество нефтяных бактерий (1–10 тыс. кл./мл) выявлено весной в р. Которосль в таких населенных пунктах, как г. Гаврилов Ям, п. Красные Ткачи, г. Ярославль (лодочная станция), а также в р. Пахма. Летом и осенью НБ практически не встречались, что, очевидно, связано с интенсивным распадом нефти под воздействием организмов бактериобентоса. Этому способствовало и наличие легкоусвояемого ОВ, которое летом синтезируется фитопланктоном, а осенью выделяется при отмирании водорослей. Весной же, в период паводка, развитие нефтяных и фенольных бактерий лимитируется низкой температурой, а также поступлением с водосборной площади большого количества нефтепродуктов и фенольных соединений.

3.2. Характеристики макрозообентоса

Состояние макрозообентоса обусловлено условиями среды, формирующими видовой состав сообществ и влияющими на исход межвидовых взаимодействий (Шуйский, 1998). К числу основных факторов среды относятся структура и качество грунта. Характер седиментов определяет тип донного сообщества. Поэтому загрязнение донных отложений при антропогенном воздействии неизбежно вызывает изменение многих структурно-функциональных характеристик сообществ макрозообентоса, достаточно четко выделяемых путем сравнения нарушенных биоценозов с эталонными (т.е. формирующимися в отсутствие внешнего воздействия). Изучив структуру зообентоса в фоновых условиях и на загрязненных участках, а также, оценив степень деградации последних, можно определить уровни загрязнения седиментов. Например, при изучении воздействия нефтехимических комплексов четко выделяются 4 типа донных сообществ: нетронутые, промежуточные, нарушенные и деградированные (Pore, Thornley, 1994). Известно существование достаточно четких взаимосвязей между некоторыми характеристиками зообентоса и донных отложений. Так, изменение окислительно-восстановительного потенциала в зоне донных отложений позволяет оценить их состояние и условия жизни в бентали. Видовое богатство зообентоса возрастает с увеличением окислительно-восстановительного потенциала. При этом состав видов и численность их популяций изменяется. Сложный характер наблюдаемых изменений зависит от уровня толерантности конкретных видов донных беспозвоночных к загрязнителю данной природы. В соответствии с этим одни виды увеличивают свою численность, другие снижают, третьи достигают максимального развития (Wildhaber, Schmitt, 1998).

Загрязнение седиментов полициклическими ароматическими углеводородами и тяжелыми металлами сопровождается закономерным снижением общей численности зообентоса. Состав и разнообразие зообентосных сообществ в загрязненных и незагрязненных седиментах различны. При таком типе загрязнения происходит смена типичных реофильных видов донных беспозвоночных высокотолерантными к загрязнителям видами (Barak, Mason, 1989; Farara et al., 1994). При этом токсичность загрязненных грунтов гораздо выше для гомотопных беспозвоночных (моллюсков, пиявок, турбеллярий, ракообразных и олигохет) по сравнению с гетеротопными насекомыми (Скальская, 1990).

При различном уровне загрязнения в сообществах наблюдаются следующие перестройки. На слабое воздействие реагируют только моллюски-фильтраторы (в первую очередь сферииды), плотность которых снижается (Бисеров и др., 1990). При среднем уровне воздействия в 3–10 раз уменьшается роль беспозвоночных-фильтраторов и доминируют детритофаги, что происходит за счет выпадения всех гомотопов, за исключением олигохет. При этом формируется переходный тип сообществ, в котором преобладают хирономиды. В случае сильного воздействия в сообществах присутствуют всего 1–2 вида олигохет, обладающих высокой толерантностью к загрязнителю. По тем же причинам при усилении загрязнения снижается видовое разнообразие и общая численность зообентоса. В условиях хронического загрязнения часто наблюдается повышение толерантности и эврибионтности многих донных видов, что затрудняет оценку состояния среды по видовому составу. Так, на некоторых участках Северного Каспия обеднение видового разнообразия зообентоса отмечено только при достаточно сильном загрязнении нефтепродуктами (Аминова, 1997).

Исследования взаимосвязи качества и структуры грунтов с составом зообентосных сообществ показали, что структура последних в большей степени коррелирует с типом субстрата, чем с его качеством (Ruggiero, Merchant, 1979). Поэтому во многих случаях виды-индикаторы, скорее всего, не могут быть обнаружены ввиду отсутствия необходимых местообитаний, а не из-за качества воды и седиментов (Arthur, Horning, 1969). Разные группы зообентоса отличаются по степени предпочтения того или иного состава и типа грунта. Хирономиды предпочитают песок глине, а ил – песку (Krecher, Lancaster, 1933; Percival, Whitehead, 1929; Wene, 1940). Для развития моллюсков неблагоприятны илистые субстраты (Ellis, 1936). Симулиды предпочитают ил, а многие виды поденок и ручейников – камни на песке (Wu, 1931).

При сравнении структуры донных сообществ, развивающихся на одинаковых субстратах, многими исследователями отмечена различная степень деградации сообществ в зависимости от степени загрязнения. Существенные различия в характеристиках сообществ на загрязненных и чистых участках реки могут быть положены в основу разработки критериев качества седиментов.

Многие исследователи показывают наличие тесной взаимосвязи между характеристиками бентоса (встречаемостью представителей разных подклассов и семейств, плотностью макрозообентоса и его отдельных групп), с одной стороны, и показателями загрязнения седиментов – с другой. При этом полностью отсутствует корреляция загрязненности грунтов с видовым и таксономическим богатством донных сообществ (Paller, Specht, 1997; Wildhaber, Schmitt, 1998). Следовательно, достаточно надежные критерии качества седиментов должны быть основаны на использовании количественных характеристик зообентоса и его групп.

Важно учитывать особенности реакции различных групп беспозвоночных на загрязнение. Обычно при загрязнении седиментов происходит резкое сокращение количества олигохет (Lang, Lang-Dobler, 1979; Milbrink, 1987; Wiederholm, 1987). Уровень накопления загрязняющих веществ в теле водных насекомых, обитающих в грунте лишь на протяжении какой-то определенной части своего жизненного цикла, невысок. Поэтому насекомые в большинстве случаев не могут использоваться для оценки качества седиментов (Goton et al., 1998). Среди них надежными индикаторами загрязнения донных отложений могут служить только личинки хирономид, отличающиеся от других насекомых высокой представленностью и доминированием на мягких субстратах в пресных водоемах различного типа (Hudson, Ciborowski, 1994).

Скорость накопления загрязняющих веществ тесно связана с особенностями питания гидробионтов. Беспозвоночные с фильтрационным типом питания в большей мере характеризуют состояние водной толщи, в то время как детритофаги, пропуская детрит вместе с седиментами через пищеварительный тракт и накапливая в теле загрязняющие вещества из седиментов, характеризуют, прежде всего, загрязнение грунтов. Чувствительность данных методов оценки качества грунтов уменьшается при длительном антропогенном загрязнении, когда сообщество формируется эврибионтными беспозвоночными, адаптированными к воздействию загрязнителя. Поэтому достаточно информативным оказывается соотношение численности стенобионтных и эврибионтных видов в сообществе.

Некоторые исследователи при оценке качества грунтов используют так называемый триадный подход (Флеров и др., 2000), включающий анализ количества загрязняющих веществ в грунте, оценку состояния бентосных сообществ и определение токсичности донных отложений. Состояние бентосных сообществ авторы характеризуют с помощью 7 структурно-функциональных показателей (общая численность и биомасса; индексы видового богатства и разнообразия; индекс Пареле, основанный на составе олигохет; индекс сапробности и показатель КИСС). Последний из этих критериев (КИСС) – комбинированный индекс состояния сообщества – интегрирует все измеренные показатели и позволяет оценить состояние сообщества по относительным величинам, полученным путем сравнения со средним уровнем (Баканов и др., 1999). При этом донные отложения классифицируют, располагая их в порядке ухудшения качества – от наилучшего (КИСС минимален) до наихудшего (КИСС максимален). Таким образом, из анализа современной литературы можно заключить, что зообентический индекс

качества седиментов должен включать показатели, отражающие видовое разнообразие сообществ, индикаторную значимость отдельных видов, роль олигохет (особенно тубифицид), хирономид и двустворчатых моллюсков.

Для характеристики степени загрязнения донных отложений бассейна р. Которосль по состоянию зообентосных сообществ применялись следующие показатели: общая численность макрозообентоса и его основных групп (олигохет, хирономид, моллюсков и др.), индексы разнообразия Шеннона и сапробности Пантле-Букка, а также индексы Балушкиной, Тодераша, Вудивисса, Гуднайта, Пареле.

При изучении макрозообентоса мягких грунтов (ил, илистый песок, глина) в прибрежье р. Которосли и ее притоков (Пахмы, Лахости, Сары, Могзы и Вексы) обнаружено 70 видов беспозвоночных. Наибольшим видовым богатством выделялась группа Chironomidae. К числу доминантных видов относились: **олигохеты** *Tubifex newaensis*, *Isochaetides michaelsoni*, *Limnodrilus hoffmeisteri*; **хирономиды** *Camptochironomus tendens*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Pentapedilum exectum*, *Polypedilum scalaenum*, *Ablabesmya phatta*, *Procladius sp.*, *Microtendipes pedellus*, *Stictochironomus crassiforceps*; **моллюски** *Sphaerium nitidum*, *Pisidium inflatum*, *Bithynia tentaculata*.

Распределение зообентоса было связано, в первую очередь, с особенностями гидрологического режима и типом биотопа. По численности доминировали малощетинковые черви, хирономиды и моллюски, представленные на отдельных участках реки в разном соотношении (табл. 7.22–7.27). Среди других обитателей грунта, объединенных в группу Varia, наиболее многочисленны поденки, стрекозы, водные жуки и мокрецы. Сезонная динамика численности и биомассы макрозообентоса носила сходный характер. Наименьшая численность всех групп донного сообщества наблюдалась в весенний период, что объясняется значительным повышением уровня воды в реке в период весеннего половодья, ставшего разрушительным для биоценозов фактором. В этот период в изученных ценозах на большинстве станций доминировали олигохеты и хирономиды (см. табл. 7.22–7.27). В летний и осенний периоды общие показатели численности зообентоса были сопоставимы. Летом выделялись сообщества на станциях 7, 9, 12, 15, достигающие высокой численности за счет массового развития хирономид (ст. 7, 9, 12) и олигохет (ст. 15), а осенью максимальные показатели зообентоса наблюдались на ст. 13 и 14 вследствие массового развития олигохет. В осенний период относительная численность олигохет была очень высокой на ст. 7, 14, 15 (86–96%) и незначительной на ст. 3, 5, 6, 8, 10. Относительное обилие хирономид было максимальным на ст. 1, 3, 5, 6, 8 и 10 (более 60%).

Таблица 7.22

Абсолютная численность основных групп макрозообентоса в бассейне р. Которосль весной 1997 г., экз./м²

Численность организмов	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Хирономиды	420	200	50	480	–	200	270	610	390	150	90	390	150	150	150
Олигохеты	450	550	20	100	60	30	200	90	200	150	120	100	100	–	2400
Моллюски	240	100	–	30	100	50	–	–	60	60	120	–	60	–	100
Ручейники	–	–	–	–	–	90	–	–	60	30	60	–	90	–	–
Поденки	–	–	–	60	–	–	–	–	30	60	90	–	–	–	–
Диптера	70	–	30	40	–	–	90	–	30	–	30	–	30	–	–
Стрекозы	–	–	–	60	40	–	–	–	30	–	–	–	60	–	–
Веснянки	–	–	–	–	–	–	–	–	30	–	–	–	–	–	–
Пиявки	120	–	–	–	–	30	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Мокрецы	–	300	–	30	–	–	40	–	30	–	–	60	60	50	–
Общая	1300	1150	100	800	200	400	600	700	860	450	510	550	550	200	2650

Примечание. Здесь, а также в табл. 7.24 и 7.26 прочерк – отсутствие организмов в пробе.

Таблица 7.23

Структурные характеристики сообществ макрозообентоса в бассейне р. Которосль весной 1997 г.

Показатель	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ИШ	0.94	1.65	0.80	1.35	0.80	1.40	1.33	0.90	2.02	1.44	1.24	0.80	0.98	0.99	1.32
ИГ	39	42	10	12	5	6	30	5	66	5	16	14	16	–	96
Ф/Д	0	0.10	0	0.04	1.0	0	0	0	0.09	0.25	0.12	0	0.06	0	0

ДМ	0	0.08	0	0.33	0.50	0.12	0	0	0.07	0.13	0.23	0	0.10	0.04	0
ИТ	1.07	2.75	0.10	0.20	0.10	0.05	0.66	0.10	4.00	0.05	0.50	16	0.60	–	6.25
ИП	0.54	0.66	0	0.50	0.40	0	0.40	0.99	0	0	0.30	0.99	0.66	0	0.98

Таблица 7.24

Абсолютная численность основных групп макрозообентоса в бассейне р. Которосль летом 1997 г., экз/м²

Численность организмов	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Хирономиды	1500	100	700	–	1100	1400	6100	1600	1900	600	–	3300	–	300	800
Олигохеты	600	100	100	2200	–	100	500	300	400	500	300	400	1700	300	4200
Моллюски	–	1400	100	400	–	200	–	–	300	200	600	200	200	–	500
Ручейники	–	100	100	100	–	–	–	–	200	100	100	–	–	–	200
Поденки	–	–	–	–	100	–	–	–	–	200	–	100	–	–	–
Диптера	–	–	–	–	400	–	–	–	100	–	–	500	–	–	–
Вислокрылки	–	–	–	–	–	100	–	–	100	–	–	–	–	–	–
Веснянки	–	–	–	–	–	–	–	–	100	–	–	–	–	–	–
Пиявки	–	–	–	–	1400	–	900	–	–	–	–	–	–	–	–
Мокрецы	–	–	–	–	–	–	–	–	100	–	–	–	–	–	–
Общая	2100	1700	1000	2700	3000	1800	7500	1900	3200	1600	1000	4500	1900	600	5700

Таблица 7.25

Структурные характеристики сообществ макрозообентоса в бассейне р. Которосль летом 1997 г.

Показатель	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ИШ	1.09	1.71	2.02	0.82	1.40	1.28	1.68	1.92	2.56	1.83	1.33	2.23	0.72	1.24	1.48
ИГ	65	28	24	85	24	20	15	24	9	35	44	26	86	58	90
Ф/Д	0	4.60	0.10	0.17	0	0.23	0	0	0.10	0.10	1.50	0.04	0.09	0	0.09
ДМ	0	0.80	0.10	0.70	0	0.11	0	0	0.09	0.12	0.67	0.40	0.10	0.09	0.10
ИТ	0.40	1.00	0.14	–	0.10	0.07	0.08	0.19	0.21	0.83	–	12.00	–	1.00	7.00
ИП	3.0	2.2	1.9	2.9	1.6	1.4	2.4	2.3	2.0	2.3	2.4	1.5	3.2	2.4	3.4

Таблица 7.26

Абсолютная численность основных групп макрозообентоса в бассейне р. Которосль осенью 1997 г., экз/м²

Численность организмов	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Хирономиды	1550	1000	2500	1350	2000	1500	–	1300	–	950	–	–	1200	500	–
Олигохеты	650	500	250	2000	200	100	1000	300	650	250	550	–	2050	20000	1000
Моллюски	250	500	100	500	–	–	–	100	150	100	350	150	250	200	150
Ручейники	–	–	–	–	100	300	–	100	–	50	–	–	–	–	–
Поденки	–	–	–	–	–	–	–	–	–	50	–	100	–	–	–
Диптера	–	–	–	–	–	–	100	200	–	–	–	100	–	–	–
Стрекозы	–	–	–	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–	–	–
Мокрецы	–	–	–	200	–	–	–	–	–	–	50	50	600	–	–
Жуки	–	–	–	–	–	–	–	100	–	100	–	650	50	–	–
Общая	2450	2000	2850	4050	2300	1900	1100	2100	800	1550	950	1050	4150	20700	1150

Таблица 7.27

Структурные характеристики сообществ макрозообентоса в бассейне р. Которосль осенью 1997 г.

Показатель	Н о м е р с т а н ц и и														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ИШ	1.07	1.17	0.98	1.48	0.62	0.98	0.84	1.58	1.09	1.46	1.10	1.36	1.24	1.22	0.84

ИГ	34	30	9	49	9	5	96	14	25	15	77	0	49	96	86
Ф/Д	0.30	0.30	0.02	0.12	0	0	0	0.04	0.02	0.07	0.59	0.10	0.16	0.001	0.10
ДМ	0.28	0.25	0.03	0.12	0	0	0	0.05	0.18	0.06	0.40	0.15	0.50	0.001	0.10
ИТ	0.14	6.00	0.10	1.47	0.10	0.06	–	0.23	–	–	–	–	1.70	28.60	6.25
ИП	0.80	0.66	0.20	0.60	0.80	0.80	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0	1.00	1.00	0.90

На основе данных о составе и численности макрозообентоса на различных участках р. Которосль и ее притоков была разработана региональная система классификации качества донных отложений (табл. 7.28). В соответствии с этой классификацией (с использованием среднегодовых данных) произведена оценка качества грунтов на различных станциях (табл. 7.29).

Таблица 7.28

Классификация качества седиментов в бассейне р. Которосль по характеристикам макрозообентоса

Класс	Разряд	Балл	Степень загрязнения	ИШ	ИП	ИГ	ИТ	ДМ	Ф/Д
2 – чистые	2а	1	чистые	> 3	0-0.3	0-10	0-0.49	> 40	> 10
	2 б	2	вполне чистые	3.0-2.7	0.31-0.4	10-30	0-0.49	> 40	1.0-10
3 – удовлетвори- тельной чистоты	3 а	3	достаточно чистые	2.7-2.0	0.41-0.54	30-50	0.5-0.99	40-10	1.0-0.9
	3 б		слабо загрязненные						
4 – загрязненные	4 а	4	умеренно загрязненные	2.0-1.5	0.55-0.7	50-70	1.0-1.5	10-0.5	0.9-0.5
	4 б	5	сильно загрязненные	1.5-1.0	0.71-0.79	70-80	1.51-4.4	0.5-0.1	0.5-0.3
5 – грязные	5 а	6	весьма грязные	1.0-0.5	0.8-0.95	80-90	4.5-14.5	< 0.1	0.3-0.01
	5 б	7	предельно грязные	0.5-0	0.96-1.0	90-100	> 14.5	< 0.1	0.01-0

Таблица 7.29

**Оценка качества седиментов в бассейне р. Которосль по характеристикам макрозообентоса
(на основе среднегодовых данных)**

Станции	ИШ	ИП	ИГ	ИТ	ДМ	Ф/Д
1	4 б	4 б	4 а	3 а-б	4 б	5 а
2	4 а	3 а-б	3 а-б	4 а	4 б	5 а
3	3 а-б	4 а	2 б	4 а	5 а	5 а
4	4 б	3 а-б	4 а	2 б	4 б	5 а
5	4 а	3 а-б	4 а	2 б	4 а	2 б
6	4 б	2 а	2 б	2 б	4 б	–
7	4 а	4 а	2 б	3 а-б	–	–
8	3 а-б	5 а	2 б	2 б	–	–
9	3 а-б	3 а-б	2 б	4 а	4 б	5 а
10	4 а	3 а-б	2 б	3 а-б	4 б	4 б
11	4 а	4 а	3 а-б	3 а-б	4 а	5 а
12	3 а-б	4 б	3 а-б	5 а	4 а	–
13	5 а	4 а	4 а	3 а-б	5 а	5 а
14	4 б	5 а	5 а	4 а	5 а	–
15	4 б	5 а	5 а	5 а	5 а	–

Примечание. Прочерк – отсутствие данных.

3.3. Картирование по обобщенным показателям

Как известно, уровни и скорости накопления загрязняющих веществ являются наибольшими в бактериальной пленке, средними в макробеспозвоночных и минимальными – в рыбах. Установлено, что более мелкие организмы накапливают загрязнители в большем количестве, чем крупные (Farara et al., 1994). Поэтому оценка загрязнения донных отложений должна проводиться одновременно по трем компонентам экосистемы: бактериобентосу, мейобентосу и макрозообентосу. Первым по скорости реакции на загрязнение является бактериобентос, что особенно важно при выявлении однократного воздействия. После прекращения воздействия представители макрозообентоса выводят накопленные загрязненные вещества в окружающую среду значительно дольше по сравнению с бактериобентосом. Благодаря способности бентосных беспозвоночных длительно сохранять следы воздействия, а также изменять состав и физико-химическую структуру донных отложений через обменные процессы на границе раздела «дно – водная толща» (Жукова, 1997), макрозообентос становится важным индикатором процесса вторичного загрязнения при мониторинге качества седиментов. Использование уровня АТФ как меры развития бактерий в донных отложениях позволяет оценить уровень загрязнения донных отложений и токсичность их для бентических организмов (Cote et al., 1998).

О наличии взаимосвязи бактериобентоса и макрозообентоса в реках изученного бассейна свидетельствуют достаточно высокие корреляции между количественными характеристиками этих двух групп организмов. Достоверная корреляция между исследованными показателями чаще всего наблюдалась в летний и осенний перио-

ды года и практически отсутствовала в весенний период, что связано с сезонными особенностями развития микробиального и зообентосного сообществ. В наибольшей степени совпадали оценки качества грунтов, основанные на количестве сапрофитов и олигохет (в т.ч. сем. Tubificidae), а также на общем числе бактерий и индексе разнообразия зообентоса по Шеннону (коэффициенты корреляции 0.62–0.75). Эти критерии наиболее показательны и могут считаться приоритетными (табл. 7.30).

Таблица 7.30

Коэффициенты корреляции между показателями зообентоса и бактериобентоса в бассейне р. Которосль (по среднегодовым значениям)

Показатели зообентоса	Х а р а к т е р и с т и к и б а к т е р и о б е н т о с а						
	Численность бактерий					фотосинтез	деструкция
	ОЧБ	НБ	БГКП	ФБ	СБ		
Общая численность	–0.51	0.68	–	0.69	0.54	0.47–0.49	0.39–0.42
ИШ	–	–	–	–	0.64	–	–
ИГ	–	–	0.61	–0.46	–0.56	–	–
ДМ	–	–0.35	–	–0.56	–0.60	–	–
ИТ	–	–0.53	–	–0.48	от –0.45 до –0.68	–	–
ИП	0.75	–	0.50	–0.57	–0.77	–	–

Примечание. Прочерк – коэффициент корреляции $-0.35 < \rho < 0.35$.

Существование взаимосвязи между основными показателями состояния бактериобентоса и зообентоса позволило разработать обобщенную классификацию для оценки качества седиментов. Наиболее доступными, удобными и адекватными ситуации в водоеме (табл. 7.31) следует считать 2 микробиологических критерия (численность сапрофитов и общее количество бактерий) и 2 зоологических (видовое разнообразие макрозообентоса и относительная численность олигохет сем. Tubificidae).

Таблица 7.31

Обобщенная классификация качества грунтов для Верхне-Волжского региона

Класс	Ранг	Степень загрязнения	Баллы	ОЧБ, млрд. кл./мл	СБ, тыс. кл./мл	ИШ	ИП
Предельно чистые	1	1 а – предельно чистые	0	< 0.5	< 50	> 3	0–0.3
Чистые	2	2 а – чистые	1	0.5–1.0	50–100	> 3	0–0.3
	3	2 б – вполне чистые	2	1.0–5.0	100–200	3.0–2.7	0.3–0.4
Удовлетворительной чистоты	4	3 а – достаточно чистые	3	5–10	200–500	2.7–2.0	0.4–0.55
	5	3 б – слабо загрязненные	3	5–10	200–500	2.7–2.0	0.4–0.55
Загрязненные	6	4 а – умеренно загрязненные	4	10–20	500–1000	2.0–1.5	0.55–0.70
	7	4 б – сильно загрязненные	5	20–50	10^3 – 10^4	1.5–1.0	0.70–0.80
Грязные	8	5 а – весьма грязные	6	50–100	10^4 – 10^5	1.0–0.5	0.80–0.95
	9	5 б – предельно грязные	7	> 100	> 10^5	0.5–0	0.95–1.00

По результатам мониторинговых исследований бассейна р. Которосль (см. табл. 7.18–7.21 и 7.22–7.27) на основе обобщенной классификации состояния донных сообществ (см. табл. 7.31) было проведено картирование грунтов бассейна р. Которосль (табл. 7.32, рис. 7.1).

Таблица 7.32

Оценка качества донных отложений в бассейне р. Которосль на основе обобщенных показателей (в баллах)

Станции	ИШ	ИП	ОЧБ	СБ	Средний балл
1	5	5	4	3	4.25±0.96
2	4	3	5	3	3.75±0.96
3	3	4	2	4	3.25±0.96
4	5	3	1	3	3.00±1.63
5	4	3	4	4	3.75±0.50
6	5	1	5	4	3.75±1.89
7	4	4	5	5	4.50±0.57
8	3	6	5	4	4.50±0.91
9	3	3	5	3	3.50±0.50
10	4	3	5	3	3.75±0.96
11	4	4	5	3	4.00±0.81

12	3	5	5	3	4.00±1.15
13	6	4	5	3	4.50±1.29
14	5	6	6	4	5.25±0.96
15	5	6	4	3	4.50±1.29

В результате, донные отложения изученных рек могут быть охарактеризованы следующим образом. Наиболее загрязненными следует считать донные отложения на ст. 14. (р. Пахма), которые по степени загрязнения оцениваются как *сильно загрязненные*. Грунты р. Которосли в нижнем течении (ст. 1, 15) и в районе п. Красные Ткачи (ст. 13), а также донные отложения р. Векса (ст. 7) и р. Устье ниже г. Борисоглеб (ст. 8) соответствуют разряду *умеренно загрязненных*. Донные отложения на остальных исследованных станциях характеризовались *слабым загрязнением*, при этом наиболее чистым является средний участок р. Которосль (ст. 3–4). Грунты, относящиеся к классу *чистых*, в изученном бассейне не обнаружены.

Таким образом, предложенная региональная классификация опирается на экосистемный подход к оценке степени загрязнения воды и донных отложений. В связи с этим в ней, в отличие от других классификаций, на первый план выходят гидробиологические показатели. Благодаря использованию токсикологических тестов, проводившихся одновременно с анализом состояния гидробионтов, а также с учетом наиболее надежных гидрохимических показателей (таких как БПК₅), впервые была разработана классификация по результатам биотестирования. Все это позволило создать новую комплексную эколого-токсикологическую классификацию качества воды и грунтов для рек Верхне-Волжского региона, включающую в себя гидробиологические, токсикологические и гидрохимические показатели (всего более 30). Эта классификация ориентирована на решение различных задач, связанных с определением качества поверхностных вод.

Возможностью комплексного изучения такого множества разнообразных показателей в настоящее время, очевидно, не располагает ни одна лаборатория в России. В связи с этим был проведен математический анализ вклада отдельных показателей в суммарную оценку состояния качества воды в водотоках. Установлено, что более половины характеристик, используемых при оценке степени загрязнения, являются избыточными и только создают дополнительные трудности. Поэтому был выделен ряд наиболее эффективных критериев качества вод – как гидробиологических, так и токсикологических. Наряду с этими характеристиками необходима также информация об основных гидрохимических и гидрофизических параметрах водоема, поскольку токсические эффекты антропогенных воздействий на биоту зачастую определяются ионным составом, температурой воды и другими факторами.

Предложенная классификация, являющаяся на сегодняшний день наиболее полной и адекватной для Верхне-Волжского региона, все же не в состоянии охватить каждое из звеньев водной экосистемы. Тем не менее, при оценке воздействия тех или иных видов хозяйственной деятельности на качество водной среды имеется возможность из всей совокупности критериев целенаправленно выбрать несколько важнейших показателей. При этом каждый водопользователь должен иметь в виду, что в предложенной классификации 5–6 ранги загрязнения соответствуют такому состоянию экосистемы, за которым может наступить экологический кризис.

Мониторинг бассейна р. Которосль показал, что группа исследователей из 3–4 человек в состоянии провести оценку качества водной среды по гидробиологическим показателям в достаточно крупном регионе и получить результаты, не только характеризующие состояние водной среды, но и позволяющие разработать региональную классификацию качества вод и донных отложений. При этом для реального мониторинга качества воды в Верхне-Волжском регионе необходимо проводить периодические исследования 3–4 раза в год на основе предложенной классификации.

Функционирование и относительная стабильность водных экосистем в значительной мере определяются скоростью притока и оттока воды и веществ. Качество воды любого водного объекта начинает формироваться на водосборе и обусловлено как особенностями географической провинции, так и деятельностью человека на всей территории бассейна.

На протяжении большей части своей истории люди избавлялись от отходов за счет природных процессов. Однако демографический взрыв в сочетании с возрастающим расходом сырья и энергии привел к поступлению в окружающую среду огромного количества отходов, которые оказывают негативное воздействие на водные экосистемы.

В данной главе будет рассмотрено химическое загрязнение водных ресурсов, представляющее собой увеличение содержания нежелательных веществ неорганической и органической природы, являющихся (полностью или в основном) побочным результатом деятельности человека.

1. Источники загрязнения

Регион Верхней Волги характеризуется высокой степенью хозяйственного освоения и сложной структурой промышленного и сельскохозяйственного природопользования, что обусловило возникновение самых различных источников загрязнения.

Точечные источники загрязнения. Общее количество источников сброса сточных вод в Верхне-Волжском регионе составляет около 1000, из них 60% – стоки промышленных предприятий, 24% – сельскохозяйственные и 16% – коммунально-бытовые стоки. По степени очистки сточные воды разделяются на три категории: неочищенные (23%), недостаточно очищенные (65%) и условно чистые (12%). Доля источников неочищенных вод наиболее высока в Вологодской, Ярославской и Ивановской областях, недостаточно очищенных – в Костромской области. Самая низкая обеспеченность очистными сооружениями наблюдается в Ивановской (47%) и Вологодской (61%) областях. Большинство из действующих очистных сооружений работает с перегрузкой и не обеспечивает необходимого качества очистки по всем параметрам (Ланцова и др., 1997). Ежегодный объем сточных вод по данным областных Комитетов охраны окружающей среды и природных ресурсов исчисляется миллионами кубических метров (рис.8.1).

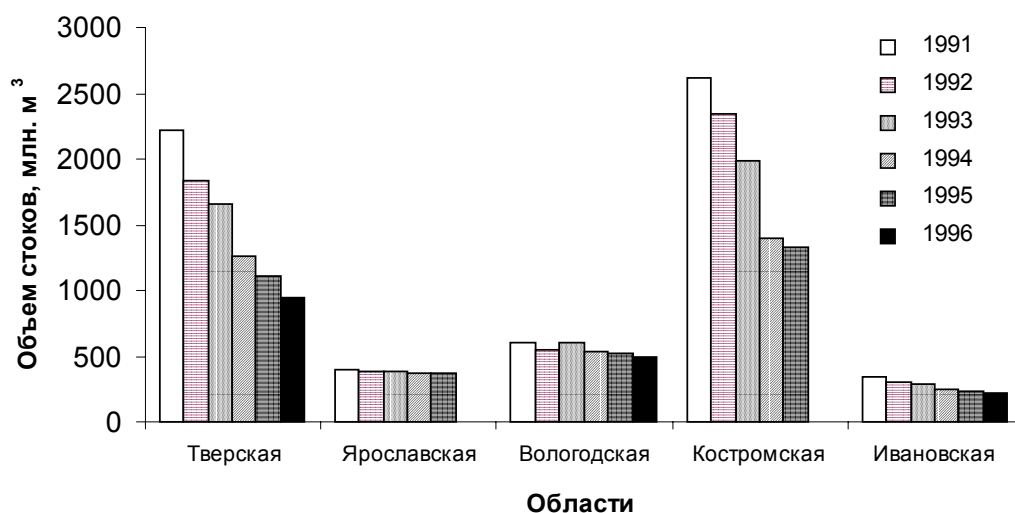


Рис. 8.1. Объем сточных вод в Верхне-Волжском регионе (1991–1996 гг.)

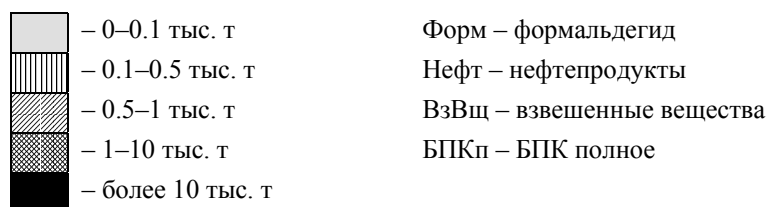
Со сточными водами в водоемы и водотоки поступают взвешенные вещества, легкоокисляемые органические вещества (определяемые по биохимическому потреблению кислорода – БПК), фосфор (фосфаты), соединения азота (азот аммонийный, нитриты, нитраты), сульфаты, хлориды, нефтепродукты, синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ), железо, медь, цинк, никель, фтор, формальдегид и другие компоненты. Объем, состав и концентрации загрязняющих веществ в стоках зависят от специфики предприятий, технологических процессов и эффективности очистных сооружений. Особенностью промышленных стоков является наличие в них токсических веществ (тяжелые металлы, полициклические ароматические углеводороды, полихлорированные бифенилы, фенолы, сероводород и сульфиды, метан, формальдегид, метанол, бензол, толуол, цианиды, роданиды и др.). Для коммунально-бытовых и сельскохозяйственных стоков характерно высокое содержание взвешенных и органических веществ, биогенов. В местах сброса промышленных сточных вод наблюдается накопление в донных отложениях тяжелых металлов, нефтепродуктов, полициклических аромати-

ческих углеводородов, полихлорированных бифенилов (Козловская, Герман, 1997; Инвентаризация и ранжирование..., 1997).

По данным областных Комитетов охраны окружающей среды и природных ресурсов, сброс загрязняющих веществ в водные объекты ежегодно измеряется тысячами тонн. Наибольшая масса приходится на взвешенные и органические вещества, биогены, сульфаты и хлориды (рис. 8.2).

Область	Год	БПКп	ВзВщ	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	P	NH ₄ ⁺	Нит- раты	Нит- риты	СПАВ	Fe	Cu	Zn	Ni	Cr	Cd	Форм	Нефт
Вологодская	1991																	
	1992																	
	1993																	
	1994																	
	1995																	
Ярославская	1991																	
	1992																	
	1993																	
	1994																	
	1995																	
Костромская	1991																	
	1992																	
	1993																	
	1994																	
	1995																	
Тверская	1991																	
	1992																	
	1993																	
	1994																	
	1995																	
Ивановская	1991																	
	1992																	
	1993																	
	1994																	
	1995																	

Рис. 8.2. Содержание загрязняющих веществ в сточных водах Верхне-Волжского региона



Диффузные источники. К диффузным источникам относятся поверхностные стоки с сельскохозяйственных угодий, территорий промышленных предприятий и селитебных зон; загрязнения, поступающие из атмосферы с дымовыми и газовыми выбросами предприятий и транспорта или образующиеся при использовании водоемов и водотоков для судоходства и рекреации. Интенсивность и характер смыва с поверхности суши определяются климатическими факторами: количеством и частотой атмосферных осадков, продолжительностью таяния снега и др. При наличии ливневой канализации и значительной загрязненности поверхностного стока сбросы в водоемы и водотоки ливневых и талых вод без их предварительной очистки наносят серьезный вред водным экосистемам. Ливневые и талые воды можно отнести к категории точечных источников загрязнения. Непременные компоненты поверхностного стока – взвешенные вещества, органические вещества, биогены, нефтепродукты и тяжелые металлы (табл. 8.1, 8.2).

Таблица 8.1

Состав паводковых и ливневых вод с территории г. Конаково (Иваньковское водохранилище) (Ланцова, 1998)

Показатели	Ливневый сток	Паводковый сток
Разведение, при котором исчезает запах	10–20	10–50
Взвешенные вещества, мг/л	465–933	26.8–1600
БПК ₅ , мгО/л	3–36	4–42
БПК ₂₀ , мгО/л	–	14–72
ХПК, мгО/л	176–240	80–120
Нефтепродукты, мг/л	6.3	0.15–2.8

**Средние и максимальные концентрации компонентов поверхностного стока г. Костромы (1994–1995)
(Ланцова и др., 1997)**

Компоненты	ПДК, мг/л	Дождевой сток, мг/л	Талые воды, мг/л	Вынос с террито- рии города, т/год
Взвешенные вещества		50/250	800/2300	6000
Органические вещества (БПК ₅)	3.0	6.5/16.8	19/25	180
Азот аммонийный	0.4	1.1/14	2.1/15	24
Азот нитритный	0.02	0.045/0.15	0.12/0.35	1
Фосфаты	0.2	0.8/1.4	0.9/2.7	10
Нефтепродукты	0.05	1.5/6.7	25/120	240
Медь	0.001	0.08/0.24	0.017/0.138	0.5
Железо	0.1	0.8/4.9	10/27.1	96
Никель	0.01		0.05	
Цинк	0.01		0.07/0.14	
Кадмий	0.005		0.0015/0.0028	
СПАВ			0.2/0.6	

Примечание. Перед чертой – средняя концентрация, после черты – максимальная концентрация.

Так, содержание нефтепродуктов в поверхностном стоке г. Конаково в отдельных случаях превышало гигиенические и рыбохозяйственные нормативы в 126 раз (см. табл. 8.1). В то же время, в устье р. Данховка, испытывающей нагрузку поверхностного стока г. Конаково, концентрация нефтепродуктов составляла 0.7–2.15 мг/л; в створе Ивановского водохранилища в черте г. Конаково – 0.13–1.55 мг/л (Ланцова, 1998). Для стоков с территорий промплощадок характерно наличие ряда специфических веществ. По данным областных Комитетов охраны окружающей среды и природных ресурсов, поверхностный сток предприятий химической и нефтехимической промышленности содержит хром, цинк, алюминий, метанол, толуол; прокатных и сталелитейных предприятий – масла, нефтепродукты; коксохимического производства – фенолы, роданиды, цианиды, смолы, масла; мясокомбинатов – жиры; предприятий цветной металлургии – медь, цинк, кадмий, свинец, мышьяк, фтор. Средние концентрации веществ в стоках предприятий различных отраслей варьируют в следующих пределах: взвешенные вещества от 500 до 2000 мг/л, нефтепродукты от 10 до 30 мг/л; ХПК и БПК₂₀ фильтрованной пробы составляют 100–150 и 20–30 мгО/л, сухой и прокаленный остатки – 600–800 и 400–500 мг/л соответственно. Поверхностный сток с территории промплощадок является значимым источником загрязнения водных ресурсов, особенно если предприятие расположено в водоохранной зоне (Оценка роли..., 1997).

Для Верхне-Волжского региона характерна развитая структура землепользования (табл. 8.3). В связи с незначительным содержанием гумуса и низким плодородием почв растениеводство базируется на применении минеральных и органических удобрений. Помимо соединений N, P, K, в удобрениях содержатся Co, Cu, Vn, Ni, V, Fe, Mn, Zn, Cr, Pb, Cd, Sr, Hg. Влияние сельскохозяйственных территорий на качество воды водных объектов оценивается масштабами вымывания остатков удобрений. Сопоставление вносимых и вымываемых удобрений показывает, что растениями используется лишь 25–30% вносимого азота, а остальное теряется с плоскостным смывом, сорбируется почвой и грунтами зоны аэрации и мигрирует в грунтовые воды.

Таблица 8.3

**Распределение площадей различных видов землепользования в Верхне-Волжском регионе на 1.01.1996 г.
(по данным областных Комитетов охраны окружающей среды и природных ресурсов)**

Угодья	Единицы измерения	О б л а с т и					
		Тверская	Воло- годская	Ярос- лавская	Кост- ромская	Иванов- ская	Всего
Площадь территории,	тыс. га	8420	14570	3640	6020	2390	35040
в т.ч. бассейн р. Волги	тыс. га	5290	5150	3617	5960	2390	22407
Площадь лесов,	тыс. га	3130	3660	1793	4580	977	14140
% от общей площади	%	58	70	49	73	41	62
Площадь сельхозугодий,	тыс. га	1640	920	1156	1048	1164	5928
% от общей площади	%	30	18	32	17	48	26
в т.ч. пашня	тыс. га	1040	400	802	633	597	3472
сенокосы и пастбища	тыс. га	420	210	295	168	238	1331

Значительная часть сельскохозяйственных объектов располагается в непосредственной близости от водотоков и водоемов. В различных регионах Верхней Волги в этой зоне размещено от 50 до 90% поголовья птицы, 30–60% свиней, 10–20% крупного рогатого скота, причем основная нагрузка приходится на 500-метровую береговую зону. На территориях животноводческих комплексов и птицефабрик скапливается навоз, который смывается дождями и талыми водами в реки и водоемы. Определенную долю в общий пул загрязнения вносит смыв с территорий населенных пунктов и автохозяйств. Населенные пункты в сельской местности далеко не всегда имеют очистные сооружения. Объем сточных вод сельских населенных пунктов, поступающих на очистные сооружения, составляет 1.5–3.0% от общего объема стоков по областям региона. Эффективность сельских очистных сооружений низка, БПК₅ очищенных сточных вод местами достигает 60–80 мг О/л (Оценка роли..., 1997).

Загрязнение атмосферы влияет на состав осадков. Установлено восемь наиболее распространенных и опасных групп веществ, загрязняющих воздух (Небел, 1993):

1. Взвеси, представляющие собой крошечные частицы и капли, находящиеся в воздухе во взвешенном состоянии и наблюдаемые визуально в виде смога или дымки. Другие загрязняющие компоненты, присутствующие в газо- или парообразном состоянии, невидимы, за исключением буроватого диоксида азота. Взвеси могут переносить химические вещества, растворенные в них или сорбированные их поверхностью.
2. Углеводороды и другие летучие органические соединения (например, бензин, растворители для красок).
3. Угарный газ (CO).
4. Оксиды азота (NO_x).
5. Оксиды серы, в основном диоксид, т.е. сернистый газ (SO₂).
6. Тяжелые металлы.
7. Озон и другие фотохимические окислители.
8. Кислоты, в основном серная и азотная. Они чаще всего присутствуют в виде капель жидкости, образующих кислотные дожди и туманы.

Загрязняющие вещества, попадающие в воздух, могут переноситься на большие расстояния. Поэтому водоемы в урбанизированных регионах, как правило, испытывают нагрузку загрязнений, привносимых с атмосферными осадками.

Исследования атмосферных осадков в Ярославской, Костромской, Ивановской, Тверской и Вологодской областях свидетельствуют о высокой степени их загрязненности. Ареал загрязнения, как правило, значительно превышает территории городов (табл. 8.4). Значительный объем в загрязнении атмосферы приходится на предприятия энергетического комплекса. Например, в Твери ТЭЦ и теплоустановки выбрасывают за год 12.6 тыс. т загрязняющих веществ – 72% от всех выбросов города. В результате, в атмосферу поступает 4833 т диоксида серы, 3686 т оксидов азота, 4326 т взвешенных частиц, 1870 т оксида углерода, 383 т углеводородов, 873 т сероуглерода, 339 т сероводорода и другие вещества.

Таблица 8.4

Распределение с осадками тяжелых металлов по площади Тверской области
(Ланцова и др., 1997)

Элемент	Концентрация в осадках, мкг/л	Выпадение в год, мг/м ²	Выпадение на поверхность Иваньковского водохранилища, кг/год	Выпадение на поверхность водосбора, кг/год	Доля от поверх- ностного стока с территории города, %
Cu	0.76	0.55	179.8	22550	55.4
Pb	0.86	0.62	202.7	25420	52.2
Cr	0.40	0.29	94.8	11890	50.3
Cd	0.07	0.05	16.3	2050	59.0
Co	2.60	1.87	611.5	76650	59.8
Mn	3.20	2.30	751.1	94300	42.1
Fe	72.40	52.70	17059.0	213897	43.5
Ni	0.71	0.61	166.8	20910	62.8
Zn	1.80	1.30	425.1	53300	72.3
Al	10.60	7.84	2498.2	33324	31.3
V	0.15	0.11	36.0	4510	70.6
Sr	0.18	0.13	42.5	5330	11.4
Ti	4.30	3.10	1013.7	12710	36.4

Выхлопные газы автомобилей загрязняют трассы и прилегающие к ним территории (табл. 8.5). В зоне влияния автодорог прослеживается повышенное содержание химических веществ в поверхностных и грунтовых водах (табл. 8.6).

Таблица 8.5

**Содержание загрязняющих веществ в выбросах автотранспорта по Ярославской области, т
(Ланцова и др., 1997)**

Год	Оксид углерода	Углеводороды	Оксиды азота	Оксиды серы	Сажа	Всего
1994	131884	24131	1419	3612	2535	178331
1995	120176	21672	1218	2824	1956	157746

Таблица 8.6

**Тяжелые металлы в поверхностном стоке с участка автодороги (г. Конаково, 1991 г.)
(Ланцова и др., 1997)**

Сток	Э л е м е н т ы , м к г / л													
	Mo	Cu	Pb	Cr	Cd	Co	Ti	Ni	Zn	V	Sr	Se	As	Al
Автодорожный	156.9	77.3	287	101.6	7.4	1337.3	1214	89.2	280.5	246.1	1163	125.6	299.3	1354.8
Селитебной территории	–	6.6	7.9	3.7	0.6	21.6	62.9	4.5	10.9	1.03	1.44	5.3	9.0	174.9

В каждой области Верхне-Волжского региона имеются бытовые свалки и полигоны твердых и жидких отходов. По данным Костромского областного управления статистики, в области насчитывается 231 свалка, общей площадью 215 га. Складирование и захоронение промышленных отходов, образующихся в области, сосредоточено на площади 809 га. Всего захоронено 16 млн. т производственных, бытовых и прочих отходов. Со свалок и полигонов загрязняющие вещества с поверхностным и грунтовым стоком попадают в водотоки и водоемы. Одна из городских свалок Костромской области (г. Нерехта) примыкает к месту сброса стоков свинокомплекса. В подземных водах на глубине 6–40 м имеет место превышение ПДК по аммонийному азоту до 590 раз, по нефтепродуктам до 9700 раз, по железу до 217 раз, по марганцу до 41 раза. Подземные воды со свалки поступают непосредственно в р. Солоницу (Оценка роли..., 1997).

В Ярославской области в 1995 г. зарегистрировано 75 крупных свалок. В течение 1994 и 1995 гг. образовалось 306.7 тыс. и 572.7 тыс. т отходов соответственно. Большую опасность представляют шламонакопители АООТ НПЗ им. Менделеева, оборудованные в естественных оврагах, где накоплено 491697 т кислых гудронов. Кроме того, на заводе имеется 5 илонакопителей, содержащих 47 тыс. т отходов (Оценка роли..., 1997).

В Ивановской области в 1995 г. образовалось 597.4 тыс. т промышленных отходов, из которых использовано и утилизировано всего 212.5 тыс. тонн, а остальные вывезены на свалку. В Вологодской области в 1995 г. промышленные отходы составили более 7 млн. т, утилизировано только 60%. Часть отходов складывается на предприятиях, часть сжигается или сбрасывается на неорганизованные свалки (Оценка роли..., 1997).

В Тверской области в 1995 г. на промышленных предприятиях скопилось более 100 тыс. т отходов, в том числе 790 т гальваники. В области практически отсутствуют полигоны по утилизации и захоронению токсичных отходов. Единственным узаконенным местом захоронения токсичных промышленных отходов является полигон Редкинского опытного завода, расположенный в водоохранной зоне Иваньковского водохранилища, что создает реальную угрозу качеству воды этого водоема (Оценка роли..., 1997).

Водохранилища и реки Верхне-Волжского региона используются для судоходства. Главные виды перевозок – грузовые (нефтепродукты, рудные и инертные сыпучие материалы, строительные материалы) и пассажирские. На фоне общего сокращения перевозок интенсивность движения в 1995 г. составила: через Рыбинский шлюз – 15 тыс. судов, створ г. Череповец – 7 тыс. судов, через Угличский шлюз – 6 тыс. судов всех классов. Используя большое количество горюче-смазочных материалов (ГСМ), суда загрязняют водные объекты и атмосферу. Несмотря на организованный сбор подсланевых и хозяйственно-бытовых стоков, нередко случаи прямых сбросов неочищенных вод в водоемы. На реках и водохранилищах всегда был развит маломерный флот (лодки, катера). Выхлопные газы подвесных лодочных моторов составляют 10–20% потерь топлива. За час работы отечественного мотора в воду выделяется до 142 мг ГСМ. Общее загрязнение водоемов нефтепродуктами в местах массового использования маломерного флота для отдыха и рыболовства может быть весьма значительным. Подсчитано, что в Иваньковское водохранилище поступает от 17 до 46 т бензина в год. В целом, судоходство в значительной степени загрязняет водные объекты Верхне-Волжского региона (Оценка роли..., 1997).

Берега водохранилищ, рек и озер постоянно используются человеком для отдыха – как организованного, так и неорганизованного. Неорганизованный отдых в силу своей стихийности и неравномерности пространственно-временного распределения нагрузок, а также вследствие отсутствия элементарного санитарно-инженерного обустройства, оказывает более сильное влияние на качество воды, чем организованный. Один из массовых видов отдыха на водных объектах – купание. Каждый купающийся в среднем вносит в водоем 75 мг фосфора и 695 мг азота. С учетом продолжительности купального сезона, погодных условий, температуры воды и воздуха, максимально-возможное поступление биогенов в водохранилища составляет сотни кг фосфора и тысячи кг азота (табл. 8.7). В последние годы значительно возросла интенсивность зимнего рыболовства. Этот вид отдыха существенно усиливает загрязнение биогенными элементами и нефтепродуктами.

**Максимально-возможное поступление биогенов в водохранилища
в рекреационных зонах (Ланцова и др., 1997)**

Водохранилище	Продолжительность купального сезона, дни	Количество купающихся, чел.	Общий фосфор, кг	Общий азот, кг
Горьковское	120	33000	287	2752
Иваньковское	90	15000	111	938
Рыбинское	90	40000	270	2502

В отличие от точечных источников, объем и интенсивность поступления загрязняющих веществ от диффузных источников в водные экосистемы трудно измеримы. Точечные источники загрязнения легко контролируются, оказывают локальное воздействие. Объем и интенсивность стоков, как правило, не зависят от сезонов года. Распространение загрязняющих веществ от диффузных источников в значительной мере обусловлено природными и климатическими условиями (угол наклона поверхности, элементы рельефа и его расчлененность, глубина залегания грунтовых вод и их перемещение, гранулометрический состав и мощность зоны аэрации, температурный и ветровой режимы, характер, интенсивность и частота выпадения осадков). Кроме того, распространение загрязняющих веществ определяется удаленностью источника загрязнения от водного объекта, наличием ненарушенных природных комплексов между диффузным источником и водным объектом и другими факторам.

Диффузные источники пока остаются мало изученными и плохо контролируемыми. Нормативная, правовая и, тем более, техническая базы их регулирования развиты слабо. Однако без регулирования нагрузки загрязнения от диффузных источников улучшение экологической ситуации в регионе не реально. Стратегия диффузного загрязнения должна быть ориентирована на разработку экологических программ по различным типам источников, включающих как оценку экологического риска, так и систему мероприятий по снижению нагрузки загрязнения.

2. Типы загрязнения

2.1. Тяжелые металлы: природная изменчивость и антропогенная нагрузка

Академик В.И. Вернадский указывал на всеобщее рассеянное состояние химических элементов в природе: все элементы встречаются везде – в каждом грамме горной породы, в каждой капле воды. Тяжелые металлы (ТМ) – это металлы с большим атомным весом (ртуть, свинец, цинк и др.), антропогенное рассеивание которых в биосфере приводит к отравлению или угрозе отравления живого. На территории европейской части бывшего СССР весьма подробно изучено распределение ТМ в донных отложениях (ДО) днепровских водохранилищ (Денисова и др., 1987). Начиная с 60-х годов мониторинг уровней содержания и распределения тяжелых металлов в ДО верхневолжских водохранилищ проводится ИБВВ РАН.

Биогеохимическое районирование территории бывшего Советского Союза осуществлено В.В. Ковальским (1985). Бассейн Верхней Волги расположен в таежно-лесном Нечерноземном регионе, характеризующемся избыточным увлажнением, низким содержанием в почвах кобальта, меди, йода, кальция, фосфора, цинка. Основная форма миграции ТМ – сорбция на взвешенных веществах и, в конечном счете, накопление в ДО. Аккумуляция ТМ, донные отложения могут быть источником вторичного загрязнения поверхностных вод.

Проблема выявления источников ТМ заключается в том, что все металлы (природные и антропогенные) накапливаются в ДО водоемов одновременно.

Высокие концентрации загрязняющих веществ (ЗВ) в ДО могут указывать на наличие источника загрязнения, его существование в прошлом или присутствие в ДО высоких уровней содержания тонких глинистых частиц (размером меньше 0.2 мкм), обладающих большой площадью поверхности. Под загрязнением гидросферы понимают поступление загрязнителей в количествах и концентрациях, способных нарушить нормальные условия среды в водных объектах: реках, водохранилищах, озерах и т.д. В свою очередь, загрязнитель трактуется как любые (природный и антропогенный) физический агент или химическое вещество, которые попадают в окружающую среду или возникают в ней в количествах, выходящих за рамки своего обычного наличия (предельных естественных колебаний или среднего природного фона в рассматриваемое время).

Таким образом, перед исследователем стоит задача: установить, является ли данное вещество загрязнителем и имеет ли место загрязнение водного объекта. Загрязнение тяжелыми металлами зависит от формы их нахождения в биосфере, в частности в ДО. Наибольшую опасность представляют так называемые «подвижные» формы, извлекаемые слабокислотными экстрагентами. Однако сушка образцов ДО на воздухе не позволяет использовать слабые вытяжки из-за перераспределения ионообменных и карбонатных форм ТМ (Rapin et al., 1986). Экстракция смесью $\text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{O}_2$ обеспечивает анализ «общих» форм ТМ: адсорбированных, ионообменных, связанных с карбонатами, оксидами железа и марганца, органическим веществом. Полное разложение образца ДО смесью $\text{HF} + \text{HNO}_3 + \text{HClO}_3$ дает валовые формы ТМ.

Аномальные концентрации ТМ чаще всего выявляются с помощью следующих методов:

- 1) сравнение валовых форм ТМ с их кларками;
- 2) статистический метод, в котором используется параметр $\chi+2\sigma$ (χ – средняя концентрация, σ – стандартное отклонение; концентрации, превышающие значения $\chi+2\sigma$ или $\chi+3\sigma$, считаются аномальными, однако такое утверждение справедливо лишь для нормального распределения концентраций элементов);
- 3) нормирование валовых концентраций микроэлементов по валовым концентрациям консервативного элемента (КЭ), например Al, Fe, Si, Li.

Показано, что в природе существует геохимический баланс элементов (Hirst, 1962). Региональные природные величины отношений ТМ/КЭ постоянны. Исходя из этого факта, оценку антропогенной составляющей ТМ в ДО верхневолжских водохранилищ оценивали путем нормирования валовых концентраций микроэлементов или ТМ по фоновому индикаторному элементу – Li (Гапеева и др., 1997). Значения соотношений валовых концентраций ТМ и Li в подзолистых почвах, основном типе почв на водосборе верхневолжских водохранилищ, принимали за норму. Соотношения концентраций ТМ и Li в ДО верхневолжских водохранилищ приведены в табл. 8.8. Аномальные значения соотношений концентраций ТМ и Li в ДО наблюдались для меди и цинка в Ивановском водохранилище. Из данных табл. 8.8 также следует, что отклонения от естественных соотношений металлов в подзолистых почвах в верхневолжских водохранилищах уменьшаются от Ивановского к Горьковскому. Таким образом, можно с уверенностью заключить, что повышенные концентрации меди и цинка в ДО Ивановского имеют антропогенное происхождение.

Таблица 8.8

Соотношение концентраций ТМ/ Li в ДО верхневолжских водохранилищ

ТМ	Ивановское	Угличское	Рыбинское (Волжский плес)	Горьковское	Подзолистые почвы
Cu	5.1±5.5	2.5 ± 1.3	1.0 ± 0.3	1.2 ± 0.4	0.2–0.8
Pb	1.4±0.7	2.2±1.4	1.6±0.5	1.6±0.5	0.1–0.5
Cd	0.41±0.24	0.14±0.06	0.09±0.03	0.12±0.03	0.02–0.28
Ni	2.4±0.8	3.4±1.5	1.6±0.2	1.7±0.2	0.4–1.3
Zn	29.2±32.9	16.3±8.5	5.7±3.4	5.2±2.8	1.0–5.3

Для выявления аномальных концентраций общих форм ТМ в донных отложениях верхневолжских водохранилищ применялся статистический метод (Гапеева и др., 1998). Нами было показано, что распределения общих форм ТМ (экстракция $\text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{O}_2$) в ДО верхневолжских водохранилищ для большинства металлов описываются асимметричными кривыми Гамма и Вейбулл, т.е. чаще всего встречаются образцы ДО с низким содержанием ТМ. При наличии разных типов статистических распределений мы использовали параметр $\chi+0.67\sigma$, позволяющий сузить пределы сравниваемых величин и пригодный для любых типов распределения (Лакин, 1980). В табл. 8.9 приведены верхние пределы статистической нормы концентраций общих форм ТМ.

Таблица 8.9

Верхние пределы статистической нормы ($\chi+0.67\sigma$) концентраций общих форм ТМ, мкг/г сухого вещества

Водохранилище	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Hg
Ивановское	150	832	24	1.5	31	0.33
Угличское	41	253	25	2.2	43	0.53
Рыбинское	19	212	24	2.3	20	0.27
Горьковское	56	173	46	3.2	60	0.27

В ДО Ивановского водохранилища обнаружены максимальные концентрации общих форм меди и цинка, а в ДО Горьковского – свинца, кадмия и никеля. В России предельно-допустимые концентрации ТМ в ДО пока не установлены. Поэтому, как и в совместных российско-голландских проектах, применялась система стандартов, принятая в Нидерландах (Волга: два года вместе, 1995). Согласно этой системе, концентрации общих форм металлов в каждой пробе рассчитывали относительно стандартной почвы, содержащей 25% глинистых частиц и 10% органического вещества. В результате, авторами (Баканов и др., 2000 а) было показано, что принятые в Нидерландах нормативы качества в Ивановском и Горьковском водохранилищах локально превышены по Zn и Cd, а в Рыбинском – по Hg.

Общей закономерностью для ДО верхневолжских водохранилищ является ведущая роль оксидов железа в процессах самоочищения исследованных водоемов от ТМ, что следует из высокой скоррелированности концентраций этих металлов и железа (Гапеева и др., 1998).

Влияние такого важного диагенетического процесса, как изменение редокс-условий в ДО на выделение из них Fe, исследовали с помощью колпаков из органического стекла на серых илах в волжском плесе Рыбинского водохранилища. Изменение концентраций общих форм Fe (мг/л) в воде под колпаком в зависимости от времени экспозиции (t, ч) описывалось следующим уравнением: $\text{Fe} = 0.56 + 0.014 t$. Поскольку содержание кислорода в

придонном слое воды Рыбинского водохранилища не опускается ниже 5 мг/л, то из ДО Рыбинского водохранилища выделяется в среднем 2 мг/м² Fe в сутки, что близко к величине 1.5 мг/м² в сутки, полученной в статических условиях в седиментах Днепра (Денисова и др., 1987). Тогда, принимая во внимание постоянство значений коэффициентов регрессии в уравнении $TM = a + bFe$ для всех водохранилищ, получаем, что максимальные количества поступающих из ДО общих форм ТМ могут составлять 6–9 мкг/м² в сутки, а Zn в Ивановском – 70 мкг/м² в сутки. Следовательно, степень вторичного загрязнения водной толщи незначительна. Наиболее детально исследованы содержание и распределение ТМ в ДО Рыбинского водохранилища (Гапеева, 1993). Показано, что аномальное содержание ТМ в ДО Рыбинского водохранилища проявляется на локальном уровне: вблизи г. Череповца, портов и лодочных станций, вдоль русел затопленных рек.

Выявление природных и техногенных составляющих ТМ в донных отложениях представляет собой чрезвычайно сложную задачу, решение которой требует комплексного подхода. Такой подход к оценке загрязнения ДО верхневолжских водохранилищ заключался в использовании биотестирования, оценке аккумуляции металлов в биоте этих водоемов, изучении структуры бентосных сообществ и т.д. (Баканов и др., 2000 б)

По уровню накопления элементов в укорененных водных растениях можно судить о загрязнении окружающей среды, что и было использовано при исследовании верхневолжских водохранилищ. Водные растения в процессе своей жизнедеятельности активно поглощают вещества различной химической природы, в том числе и ТМ. Металлы в малых количествах необходимы для роста и развития растений, однако в процессе онтогенеза их концентрация в растительных тканях изменяется. Возрастные и сезонные колебания уровней накопления металлов могут различаться в 3–10 раз (Матвеев и др., 1997). Согласно многочисленным литературным данным (Дикиева, Петрова, 1983; Лукина, Смирнова, 1988; и др.), а также результатам исследований, выполненных в ИБВВ РАН (Микрякова, 1994, 1996, 1998), содержание в макрофитах меди, никеля и свинца не превышает 10, а кадмия – 1.0–1.5 мкг/г сухого веса. Макрофиты отбирали по всему побережью Угличского и Рыбинского водохранилищ, а также на речном участке Горьковского. В подавляющем большинстве случаев, взятые на анализ растения выглядели крепкими и жизнеспособными. Для сравнительной характеристики указанных водоемов использовали данные по аккумуляции меди, никеля, свинца и кадмия у двух повсеместно произрастающих видов рдестов: гребенчатого *Potamogeton pectinatus* L. и пронзеннолистного *P. perfoliatus* L. В табл. 8.10 приведены средние и максимальные концентрации ТМ в растениях.

Таблица 8.10

Уровни содержания тяжелых металлов в водных растениях верхневолжских водохранилищ

Вид растений	Водохранилище	Содержание ТМ (мкг/г сухого вещества)			
		медь	никель	свинец	кадмий
Рдест гребенчатый	Рыбинское	<u>5.0</u>	<u>4.0</u>	<u>3.7</u>	<u>0.6</u>
		14.6	10.4	7.3	1.6
	Угличское	<u>5.8</u>	<u>7.3</u>	<u>3.6</u>	<u>0.6</u>
		7.2	10.2	4.9	1.0
	Горьковское	<u>4.4</u>	<u>6.3</u>	<u>3.0</u>	<u>0.5</u>
		8.0	8.9	8.9	1.6
Рдест пронзеннолистный	Рыбинское	<u>3.8</u>	<u>3.9</u>	<u>4.6</u>	<u>0.6</u>
		8.0	13.0	9.7	1.4
	Угличское	<u>5.9</u>	<u>7.4</u>	<u>4.7</u>	<u>0.7</u>
		9.5	13.0	6.7	1.0
	Горьковское	<u>4.2</u>	<u>6.0</u>	<u>5.1</u>	<u>0.7</u>
		8.8	7.6	8.0	1.6

Примечание. Над чертой – среднее, под чертой – максимальное значение.

Как средние, так и максимальные концентрации ТМ не представляют угрозы для рдестов, поскольку накопление металлов в них незначительно. Поэтому нет оснований считать прибрежные участки Угличского и Рыбинского, а также речной участок Горьковского водохранилищ загрязненными ТМ.

В то же время, многочисленные материалы наших исследований указывают на то, что северный район Рыбинского водохранилища вблизи г. Череповца и р. Кошта следует считать загрязненным ТМ. В этом районе беден видовой состав макрофитов; погруженные виды растений, в частности рдест гребенчатый и рдест злаковый *P. gramineus* L., опутаны нитчатыми водорослями с налетом взвешенных веществ. Содержание ТМ в обоих видах рдестов повышено по сравнению с нормой (табл. 8.11).

Особенно загрязнен ТМ залив р. Кошта. Здесь, помимо рдеста гребенчатого, в пробу для анализа была взята ряска малая *Lemna minor* L. Ряска занимала большую часть залива и выделялась среди других макрофитов способностью аккумулировать ТМ, не проявляя при этом каких-либо признаков угнетения. Тот же вид ряски, присутствующий во всех пробах из Угличского водохранилища (Микрякова, 1994), накапливал металлы в следующих пределах: медь – 4.5–7.7, никель – 3.9–13.4, свинец – 3.1–6.8, кадмий – 0.5–1.2 мкг/г сухого веса.

Уровни содержания тяжелых металлов в макрофитах Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища

Место отбора проб	Объект исследования	Содержание ТМ (мкг/г сухого вещества)			
		медь	никель	свинец	кадмий
Залив р. Кошта	рдест гребенчатый	14.6	8.2	7.0	0.5
	ряска малая	24.3	35.5	11.3	1.3
	вода	3.6	6.8	1.7	0.2
г. Череповец	рдест гребенчатый	8.5	3.8	5.4	1.3
	рдест злаковый	12.7	4.1	4.8	0.9
	вода	2.1	1.8	1.6	0.2
ст. Любец	рдест гребенчатый	3.5	3.9	4.1	0.9
	рдест злаковый	4.8	4.4	4.2	0.6
	вода	1.3	0.9	1.5	0.1

На расстоянии 20 км от г. Череповца (ст. Любец) увеличивается видовое разнообразие растений, отсутствуют признаки угнетения роста.

Результаты трехлетних (1996–1998 гг.) исследований содержания ТМ в мышцах мирных (лещ, синец, густера, плотва) и хищных (судак, берш, щука) видов рыб, отловленных в Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах на территории Ярославской области, показали, что предельно-допустимые концентрации ТМ для рыбных пищевых продуктов в основном не превышаются (Гапеева и др., 1998).

Таким образом, можно с уверенностью утверждать, что медь и цинк являются антропогенными загрязнителями в ДО Иваньковского водохранилища.

В Иваньковском и Горьковском водохранилищах локально превышаются принятые в Нидерландах нормативы качества для цинка и кадмия, а в Рыбинском водохранилище – для ртути. Как средние, так и максимальные концентрации ТМ не представляют угрозы для рдестов, поскольку накопление металлов в них незначительно. В общем случае, нет оснований считать загрязненными ТМ прибрежные участки Угличского, Рыбинского и речной участок Горьковского водохранилищ.

В Рыбинском водохранилище следует считать загрязненным тяжелыми металлами побережье северного района у г. Череповца и р. Кошта, где содержание ТМ в воде, донных отложениях и водных растениях повышено по сравнению с нормой.

Уровни содержания ТМ в мышцах у разных по характеру питания видов рыб, отловленных в Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах на территории Ярославской области, не превышают предельно-допустимых концентраций для рыбных пищевых продуктов.

2.2. Ртутное загрязнение

В ряду токсикантов, загрязняющих окружающую среду, ртуть занимает особое положение в силу следующих обстоятельств: масштабы антропогенной эмиссии очень велики и соизмеримы с количеством металла, участвующего в природном глобальном цикле (Fitzgerald, 1995); ртуть чрезвычайно токсична для теплокровных животных, включая человека (Некоторые вопросы..., 1993).

В отличие от других тяжелых металлов, потери ртути в процессе ее добычи, переработки и технологических процессов исключительно высоки. Каждый второй добытый килограмм ртути теряется и не доходит до конечного изделия, частью или элементом которого она является (например, в приборостроении). Производство хлора и щелочи сопряжено с большими потерями ртути, поскольку она используется в качестве электродов при электролизе. Однако основным источником поступления ртути в окружающую среду является сжигание природного ископаемого топлива. В угле, по сравнению с нефтью и газом, содержание ртути максимально и варьирует от 0.8 до 100 г/т (Габайдуллин и др., 1999).

Большая часть промышленных выбросов ртути в парообразном состоянии достигает верхних слоев атмосферы и находится там в течение 0.5–2.0 лет, прежде чем выпадет на земную поверхность далеко от источника эмиссии (Porcella, 1994). Другая часть, в основном соединения двухвалентной ртути, ассоциированные с мелкодисперсной пылью, выпадает на расстоянии, не превышающем десятков километров от места производства. Наконец, третья – поступает в водоемы с промышленными стоками непосредственно либо в составе биомассы организмов активного ила, пройдя очистные сооружения (Габайдуллин и др., 1999).

Плотность атмосферных выпадений ртути на территории России (Обзор..., 1989) в последние десятилетия такова (20–45 г/км² в год), что при полном поглощении рыбой металла, выпадающего только на поверхность водоема (без учета водосборного бассейна), уровень накопления ксенобиотика за один год может превысить предельно допустимые значения в 2–20 раз и составить 1–10 мг/кг сырого веса. В то же время, работы по изучению накопления ртути в экосистемах водоемов бассейна Верхней Волги единичны. Поэтому исследование содержания ртути в рыбе и в донных отложениях Рыбинского водохранилища представляется весьма актуальным. Сбор и обработка материала проведены в 1998–2001 гг. Донные отложения верхнего (5–10 см) слоя отби-

рали дночерпателем Экмана 10×10 см. Рыбу отлавливали сетями, тралом или на удочку, помещали в полиэтиленовый пакет, доставляли в лабораторию, замораживали и в таком виде хранили до анализа. Методика определения ртути в донных отложениях и тканях рыб подробно описана ранее (Степанова, Комов, 1996, 1997).

Донные отложения. В настоящее время считается, что процессы миграции и накопления ртути в водоемах в значительной степени сопряжены с потоками органического вещества. Поэтому максимальная концентрация ртути регистрируется в донных отложениях, богатых органическим веществом (1–10% от сухого вещества и выше); песчанистые отложения содержат минимальные величины этого металла, а глубина поглощения составляет всего 1 мм (Линник, Набиванец, 1986). Большая часть территории ложа Рыбинского водохранилища представлена донными отложениями, имеющими в своем составе органическое вещество в количествах (более 4%), позволяющих накапливать ртуть (Законнов, 1993).

Результаты анализов содержания ртути в донных отложениях свидетельствуют об исключительно высоких уровнях загрязнения участков р. Шексны и Шекснинского плеса, прилегающих к промышленной зоне г. Череповца: 0.3–0.5 мг/кг сухой массы (табл. 8.12). Загрязнение донных отложений снижается по мере удаления от промышленной зоны г. Череповца. На расстоянии 10–15 км от города (ст. Любец) содержание ртути составляет 0.09 мг/кг, а на расстоянии 30–40 км (ст. Мякса) – 0.07 мг/кг.

Таблица 8.12

Содержание ртути в донных отложениях Рыбинского водохранилища

Станция	Число повторностей	Содержание ртути, г/кг
1. г. Череповец	5	0.47±0.05
2. Любец	3	0.09±0.01
3. Мякса	3	0.07±0.01
4. Первомайка	3	0.02±0.01
5. п. Волга	4	0.05±0.01
6. Коприно	4	0.16±0.10
7. Молога	4	0.05±0.00
8. Приплотинный участок	4	0.42±0.17
9. г. Ярославль, р. Которосль	4	0.22±0.04
10. п. Красный Профинтерн	4	0.02±0.00

Содержание ртути в донных отложениях Моложского плеса (ст. Первомайка) минимально по сравнению с другими плесами и не превышает 0.025 мг/кг, а в грунтах Волжского плеса (ст. Волга и Коприно) – 0.05–0.16 мг/кг, что, вероятно, связано с загрязнением Волги на участках, расположенных выше по течению. Донные отложения Главного плеса (ст. Молога) в целом характеризуются невысокими уровнями ртути – до 0.05 мг/кг. Исключение составляет приплотинный участок, где содержание этого металла соизмеримо с таковым в промышленных районах и достигает уровней 0.30–0.70 мг/кг. Следует отметить, что повышенное содержание ксенобиотика (до 0.22 мг/кг) зарегистрировано в черте г. Ярославля в р. Которосль. Ниже г. Ярославля, в районе п. Красный Профинтерн, содержание ртути в донных отложениях невелико.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о серьезном загрязнении ртутью донных отложений Рыбинского водохранилища, которое по своему уровню заметно превосходит загрязнение, установленное ранее в грунтах озер Дарвинского заповедника и имеющее исключительно атмосферное происхождение (Степанова, Комов, 1996). Источником такого загрязнения, помимо атмосферного, могут являться как Череповецкий промышленный комплекс, так и населенные пункты, расположенные в верхнем течении Волги.

Содержание ртути в рыбе. Максимальные уровни накопления ртути в мышцах характерны для хищных рыб Рыбинского водохранилища. Оказалось, что потенциально опасные для здоровья концентрации ртути в рыбе могут встречаться не только в кислых водоемах (Степанова, Комов, 1997), но и в водоемах, не испытывающих кислотного воздействия. Очень высока такая вероятность у крупных рыб: у щуки по достижении массы тела 7–10 кг, а у окуня – 800–900 г (рис. 8.3). В то же время, налим, плотва и синец не накапливают ртуть в значительных количествах (табл. 8.13, 8.14).

Распределение ртути по органам и тканям не зависит от видовой принадлежности рыб и имеет следующий порядок: мышцы > печень > кишечник > селезенка > мозг > гонады. Содержание ртути в печени, составляющее 70–80% от уровня в мышцах, может свидетельствовать о хроническом поступлении металла в организм исследованных рыб. Органами с минимальным содержанием ртути являются мозг и гонады. Мозг – наиболее жизненно важный орган. Он защищен гематоэнцефалическим барьером, не позволяющим накапливаться нейротоксическим соединениям, к которым относятся метилированные формы ртути. Весьма вероятно, что повышенное накопление ртути в мозге может приводить к элиминации особей. Гонады у рыб ежегодно формируются заново, поэтому их следует рассматривать как органы с наиболее высокой степенью самообновления. Тем не менее, у окуня содержание ртути в гонадах в ряде случаев достигает тех же величин, что и в мышцах сеголетков (см. табл. 8.13, 8.14).

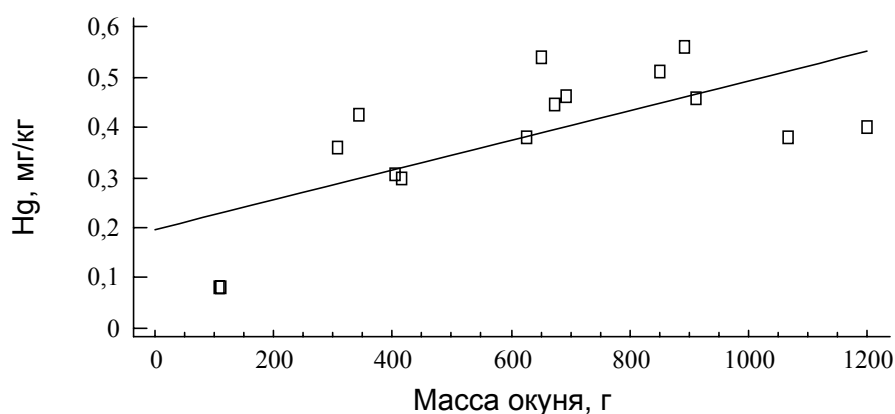


Рис. 8.3. Зависимость содержания ртути в мышцах от массы тела окуня

Таблица 8.13
Содержание ртути в мышцах окуня массой до 200 г в водоемах Верхней Волги

Водоем (станция)	Год (месяц)	Число особей	Масса рыб, г	Hg, мг/кг
Озера Вологодской обл.				
Мотыкино	1990 (март)	7	65±6	0.46±0.06 *
Мотыкино	1998 (июль)	11	48±9	0.61±0.10
Дубровское	1990 (март)	7	67±21	0.58±0.07 *
Дубровское	1998 (июль)	10	37±7	0.59±0.07
Хотавец	1990 (март)	7	146±77	0.09±0.01 *
Водохранилища				
Уводьское (Верховье, Ивановская обл.)	1997 (июнь)	9	176±22	0.40±0.05
Иваньковское (устье р. Созь, Тверская обл.)	1998 (июль)	7	72±6	0.38±0.01
Рыбинское				
Волжский плес (Коприно, Ярославская обл.)	1998 (март)	11	138±25	0.17±0.01
Главный плес (Горькая Соль, Ярославская обл.)	1998 (март)	5	140±53	0.04±0.03
Моложский плес (д. Противье, Тверская обл.)	1998 (март)	9	177±54	0.06±0.03
Шекснинский плес (устье р. Суда, Вологодская обл.)	1998 (март)	5	193±17	0.12±0.05

Примечание. * – приводится по: Степанова, Комов, 1997; ± – ошибка средней.

Объем поступления ртути в водоем – важный, но не единственный фактор, определяющий ее накопление в мышцах рыб. Поскольку ртуть интенсивно мигрирует по трофическим сетям, особенности структуры сообществ гидробионтов в экосистемах могут существенно влиять на интенсивность накопления этого металла в консументах. Наличие значительные вариаций в соотношении численности и биомассы продуцентов и консументов в верхневолжских водохранилищах (Рыбинском, Иваньковском и Уводьском), взятых для сравнения, позволило оценить степень влияния биотических факторов на процессы накопления ртути в мышцах рыб. Анализ содержания ртути в мышцах одноразмерного окуня (30–200 г) из разных водохранилищ выявил достоверные различия между выборками (см. табл. 8.13, 8.14). Максимальный уровень накопления отмечен в рыбе из Иваньковского (устье р. Созь) и Уводьского водохранилищ, а минимальный – в рыбе из Главного плеса Рыбинского (на участке от ст. Горькая Соль до Центрального мыса).

Сопоставление полученных результатов по накоплению ртути в окуне с количественными характеристиками бактерио-, фито- и зоопланктона, а также зообентоса на этих станциях и в некоторых озерах показало, что содержание металла в мышцах рыб было выше там, где регистрировались максимальные показатели зоопланктона и бактериопланктона. И напротив, накопление ртути в мышцах было минимальным при интенсивном развитии фитопланктона и зообентоса (табл. 8.15).

Таблица 8.14

Содержание ртути в мышцах рыб из различных участков Рыбинского водохранилища

Водоем (станция), виды рыб	Год (месяц)	Число особей	Масса рыб, г	Hg, мг/кг
Рыба массой более 200 г				
Главный и Волжские плесы – Горькая Соль, Коприно				
Окунь массой 200–600 г	1998 (март)	6	295±163	0.26±0.07
Окунь массой более 600 г	2001 (март)	9	840±201	0.46±0.05
Налим	– " –	6	414±71	0.09±0.01
Лещ	– " –	5	731±179	0.04±0.01
Плотва	– " –	3	355±13	0.03±0.03
Шекснинский плес – устье р. Суда (щука)	1990 (март)	5	892±236	0.10±0.02 *
Моложский плес – д. Противье (щука)	– " –	6	4286±1510	0.17±0.07 *
Рыба массой менее 20 г				
Брейтово (окунь)	2000 (август)	4	17±3	0.04±0.01
Там же (плотва)	– " –	6	15±4	0.05±0.03
Бабы горы (окунь)	– " –	4	16±2	0.03±0.01
Там же (плотва)	– " –	6	16±3	0.02±0.01
Противье (плотва)	– " –	6	15±2	0.03±0.01

Примечание. * – приводится по: Степанова, Комов, 1997; ± – ошибка средней.

Т а б л и ц а 8.15

Корреляционная зависимость накопления ртути в мышцах окуня от средней за вегетационный период величины биомассы и численности различных групп организмов в экосистемах водоемов

Водоем	Hg, мг/кг	Бактериопланктон, кл/мл	Зоопланктон, г/м ³	Фитопланктон, г/м ³	Зообентос, г/м ²
Озера					
Мотыкино	0.63	3133	2.0	0.5	4.0
Дубровское	0.59	9002	3.6	1.0	4.0
Змеиное	0.57	2667	1.5	1.0	4.0
Хотавец	0.10	2300	0.5	6.0	14.0
Водохранилища					
Иваньковское	0.38	414	5.0	5.0	8.5
Увдовское	0.37	–	–	1.5	–
Рыбинское					
Коприно	0.17	488	3.5	3.3	11.5
Молога	0.06	388	2.5	9.0	11.5
Суда	0.13	660	2.5	7.0	15.0
Горькая соль	0.04	170	1.0	3.5	6.5
Коэффициент корреляции (r)		0.67	0.27	–0.79	–0.79
Уровень значимости (P)		(P < 0.05)	(P < 0.50)	(P < 0.006)	(P < 0.01)

Примечание. Биомасса указана по следующим источникам: **фитопланктон** (Иваньковское..., 1978; Корнева, 1989, 1994; Ляшенко, 1999), **зообентос** (Иванов, 2000; Иваньковское..., 1978; Поддубный и др., 1990), **зоопланктон** (Иваньковское..., 1978; Лазарева, 1994; Ривьер, 1998; Столбунова, 1999), **бактериопланктон** (Иваньковское..., 1978; Копылов, Крылова, 1989; Лаптева, Гаврилова, 1994).

В России отсутствуют нормативы, регламентирующие содержание ртути в донных отложениях водоема, в то время как в странах Европы и в США предельно допустимые уровни характеризуются величинами 0.01–0.03 мг/кг (Kelly, Hite, 1984). Проведенное исследование свидетельствует о сильном ртутном загрязнении донных отложений Рыбинского водохранилища, экологические последствия которого предстоит оценить в будущем. В нормативах многих стран предельно допустимое содержание ртути в рыбе – 0.5 мг/кг (Metcalf..., 1997). При этом исходят из среднестатистического потребления рыбы, преимущественно морской. В рекомендациях Всемирной Организации Здравоохранения безопасная для здоровья доза ртути, потребляемая с пищей в течение суток, определена как 30 мкг металла (Porcella, 1994). Более жесткие национальные нормативы США, предназначенные в основном для женщин репродуктивного возраста и детей, устанавливают безопасную для здоровья

ежедневную дозу метилртути (которая составляет 95% и более от общего содержания ртути в мышцах рыб) как 0.1 мкг/кг веса тела человека или, в среднем, 7 мкг в сутки (Mercury..., 1997). Превышение указанной дозы может вызывать неврологические отклонения различной степени тяжести у потомства, а в отдельных случаях – онкологические заболевания.

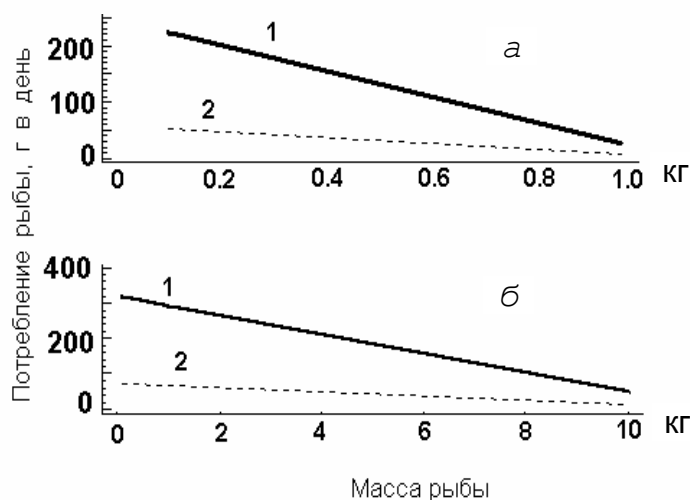


Рис. 8.4. Безопасное для здоровья потребление окуня (а) и щуки (б) в день в зависимости от веса рыбы:

1 – нормативы Всемирной Организации Здравоохранения, 2 – нормативы США

Поскольку уровень накопления ртути рыбой зависит от ее возраста, а растет она в течение всей жизни, то более крупные особи одного и того же вида, как правило, содержат большее количество металла. Исходя из нормативов Всемирной Организации Здравоохранения и Агентства по охране окружающей среды США с учетом результатов анализа ртути в мышцах окуня и щуки Рыбинского водохранилища составлена номограмма безопасного потребления этой рыбы в пищу (рис. 8.4). Из номограммы следует, что взрослому населению не рекомендуется употреблять в пищу щуку крупнее 4 кг, а окуня – крупнее 200 г. Детям и кормящим матерям не рекомендуется есть эту рыбу вообще.

2.3. Полихлорированные бифенилы

Полихлорированные бифенилы (ПХБ) – обширная группа галогензамещенных ароматических углеводородов, представляющих собой производные бифенила и содержащих в молекуле от одного до десяти атомов хлора. Уникальные физико-химические свойства обусловили использование ПХБ в самых различных областях промышленности. Они нашли применение как диэлектрики в конденсаторах и трансформаторах, теплоносители в теплообменниках, жидкости для гидравлических систем, пластификаторы в лаках, пластических массах, типографских красках и копировальной бумаге, а также в качестве смазок, изоляционных материалов для кабелей и проводов, фунгицидов для защиты древесины и строительных конструкций и т.д. (Тутельян, Лашнева, 1988).

За многолетний период интенсивного использования ПХБ (с 1929 г.) их произведено около 1 млн. т. Они попадают в окружающую среду в результате утечек из трансформаторов, конденсаторов, теплообменников и гидравлических систем; выщелачивания и испарения из различных технических установок; сброса жидких промышленных отходов. Локальное значение имеет прямой сброс гидравлических жидкостей и смазок с судов (Тутельян, Лашнева, 1988). Как загрязняющие вещества ПХБ впервые были обнаружены в 1966 г. в тканях птиц и рыб (Falkner, Simons, 1982).

Период полураспада ПХБ в естественных условиях составляет около 5 лет. Будучи устойчивыми соединениями, ПХБ накапливаются в объектах окружающей среды и передаются по пищевым цепям. Из 209 теоретически возможных изомеров ПХБ, отличающихся друг от друга количеством атомов хлора в молекуле и расположением их в бифенильном ядре, в различных препаратах содержатся десятки соединений. ПХБ поступают в животные организмы через кожу, с пищей и при вдыхании паров.

Острые отравления ПХБ встречаются крайне редко. Исключительный случай произошел в Японии в 1968 г., когда вследствие утечки из холодильного агрегата они попали в рисовое масло, что вызвало гибель 100 тыс. кур и отравление около 1 тыс. людей. Наибольшую опасность представляет способность ПХБ вызывать при хроническом воздействии нарушение гормонального баланса, обмена витаминов и преднеопластические изменения. В цитоплазме клеток млекопитающих ПХБ способны связываться с рецепторами эстрогенов, транспортироваться в ядро и при взаимодействии с ДНК образовывать аддукты, искажающие реализацию генетической информации (Brouwer, 1991; Brouwer et al., 1990; Nishihara, Utsumi, 1987). При загрязнении грудного молока по-

лихлорированными бифенилами наблюдаются повышенная заболеваемость и смертность детей (Плескачевская, Бобовникова, 1992; Корре et al., 1989).

Основными источниками поступления ПХБ в организм человека являются рыба и морепродукты. Поэтому с середины 70-х годов в США и странах Западной Европы организованы мониторинговые наблюдения за рыбой, вылавливаемой из наиболее загрязненных районов. Высокие концентрации ПХБ в печени трески из Балтийского моря вынудили шведские органы здравоохранения в 1971 г. запретить ее использование в пищу. Вводились ограничения и на употребление рыбы из Великих озер для детей, беременных женщин и кормящих матерей. В 1974 г. ПХБ включены международной Конвенцией в список наиболее опасных веществ, сброс которых в гидросферу запрещен. В нашей стране исследования по проблеме ПХБ начали проводиться лишь в 70-х годах в рамках международных проектов, инициированных странами Западной Европы и США на Балтийском и Баренцевом морях (Роотс, 1989), а также на оз. Байкал (Малахов, 1986).

В бассейне Верхней Волги систематические исследования по загрязнению ПХБ выполнены только на Рыбинском водохранилище Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Герман, Козловская, 1999; Козловская, Герман, 1997; Флеров и др., 2000; Bylinkina et al., 1998; Zaicek et al., 1997). Кроме того, отдельные наблюдения на р. Волге в районе г. Ярославля проведены в рамках российско-голландского проекта «Волга» (Колпакова и др., 1995).

В Рыбинском водохранилище ПХБ обнаружены в воде, донных отложениях, бентосе и рыбе, причем наиболее загрязнен Шекснинский плес. Распределение ПХБ в воде Шекснинского плеса характеризуется пространственной неоднородностью. Наибольшие концентрации отмечены в воде р. Шексны в черте г. Череповца, а также в реках Серовка и Ягорба (рис. 8.5 а). Вместе с тем, в донных отложениях ПХБ найдены по всему плесу от г. Череповца до п. Мякса (см. рис. 8.5 б). Коэффициенты накопления ПХБ в донных отложениях значительно выше, чем в воде и составляют тысячи единиц (до 13 тыс.). Наиболее интенсивно были загрязнены донные отложения рек в черте города, особенно в реках. Серовка и Ягорба. Концентрация ПХБ в донных отложениях этих рек составляла до 13.9 мг/кг в устье р. Серовки и колебалась от 6.21 до 0.13 мг/кг на различных участках р. Ягорбы.

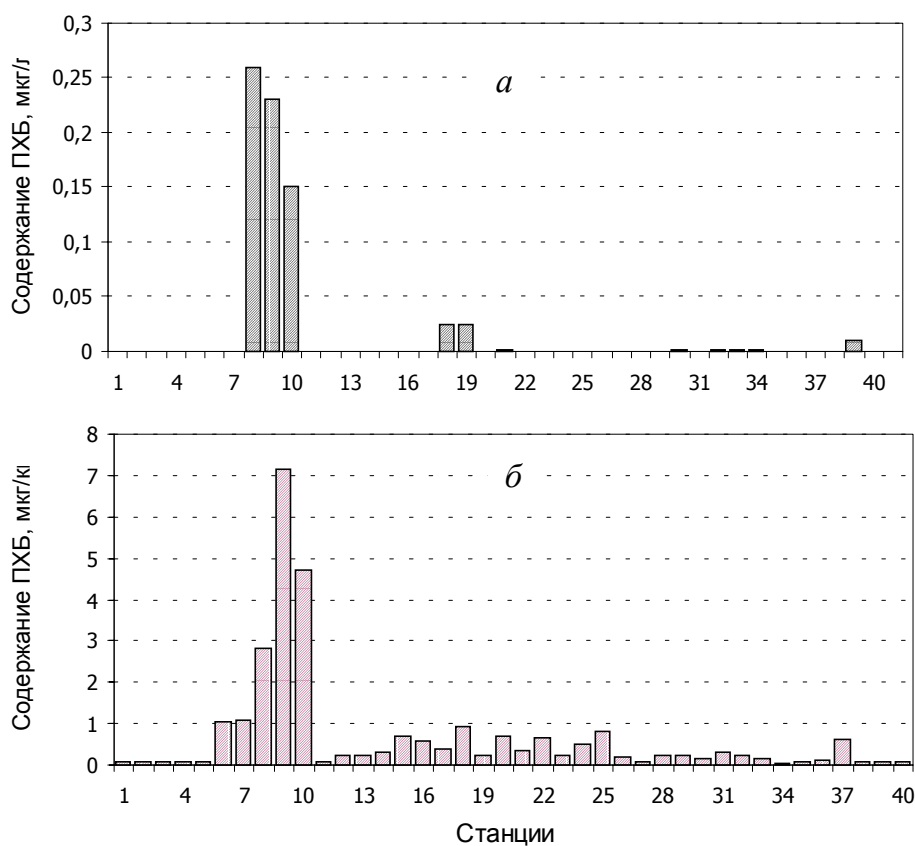


Рис. 8.5. Содержание полихлорированных бифенилов в воде (а) и донных отложениях (б) Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища и рек г. Череповца. Станции: 1-5 – р. Ягорба; 6-10 – р. Серовка; 11-21 – р. Шексна; 23-26 – р. Кошта; 27-28 – р. Суда; 29-40 – Шекснинский плес

Установлено, что степень загрязнения донных отложений зависит от содержания поллютантов в воде и структуры донных отложений. В илистых отложениях процессы накопления идут интенсивнее, чем в песчаных. Наиболее высокое содержание ПХБ выявлено в черных илах, сформировавшихся в местах поступления сточных вод. Распределение загрязняющих веществ по водохранилищу в значительной степени зависит от гидроло-

гического режима. Так, после слияния рек Ягорбы и Шексны происходит сильное разбавление вод Ягорбы, и поэтому в донных отложениях Шексны концентрации ПХБ выше 1 мг/кг не выявлялись. С водными массами рек Ягорбы, Шексны и Кошты ПХБ выносятся в Рыбинское водохранилище. Сточные воды, содержащие загрязняющие вещества, перемещаются преимущественно по старым руслам рек, поскольку сохранилось русловое течение. В частности, в пределах Шекснинского плеса на станциях, расположенных по руслу р. Шексны, донные отложения загрязнены в большей степени, чем на пойме. Шлейф загрязнения отчетливее прослеживается по донным отложениям, чем по пробам воды. Концентрации ПХБ в донных отложениях в районе о-ва Каргач выше, чем в районе Любца, а в Любце – выше, чем в Мяксе. По мере удаления от источника загрязнения границы шлейфа сужаются.

Распределение загрязняющих веществ зависит также от характера ветрового перемешивания водных масс и попусков воды через гидроузлы. Исследования с применением трассеров (введение меток в сточные воды) показали, что воды р. Шексны в районе г. Череповца находятся в зоне подпора Рыбинского водохранилища, поэтому скорости течения здесь очень низки. В ряде случаев, в зависимости от направления и силы ветра над акваторией Рыбинского водохранилища и величины попусков из Шекснинского и Угличского водохранилищ, может даже наблюдаться обратное течение. Особенности гидрологического режима подпорных зон и объясняется распространение сточных вод выше источника загрязнения. В открытой части водохранилища и на мелководьях распределение ПХБ в основном зависит от процессов перемешивания водных масс. На таких участках содержание ПХБ в грунтах более равномерно по всей площади.

Несмотря на некоторые особенности накопления загрязняющих веществ в донных отложениях, последние все же следует рассматривать как надежный индикатор загрязнения экосистемы ПХБ. По картам загрязненности донных отложений можно определить место расположения источника загрязнения и очертить границы зон наибольшей нагрузки.

По нашим данным, до 1996 г. основным источником поступления ПХБ являлись сточные воды ОАО «Северсталь», сбрасываемые в р. Серовку. Менее значимые источники загрязнения находились в районе городских очистных сооружений и р. Кошты. В 1996 г. основной источник ПХБ (сток № 2 ОАО «Северсталь») был закрыт. Анализ донных отложений через год после закрытия стока показал, что ПХБ по-прежнему присутствуют во всех отобранных пробах (табл. 8.16).

Таблица 8.16

**Содержание полихлорированных бифенилов в донных отложениях рек г. Череповца
и Рыбинского водохранилища (1990–1997 гг.)**

Место отбора проб	Содержание ПХБ, мкг/кг сухой массы								
	1990	1991	1992	1993	1994*	1995*	1996**	1996***	1997
Место выхода бывшего стока № 2 ОАО «Северсталь» в р. Серовку	–	–	–	–	–	–	–	–	6
Устье р. Серовки	13900	716	–	3705	900	–	656	11313	353
р. Ягорба, коллективные сады	–	130	–	0	–	–	–	–	8
р. Ягорба, выше ФМК	–	1110	–	–	–	–	–	–	387
р. Ягорба, выше р. Серовки (напротив ФМК)	6210	2660	–	1255	–	–	–	–	3502
Устье р. Ягорбы (у автодорожного моста)	3200	5990	3110	2775	–	–	540	2144	1100
Место выхода стока № 6 ОАО «Северсталь» в р. Шексну	–	–	365	–	–	600	–	–	677
р. Кошта, у дамбы	–	355	–	25	–	–	–	–	40
Рыбинское водохранилище, о. Ваганиха–Торово	–	–	–	–	–	–	–	–	149
Рыбинское водохранилище, о. Ваганиха	–	350	–	295	–	–	160	–	166
Рыбинское водохранилище, о. Каргач	–	300	–	150	–	–	–	–	710
Рыбинское водохранилище, ст. Любец	310	160	115	230	–	–	17	29.9	175
Рыбинское водохранилище, ст. Мякса	80	70	85	140	–	–	102	–	10

Примечание. * – приводится по: Колпакова и др., 1996; ** – по: Zajicek et al., 1997; *** – по: Флеров и др., 2000.

Наиболее высокое содержание выявлено в р. Ягорбе (в районе фанерно-мебельного комбината и ниже впадения р. Серовки у автодорожного моста). Концентрация ПХБ в донных отложениях р. Серовки в месте выхода бывшего стока ОАО «Северсталь» составляла 6 мкг/кг, а в устье реки была существенно выше – 353 мкг/кг, хотя по сравнению с предыдущими годами концентрация снизилась в 40 раз.

Таким образом, закрытие стока № 2 способствовало снижению поступления ПХБ в р. Серовку. Однако концентрации ПХБ в донных отложениях р. Ягорбы оставались высокими. Значительное очищение донных отложений р. Серовки произошло как за счет прекращения поступления ПХБ, так и за счет выноса их в р. Ягорбу. Содержание ПХБ в донных отложениях Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища через год после прекращения сброса сточных вод в р. Серовку оставалось на прежнем уровне. Таким образом, несмотря на закрытие основного источника поступления ПХБ, содержание их в донных отложениях рек и водохранилища продолжало оставаться высоким, что обусловлено низкой степенью их распада.

ПХБ обнаружены не только в воде и донных отложениях, но также в макрозообентосе (олигохеты, хирономиды, моллюски) и рыбе. Концентрация их в беспозвоночных тесно коррелирует с содержанием в донных от-

ложениях (табл. 8.17). Значимых межгрупповых различий (олигохеты, хирономиды, моллюски) в накоплении ПХБ не отмечено. Например, на ст. Мякса содержание токсиканта было сходным у хирономид и моллюсков, а на ст. Торова – у моллюсков и олигохет.

Таблица 8.17

Содержание полихлорированных бифенилов (мг/кг сырой массы) в макрозообентосе Рыбинского водохранилища в 1991–1992 гг. (Козловская, Герман, 1997)

Место отбора проб	Хирономиды	Олигохеты	Вивипарус	Дрейссена
Шумаровские острова	–	–	0	0
Брейтово	0	0	–	следы
Первомайские острова	0	0	–	0
Мякса	0.15	0	0.14	0.20
Любец	0.17	следы	0.24	0.76
Торова	0.67	1.8	1.32	1.40

В рыбе ПХБ найдены у всех обследованных видов (лещ, синец, плотва, окунь, судак и налим), причем в печени рыб уровень загрязнения выше, чем в мышцах. Наибольшая степень накопления ПХБ отмечена для рыб из района Торова (верхний участок Шекснинского плеса). Сравнительно высоким был уровень ПХБ и в рыбе, обитающей в р. Суда, которая впадает в Рыбинское водохранилище в районе ст. Торова. Рыба, выловленная в зимнее время в р. Суда, не испытывающей прямого загрязнения ПХБ, содержала их в таком же количестве, что и рыба из района Торова. Данная ситуация является следствием миграции рыб с мест нагула вблизи г. Череповца, из зоны интенсивного загрязнения ПХБ, на зимовальные ямы р. Суда. Особого внимания заслуживает факт накопления ПХБ в налиме. В печени рыб этого вида аккумулируется больше ПХБ, чем у других видов рыб, в том числе и леща, причем значимых различий по разным станциям не наблюдается. Особи налима из р. Суды и особи, обитающие в районе Любца и Мяксы, имеют близкие уровни содержания ПХБ. Повышенное содержание ПХБ в печени налима свидетельствует о том, что в его рационе преобладает пища с высоким содержанием токсиканта (возможно, рыбы, погибающие вследствие интоксикации).

Накопление ПХБ в организме рыб в зависимости от расстояния между районом вылова и источником загрязнения было проанализировано на примере леща. Наибольшие концентрации ПХБ наблюдались в тканях рыб, выловленных в Шекснинском плесе. В Волжском и Центральном плесах ПХБ в рыбе отсутствовали или обнаруживались в печени в следовых количествах (табл. 8.18), что согласуется с данными по загрязнению воды, донных отложений и бентоса.

Таблица 8.18

Содержание ПХБ в леще из Рыбинского водохранилища (Герман, Козловская, 1999)

Место отбора проб	Проба	Содержание ПХБ, мг/кг сырой массы					
		1989 г.		1990 г.			1991 г.
		июль	сентябрь	май	июнь	сентябрь	октябрь
Торова	мышцы	1.64	1.62	0.53	0.49	0.35	0.27
	печень	–	–	3.88	5.41	4.75	4.89
Любец	мышцы	0.92	0.65	следы	–	0.24	0.14
	печень	–	–	1.26	–	2.27	1.08
Мякса	мышцы	0.26	0.29	следы	0	следы	0.03
	печень	–	–	1.85	0.45	0.78	0.66
Первомайские о-ва	мышцы	–	–	0	–	–	–
	печень	–	–	0	–	–	–
Брейтово	мышцы	0	0	0	0	–	0
	печень	–	–	следы	следы	–	0
Коприно	мышцы	0	0	0	–	0	–
	печень	–	–	следы	–	0	–
Легково	мышцы	–	–	–	–	–	0
	печень	–	–	–	–	–	0.03
Шумаровский о-в	мышцы	–	–	–	0	–	–
	печень	–	–	–	следы	–	–
р. Согожа	мышцы	0	–	–	–	–	–
	печень	–	0	–	–	–	–

Обнаружение ПХБ в рыбе, преимущественно в пределах Шекснинского плеса, можно объяснить существованием популяции леща в форме локальных стад, имеющих ограниченный диапазон миграций. Приуроченность локальных стад леща к различным районам водохранилища, обуславливает наибольшее накопление ПХБ у рыб, места нагула которых характеризуются высоким содержанием ПХБ в донных отложениях и бентосе. Средняя

концентрация ПХБ в мышцах (0.60 мг/кг) близка к таковой у донных беспозвоночных (хирономиды – 0.67, олигохеты – 1.8 мг/кг). Далее концентрации растут в ряду: селезенка < почки < гонады < печень. Концентрация ПХБ в печени достигает у отдельных рыб величины 30–60 мг/кг сырого веса.

Общее количество ПХБ в печени составляет от такового в мышцах для самцов 18–72%, для самок 39–206%. Таким образом, несмотря на значительно меньший вес печени по сравнению с мышцами, она может содержать более половины ПХБ, аккумулированного организмом (без учета висцеральной жировой ткани). По мере удаления от источника загрязнения, концентрации ПХБ снижаются и в печени, и в мышцах, отражая тем самым уменьшение потока ПХБ через организм рыб, обусловленное низкими концентрациями этих веществ в кормовых объектах.

Таким образом, поступление ПХБ со сточными водами Череповецкого промышленного комплекса привело к загрязнению донных отложений, бентоса и ихтиофауны на всей территории Шекснинского плеса. Судя по содержанию этих веществ в воде, неблагополучный район локализован в непосредственной близости от места поступления сточных вод. В то же время, зоны повышенной концентрации ПХБ в донных отложениях охватывают гораздо большую территорию, удаляясь от источника загрязнения на расстояние до 60 км. Миграция рыб расширяет область распространения загрязняющих веществ и может быть причиной обнаружения ПХБ в районах, не связанных гидрологически с основным источником загрязнения. Обнаружение ПХБ в рыбе из других районов водохранилища имеет случайный характер, следовые концентрации этих веществ в печени обнаружены у леща в районах с. Брейтово, ст. Коприно и Шумаровского острова. По-видимому, в данном случае имеет место атмосферный перенос этих веществ из района г. Череповца.

В 1997 г. было продолжено изучение накопления ПХБ в рыбе. В выборке леща, взятой из района Торова – о. Каргач, определено содержание двух (основных для данного района) форм ПХБ – Хлофена А-40 и А-50. Среднее суммарное содержание в печени составило 2.9 мг/кг сырого веса (1.3 – А-40 и 1.6 – А-50). Для сравнения, в 1990 г. среднее содержание ПХБ в печени леща находилось в пределах от 3.88 до 5.41 мг/кг, в зависимости от сезона взятия проб. Понижение средней концентрации ПХБ, по-видимому, может в какой-то мере отражать снижение нагрузки токсикантов на организм рыб, однако отдельные особи по-прежнему накапливают в печени значительное количество ПХБ (до 6.9 мг/кг), сравнимое с результатами, полученными до закрытия стока. Измерение концентрации ПХБ в усредненных пробах печени леща, отобранных по размерам рыб, показало отсутствие значительной аккумуляции ПХБ с возрастом.

Выше упоминалось об исследованиях содержания ПХБ в р. Волге в районе г. Ярославля в рамках российско-голландского проекта «Волга» (Колпакова и др., 1995). В поверхностных водах Волги загрязнение ПХБ не было обнаружено, но в донных отложениях, особенно вблизи сбросов городских очистных сооружений, концентрации ПХБ были достаточно высокими. Источники загрязнения Волги ПХБ при проведении этих работ выявить не удалось. Предполагается, что ими могут оказаться сточные воды городских очистных сооружений (в момент обследования концентрация ПХБ в них составляла 100 нг/л), нефтеперерабатывающий завод (в районе сброса сточных вод завода в донных отложениях обнаружено повышенное содержание ПХБ), а возможно также предприятие «Лакокраска» (табл. 8.19). Отсутствие ПХБ в поверхностных водах не может служить надежным показателем степени загрязнения экосистемы данной группой ксенобиотиков ввиду их крайне низкой растворимости в воде. В растворенном состоянии ПХБ присутствуют в воде в исчезающе малых количествах – ниже предела обнаружения наиболее распространенных современных методов анализа. Аналогичная картина наблюдалась и под г. Череповцом, когда при высоком уровне загрязнения донных отложений на значительном участке Шекснинского плеса ПХБ в воде определялись в нескольких пробах.

Таблица 8.19

**Содержание полихлорированных бифенилов в воде и донных отложениях р. Волги
(г. Ярославль, август 1994 г.) (Колпакова и др., 1995)**

Место отбора проб	Вода, мкг/л	Донные отложения, мг/кг
Волга, выше г. Ярославля	н/о	
Волга в районе питьевого водозабора	н/о	
Сток городских очистных сооружений	0.1	
Сток НПЗ	н/о	
Волга, ниже г. Ярославля	н/о	
Правый берег Волги, выше г. Ярославля		н/о
Правый берег Волги, ливневка завода «Лакокраска»		0.0420
Правый берег Волги, ниже сброса Моторного завода		0.0028
Волга, ниже устья р. Которосль		0.0084
Район выпуска НПЗ		0.0156
Волга, ниже очистных сооружений г. Ярославля		0.0460
Правый берег р. Волги, ниже г. Ярославля		н/о
Устье р. Которосль		0.0015

Примечание. н/о – не обнаружено.

Ввиду того, что в России проблеме загрязнения окружающей среды ПХБ не уделялось должного внимания, нормативная база этого вопроса до сих пор не разработана. Однако мировой опыт показывает, что загрязнение ПХБ – это проблема первостепенной важности для любой страны. В настоящее время, по данным Всемирной организации здравоохранения, в чистой воде содержание ПХБ не должно превышать 0.5 нг/л. В США приняты

следующие нормативы: лимитирующий показатель для водных организмов при хроническом воздействии составляет 0,014 мкг/л, а для рыбохозяйственных водоемов – 0,079 нг/л. Последний критерий установлен с учетом влияния на здоровье человека (Quality..., 1986). В странах Западной Европы и в США вещества этой группы, в связи с их высокой экологической опасностью, не только жестко нормируются, но и исключаются из технологических процессов. Исходя из международных стандартов качества воды и учитывая уже выявленные факторы загрязнения Рыбинского водохранилища и р. Волги под г. Ярославлем, разработка экологической программы по ПХБ должна быть приоритетной задачей для регионов Верхней Волги.

2.4. Полициклические ароматические углеводороды

Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) относятся к группе приоритетных загрязняющих веществ. Многие из них особо опасны, поскольку обладают выраженным мутагенным и канцерогенным действием. К ПАУ относится наиболее мощный из известных в настоящее время химических канцерогенов – бенз(а)пирен. ПАУ активно накапливаются в тканях живых организмов и передаются по пищевым цепям, легко достигая их верхних уровней и оказывая негативное воздействие на консументов высшего порядка, включая человека.

Источниками антропогенного загрязнения среды ПАУ являются фактически все виды человеческой деятельности, связанные с добычей, транспортировкой, переработкой или сжиганием углеводородных полезных ископаемых (в первую очередь – нефти и угля). Потенциальные источники загрязнения среды ПАУ широко представлены в бассейне Верхней Волги. Это наземный и водный транспорт, перевозка угля и нефтепродуктов, нефтехимическое и химическая промышленность.

Изучению закономерностей пространственного распределения ПАУ, их поведения в природной среде и воздействия на живые организмы уделяется большое внимание во всем мире. В результате исследований последних лет, был накоплен значительный массив данных, касающихся загрязнения водных, особенно морских, экосистем этими соединениями. Однако вплоть до настоящего времени многие аспекты загрязнения пресноводных экосистем этими ксенобиотиками остаются мало изученными. Дефицит информации особенно ощутим по отношению к водоемам бывшего СССР, в том числе бассейну Верхней Волги. Необходимо отметить, что этот регион, в силу огромной экономической, культурно-исторической и природной значимости, относится к числу наиболее изученных в России в плане загрязнения среды, особенно вблизи крупных промышленных центров. Однако и для них в большинстве случаев отсутствуют сведения об уровнях ПАУ и степени их потенциальной опасности. В первую очередь, это связано с тем, что анализ ПАУ в природных средах – чрезвычайно дорогостоящая и сложная процедура, требующая прецизионной аналитической аппаратуры, качественных реактивов и высококвалифицированного персонала. В России же и до сих пор крайне мало лабораторий, способных проводить на адекватном уровне анализ этих веществ в естественных условиях. С другой стороны, во многих областях, расположенных в регионе Верхней Волги, в частности в Ярославской, отмечается повышенная частота наследственных и онкологических заболеваний, что заставляет с особым вниманием отнестись к проблеме загрязнения водных экосистем полициклическими ароматическими углеводородами.

Основная задача данного раздела – обзор существующей информации по уровням ПАУ в компонентах водных экосистем Верхней Волги. По мере возможности, данные по верхневолжским водоемам сравниваются с материалами по другим водоемам России и за рубежом. Особое внимание уделяется донным отложениям – компоненту водных экосистем, в котором ПАУ сохраняются в течение длительного времени.

Наиболее детальные исследования закономерностей загрязнения водных экосистем ПАУ были проведены на Рыбинском водохранилище. Первое исследование осуществлено после аварии на Череповецком металлургическом комбинате (ЧМК) в январе-феврале 1987 г. Авария привела к массовому сбросу неочищенных стоков ЧМК в водоем, что сопровождалось ухудшением потребительских свойств рыбы и ее гибелью, а также долгосрочным негативным воздействием на популяции рыб водохранилища, и особенно Шекснинского плеса (Влияние стоков ..., 1990). Проведенные после аварии комплексные исследования позволили классифицировать Шекснинский плес как сильно загрязненную акваторию (Флеров, 1990).

Хромато-масс-спектрометрический анализ проб, отобранных после аварии, показал, что вода и рыба Шекснинского плеса содержат множество загрязняющих веществ разных классов: ПАУ (нафталин и его производные, дигидроаценафтилен, флуорен, дифенил), кетоны, альдегиды, фталаты, азот- и кислородсодержащие гетероциклические соединения и др. (Козловская и др., 1990). Через 10–14 дней после аварии концентрации большинства этих соединений в воде составляли 10–20 мкг/л. К сожалению, анализ донных отложений удалось провести только через 9 месяцев после аварии, что не дало возможности детально проследить динамику содержания ПАУ в грунтах за период, прошедший после аварии. Вместе с тем, удалось выявить, что донные отложения содержат значительные количества различных ПАУ и что Шекснинский плес – наиболее сильно загрязненная зона Рыбинского водохранилища, где ПАУ могут представлять реальную экологическую проблему (табл. 8.20).

Наиболее высокие концентрации этих соединений (от 920 до 12750 мкг/кг) были обнаружены на ближайшей к месту сброса сточных вод ЧМК станции (устье р. Кошты). Концентрации ПАУ в донных отложениях постепенно снижались по мере удаления от этого места. Исключением из данной закономерности были отложения, отобранные в районе пос. Мякса, т. е. фактически на границе Шекснинского плеса, где были также выявлены сравнительно высокие уровни ПАУ. Предположительно, это связано с особенностями гидрологического режима водохранилища, определяющими закономерности переноса и седиментации загрязняющих веществ, ассо-

цированных с взвесями. В остальных районах водохранилища ПАУ, если и обнаруживались, то в значительно меньших количествах.

Т а б л и ц а 8.20

Содержание ПАУ (мкг/кг) в донных отложениях Рыбинского водохранилища в октябре 1988 г.
(Козловская и др., 1990)

Место отбора проб	МН	ДМН	ДФ	АЦН	ДБФ	ФЛ	Сумма ПАУ
Суда	5	0	0	0	0	0	5
Кошта	2270	3080	920	12750	1470	1360	21850
Торово	15	17	6	73	17	13	141
Каргач	6	4	4	14	4	3	35
Любец	10	8	6	41	12	8	85
Вичелово	7	6	5	17	8	4	47
Васильево	9	6	5	24	6	4	54
Ольхово	4	5	4	10	8	0	31
Мякса	39	30	27	66	23	13	198
Центральный мыс	4	2	5	6	3	4	24
Наволоки	7	5	3	12	7	4	38

Примечание. МН – метилнафталины, ДМН – диметилнафталины, ДФ – дифенил, АЦН – аценафтен, ДБФ – дибензофуран, ФЛ – флуорен.

Наряду с водой и донными отложениями, исследовались и различные виды рыб. В плотве *Rutilus rutilus* L. (анализировались пробы рыбы целиком), отловленной непосредственно после аварии на ЧМК в местах, близких к месту сброса стоков, многие ПАУ были обнаружены в значительных концентрациях. Среди них доминировали нафталин и его производные, а также дигидроаценафтилен. Содержание этих соединений в рыбе составляло 4260–5350 и 2560–3200 мкг/кг, соответственно. Зарегистрированные уровни ПАУ в рыбе превышали их концентрации в воде Шекснинского плеса в 160–366 раз, что хорошо иллюстрирует биоаккумуляционный потенциал этих загрязняющих веществ. К сожалению, пробы рыб из других частей водохранилища были отобраны только через один–два месяца. В это время значительные количества некоторых ПАУ были также обнаружены в рыбах, отловленных за пределами наиболее сильно загрязненной части Шекснинского плеса. Так, в тканях налима *Lota lota* L. содержалось до 464 мкг/кг нафталина и его производных и до 720 мкг/кг дигидроаценафтилена (в районе п. Мякса).

Разница во времени отлова рыб не позволяет установить, были ли рыбы загрязнены в местах их отлова (включая участки за пределами Шекснинского плеса) или же они накопили ПАУ во время аварии и затем мигрировали в более чистые районы водохранилища. Однако в целом выявлено, что в 1987 г. у всех рыб из Шекснинского плеса водохранилища концентрации загрязняющих веществ были выше, чем у рыб из других частей водохранилища. В мае 1987 г., т. е. примерно через 3 месяца после аварии, содержание ПАУ в рыбах из наиболее загрязненной части водохранилища снизилось весьма значительно. Например, среднее содержание нафталина и его производных упало в 30–35 раз, дигидроаценафтилена – в 21–58 раз, дибензофурана – в 24–40 раз. Точные причины такого снижения остались неизвестными. Можно предположить, что наряду с наиболее очевидной из них – детоксикацией ПАУ в организме – сыграла свою роль и селективная гибель рыб, получивших наибольшие дозы ПАУ после аварии. Это привело к элиминации наиболее сильно загрязненных рыб и, одновременно, к преобладанию в уловах выживших, менее загрязненных особей. В 1988 г. ПАУ были обнаружены как у рыб из Шекснинского плеса, так и у экземпляров, отловленных за его пределами. Различия в концентрациях загрязняющих веществ у рыб из разных районов водоема были менее значительными, чем в 1987 г. Как в 1987, так и в 1988 г. среди выявленных в рыбах ПАУ доминировали «легкие»¹ соединения, тогда как «тяжелые» не были отмечены ни в одной пробе.

Следующее детальное исследование было проведено в сентябре 1990 г., т. е. приблизительно через 3 года после аварии на ЧМК (Павлов и др., 1996; Siddall et al., 1994). Жидкостно-хроматографический анализ показал, что донные отложения водохранилища все еще содержат различные ПАУ в значительных количествах (табл. 8.21). Исследование также продемонстрировало, что Шекснинский плес загрязнен ПАУ в большей степени, чем другие районы водохранилища. Суммарное содержание этих соединений на самой близкой к ЧМК станции (Торово) было примерно в 30 раз выше, чем на станциях, удаленных от Череповца (Коприно, Дарвинский заповедник). Бензо(е)пирен и перилен присутствовали в наибольших концентрациях – 1598.4 и 3057.4 мкг/кг соответственно. Характерно, что различия в концентрациях ПАУ из разных районов водохранилища оказались менее выраженными, чем отмеченные ранее в работе В. И. Козловской с соавторами (1990).

Т а б л и ц а 8.21

¹ Все ПАУ, выявленные в ходе исследования были условно разделены на две группы: «легкие», с молекулярным весом менее 202.5, т. е. «легче» пирена и «тяжелые» – с большим весом: бензофлуорен и «тяжелее». Эти группы различаются скоростями абсорбции на частицах, растворимостью в воде, коэффициентом распределения в систем «октанол–вода» и биоаккумуляционным потенциалом.

**Содержание ПАУ (мкг/кг) в донных отложениях Рыбинского водохранилища в сентябре 1990 г.
(Siddall et al., 1994)**

Место отбора проб	ПИ	БФЛ	БАН	ХР	БеП	ПЕ	БаП+ДБА	БгП+КОР	Сумма ПАУ
Торово	85.7	0.0	85.6	264.3	1598.4	3057.4	111.8	0.0	5203.2
Каргач	181.9	212.1	53.2	60.1	455.2	642.4	100.4	1.6	1706.8
ДГЗ	11.8	44.3	7.9	87.4	5.6	31.9	13.2	4.7	178.0
Коприно	8.9	23.0	3.4	40.8	5.2	21.1	3.0	4.6	138.7

Примечание. ПИ – пирен; БФЛ – бензофлуорен; БАН – бензантрацен; ХР – хризен; БеП – бензо(е)пирен; ПЕ – перилен; БаП+ДБА – бенз(а)пирен + дибензоантрацен; БгП+КОР – бензо(ghi)перилен + коронен. ДГЗ – Дарвинский государственный заповедник.

Одновременно с донными отложениями уровни ПАУ были определены в печени леща *Abramis brama* L. Содержание бенз(а)пирена и флуорантена у рыб варьировало в пределах от 5.6 до 727.7 мкг/кг (ст. Торово), а бензантрацена и бензо(е)пирена – от 8.0 до 55.2 мкг/кг соответственно (ст. Коприно). Содержание ПАУ у рыб в пределах одной станции сильно различалось. Рыбы, пойманные в Шекснинском плесе и за его пределами, не отличались статистически достоверно по суммарному содержанию ПАУ. В то же время, различия в соотношении «тяжелых» и «легких» ПАУ в рыбах этих двух групп были очевидными. Уровни «легких» соединений у рыб, отловленных за пределами загрязненного Шекснинского плеса в районе Коприно и у Дарвинского заповедника, были достоверно ниже, но не отличались между собой. Величины отношения «тяжелые»/«легкие» ПАУ у рыб, пойманных на одном и том же участке, сильно варьировали, но не различались статистически достоверно у рыб из разных районов. Сравнение выявленных концентраций ПАУ в донных отложениях и в рыбе показало, что соединения с большим молекулярным весом присутствовали в сходных концентрациях у всех рыб, вне зависимости от уровня этих соединений в донных отложениях. Напротив, концентрации «легких» ПАУ в рыбе всегда были выше (особенно на станции Торово, ближайшей к месту сброса стоков ЧМК), чем в донных отложениях. Это указывает на большой биоаккумуляционный потенциал «легких» ПАУ.

Результаты исследований, полученные с помощью хромато-масс-спектрометрии и жидкостной хроматографии, сходны в том, что суммарное содержание ПАУ (вне зависимости от их молекулярного веса) в донных отложениях и в рыбе, убывало по мере удаления от г. Череповца. Это доказывает, что стоки города играют основную роль в загрязнении Рыбинского водохранилища ПАУ, а другие источники загрязнения (например, судоходство и перенос с течениями и через атмосферу) менее значимы. Однако в результатах исследований обнаружилось и различия. Так, различались списки выявленных ПАУ: более раннее исследование показало преобладание «легких» ПАУ во всех изученных районах водохранилища (Козловская и др., 1990). При использовании жидкостной хроматографии была выявлена несколько иная картина. В сильно загрязненном Шекснинском плесе, в непосредственной близости к источнику загрязнения (ст. Торово) в донных отложениях преобладали «тяжелые» ПАУ, на некотором удалении (ст. Каргач) – «легкие», а за пределами Шекснинского плеса различия в концентрациях между этими группами соединений были незначительными (Siddall et al., 1994). Еще одно различие заключалось в том, что величины суммарных концентраций ПАУ в донных отложениях в 1990 г. были в целом выше, чем 3 года назад. Так, в районе ст. Каргач, суммарное содержание ПАУ в донных отложениях, выявленное во втором исследовании, было в 49 раз выше, чем в первом.

Точные причины выявленных различий неясны, однако наиболее вероятно, что они связаны с использованием разных методов анализа, а не с изменениями состава и концентрации загрязняющих веществ в период между проведением исследований. Следует отметить, что разница в методах касалась использования не только разных аналитических приборов, но и различных процедур подготовки проб, экстрагирования ПАУ из седиментов и очистки экстрактов: если в первом исследовании следовали процедуре, разработанной в Гидрохимическом институте (Vinnikov et al., 1988), то во втором – процедуре, широко используемой на Западе (McLeod et al., 1985). Использование разных методов не позволяет провести прямое сравнение результатов исследований и сделать вывод о динамике ПАУ. Тем не менее, полученные данные позволили выявить общие закономерности пространственного распределения ПАУ в донных отложениях Рыбинского водохранилища. Кроме того, отмеченное в 1990 г. увеличение суммарного содержания ПАУ в донных отложениях по сравнению с 1987 г. может свидетельствовать о продолжающемся поступлении этих загрязняющих веществ в водоем. Исследования также показали, что разные виды рыб накапливали весьма значительные количества ПАУ. Эти вещества сохранялись в организме в течение длительного времени и, очевидно, могли перераспределяться в пределах водохранилища за счет миграции рыб.

В ходе работы, выполненной совместно независимыми (неправительственными) Российскими и Голландскими организациями, занимающимися вопросами охраны среды, ПАУ в воде и донных отложениях определялись на участках, непосредственно примыкающих к месту сброса стоков ЧМК (Колпакова и др., 1996). Было показано, что вода и донные отложения в обследованных районах содержат высокие уровни ПАУ, а также другие загрязняющие вещества. Концентрации некоторых соединений в грунтах достигали исключительно больших величин (нафталин до 215.8 мг/кг, флуорантен до 286.3 мг/кг, фенантрен до 1526.0 мг/кг). Необходимо от-

метить, что в России до сих пор отсутствуют экотоксикологические нормативы (ПДК) загрязняющих веществ в донных отложениях, а из числа различных видов ПАУ величины ПДК в воде установлены только для нафталина и бенз(а)пирена. Сравнение выявленных уровней ПАУ с нормативами, принятыми в Голландии (близкими к среднеевропейским), показало, что концентрации большинства выявленных ПАУ (включая нафталин, фенантрен, антрацен, флуорантен и бенз(а)пирен) в донных отложениях значительно превышают уровни «голландских» ПДК (Колпакова и др., 1996), т.е. могут представлять экологическую опасность. Таким образом, исследования, проведенные значительно позже аварии на ЧМК в 1987 г. показали, что Шекснинский плес Рыбинского водохранилища продолжает оставаться акваторией, испытывающей существенную нагрузку ПАУ. В выявленных концентрациях эти соединения могут представлять опасность для гидробионтов и здоровья человека.

Проведенный анализ выявил ряд серьезных проблем, касающихся изучения загрязнения ПАУ в водных экосистемах Верхней Волги и других регионов страны. В первую очередь, это касается острой необходимости использования унифицированных методик, обеспечивающих сопоставимость данных при определении ПАУ. В противном случае оказывается невозможным прямое сравнение результатов, полученных различными группами исследователей в разное время. Кроме того, выявлены проблемы общего характера: необходимость изучения особенностей пространственного распределения ПАУ в пресных водах в зависимости от различных факторов среды, а также закономерностей распределения ПАУ в системе «вода – донные отложения».

Некоторые из этих проблем решались серии исследований В.И. Козловской и А.В. Германа (1997). В данном случае ПАУ определялись методом жидкостной хроматографии, являющимся стандартным в США и ряде других стран (Methods for organic analysis..., 1982). В 1990–1993 гг. ПАУ были обнаружены практически на всей акватории Рыбинского водохранилища в концентрациях 0.01–5.3 мкг/л в воде и 0.9–822.2 мг/кг в донных отложениях. В пределах Шекснинского плеса вновь были выявлены более высокие концентрации ПАУ, по сравнению с другими районами, причем наивысшие уровни отмечены в черте г. Череповца. Использование специальных трассеров позволило проследить распространение в водоеме сточных вод ЧМК, содержащих ПАУ. Шлейф загрязнения отчетливее прослеживался по анализам этих соединений в донных отложениях, чем в воде. Кроме того, выявлена корреляция между содержанием ПАУ в воде и в донных отложениях, а также установлена зависимость содержания загрязняющих веществ от гранулометрического состава отложений. Наибольшие концентрации ПАУ обнаружены в черных илах, наименьшие – в песках. При этом разница в концентрациях между черными и серыми илами достигает 10 раз. Наконец, было показано, что ПАУ характеризуются очень высокими величинами коэффициента накопления в донных отложениях – до 40 тыс. К сожалению, в работе приводятся только суммарные величины концентраций ПАУ, поэтому невозможно выявить закономерности накопления отдельных соединений этой группы, например в зависимости от их молекулярного веса.

ПАУ анализировались не только в воде и донных отложениях, но и в биоте. Среди изученных водных беспозвоночных наибольшие концентрации загрязняющих веществ были найдены в дрейссене *Dreissena polymorpha* (от 0.002 в районе ст. Брейтово до 0.733 мкг/кг на ст. Торова). ПАУ были обнаружены у всех исследованных видов рыб – налима, леща, плотвы, синца *Abramis ballerus* и судака *Stizostedion lucioperca* – в суммарных концентрациях от 4 мкг/кг в мышцах синца и леща до 150 мкг/кг в печени судака. Загрязняющие вещества были найдены у особей, отловленных по всему водохранилищу, хотя в большей степени были загрязнены рыбы, пойманные в Шекснинском плесе. Концентрации ПАУ в целом были выше в печени, хотя в ряде случаев достигали значительных величин и в мышцах. Содержание загрязняющих веществ в рыбе коррелировало с их содержанием в донных отложениях и бентосе.

Литературные данные по уровням ПАУ в других водохранилищах Верхней Волги неизвестны. В ходе комплексных исследований 1996 г. на Увдовском водохранилище (Ивановская обл., бассейн Верхней Волги), было проведено определение ПАУ в донных отложениях. Для анализа использовался метод жидкостной хроматографии, подготовка проб проводилась по В. МакЛеоду с соавторами (McLeod et al., 1985), что позволило получить результаты, сравнимые с данными исследования на Рыбинском водохранилище, проведенного совместно с учеными из Великобритании (Siddall et al., 1994).

На некоторых участках донные отложения содержали ПАУ в заметных количествах (табл. 8.22). Распределение ПАУ было неравномерным – наибольшие суммарные концентрации отмечены в канале, на приплотинном участке и около автомобильного моста, на других станциях ПАУ или отсутствовали, или обнаружены в существенно меньших количествах. Из этого можно заключить, что загрязнение донных отложений ПАУ имеет локальный характер и не распространяется на все водохранилище. На станции, расположенной около автомобильного моста, суммарная концентрация этих соединений достигает значительных величин, сопоставимых с отмеченными для некоторых районов Рыбинского водохранилища.

Поскольку все исследования, рассмотренные в данном разделе, основаны на использовании только химико-аналитических процедур, они не позволяют оценить степень опасности выявленных уровней ПАУ. В то же время, следует отметить, что Увдовское водохранилище – водоем питьевого назначения, являющийся основным источником водоснабжения для г. Иваново. Наличие в его донных отложениях ПАУ в заметных количествах (включая особо опасное соединение – бенз(а)пирен) не может быть оставлено без внимания. Источники загрязнения водохранилища этими соединениями не выявлены. Однако расположение самой загрязненной станции вблизи автомобильного моста указывает на один из наиболее вероятных путей поступления ПАУ в водоем. На водосборной площади водохранилища расположен крупный аэродром, который также может вносить свой вклад в загрязнение водоема ПАУ.

Содержание ПАУ (мкг/кг сухого веса) в донных отложениях Уводьского водохранилища

ПАУ	Станции					
	Средний плес	Устье р. Увось	Приплотинный участок	Канал	Мост	р. Колбаска
Нафталин и его производные	н/о	н/о	12.1	н/о	21.5	н/о
Флуорантен	н/о	сл.	9.3	сл.	34.8	н/о
Пирен	сл.	сл.	5.1	7.9	11.6	н/о
Бензофлуорен	сл.	сл.	н/о	12.8	23.2	сл.
Бенз(а)пирен + дибензантрацен	2.1	1.9	4.7	8.1	11.4	< 0.5
Коронен	3.0	2.0	3.1	2.1	1.4	сл.
Неидентифицированные ПАУ	6.7	4.5	8.2	7.7	31.3	3.8
Сумма ПАУ	> 11.8	> 8.4	42.5	> 38.6	135.2	> 4.3

Примечание. н/о – не обнаружено; сл. – следы, ниже предела количественного обнаружения.

Упомянутые выше неправительственные организации России и Голландии проводили исследования уровней ПАУ и в других волжских водохранилищах, за пределами региона Верхней (Колпакова и др., 1995). Сравнение этих данных с материалами по верхневолжским водохранилищам представляет значительный интерес. В водохранилищах, расположенных в бассейнах Средней и Нижней Волги, выявлены районы, загрязненные ПАУ и другими соединениями в потенциально опасных концентрациях². В большинстве случаев эти районы находятся в непосредственной близости от места сброса сточных вод крупных промышленных центров. Так, в районе Нижнего Новгорода, концентрации нафталина в воде достигали величины в 37 «голландских» ПДК, фенантрена – до 47, флуорантена – 310, бенз(а)пирена – 10 ПДК. В районе г. Самары концентрация бенз(а)пирена в некоторых пробах также достигала 10 ПДК. Более того, значительные концентрации многих ПАУ, превышающие ПДК, были выявлены в водопроводной воде Нижнего Новгорода.

Высокие концентрации ПАУ в воде сопровождались и значительными уровнями этих соединений в донных отложениях. В большинстве случаев наибольшие концентрации ПАУ отмечались в донных отложениях, отбрасываемых в водоемах, расположенных непосредственно в черте городов – крупных промышленных центров (Нижний Новгород, Самара, Дзержинск, Новокуйбышевск). Это явно указывает на то, что источником загрязнения являются именно промышленные стоки городов. Однако наиболее высокий уровень загрязняющих веществ был обнаружен в приплотинной зоне Куйбышевского водохранилища, т.е. за пределами крупного города. Это может быть обусловлено особенностями гидрологии водоема и закономерностями транспорта ПАУ со взвешенными частицами.

В загрязненных донных отложениях водохранилищ Средней и Нижней Волги самые высокие концентрации среди ПАУ были отмечены для бензоперилена (до 32.4 мкг/кг в районе Нижнего Новгорода). На некоторых участках достигало высокого уровня и содержание бенз(а)пирена (до 62 нг/г). В целом же, уровни ПАУ в загрязненных участках водохранилищ Средней и Нижней Волги были сходны с таковыми в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища. Следовательно, и этот район Верхней Волги загрязнен ПАУ в той же степени, что и акватории, примыкающие к окрестностям крупнейших промышленных центров Волжского бассейна.

В наиболее загрязненной части Куйбышевского водохранилища, т.е. за пределами, крупных городов, в донных отложениях доминировали ПАУ с высоким молекулярным весом, и отношение «тяжелые»/«легкие» ПАУ достигало здесь наивысших величин. Меньшие величины этого коэффициента были отмечены вблизи Нижнего Новгорода и Дзержинска, где также преобладали «тяжелые» соединения. В других районах величина данного отношения была меньше 1, указывая на доминирование в отложениях легких ПАУ. Необходимо отметить, что в рассматриваемой работе применялась аналитическая процедура, сходная с той, которая использовалась на Рыбинском водохранилище в 1990 г. (Siddall et al., 1994). Поэтому сопоставление результатов двух рассматриваемых работ в данном случае правомерно. Сравнение показывает, что в большинстве случаев в донных отложениях доминируют «тяжелые» ПАУ.

Приведенными выше данными фактически ограничиваются доступные сведения о загрязнении водоемов Верхней Волги исключительно опасными загрязняющими веществами – ПАУ. Можно констатировать, что в проблеме загрязнения верхневолжских водоемов этими соединениями больше вопросов, чем ответов. Тем не менее, анализ имеющихся сведений позволил сделать ряд выводов:

1. Шекснинский плес Рыбинского водохранилища загрязнен ПАУ в той же степени, что и акватории Волги, прилегающие к крупнейшим промышленным городам.

2. На Верхней Волге, наиболее загрязнены ПАУ седименты в районах, прилегающих к месту поступления в водоем промышленных стоков, что указывает на существование долговременных источников ПАУ в водоемах. В большинстве мест, удаленных от источника стоков на несколько десятков километров, донные отложения загрязнены в меньшей степени, что свидетельствует о локальном характере загрязнения водоемов ПАУ, а также

² Поскольку в России отсутствуют ПДК не только для донных отложений, но и для многих веществ в воде, для оценки опасности выявленных соединений могут использоваться, как это сделано и в рассматриваемой работе, соответствующие значения ПДК, принятые в других странах (например, Голландии).

означает, что атмосферный перенос ПАУ играет незначительную роль в пространственном распределении этих соединений в водоемах Верхней Волги. ПАУ перераспределяются в водоеме с миграциями рыб, накопивших эти соединения.

3. В целом, данные о загрязнении ПАУ водоемов Верхней Волги совершенно недостаточны, из чего следует острейшая необходимость проведения широкомасштабных исследований и регулярного мониторинга. Мониторинг ПАУ должен включать исследования, направленные на выяснение степени опасности выявляемых уровней этих соединений в рыбах для здоровья человека. Решение данной задачи невозможно при использовании только химико-аналитических методов – необходимы разработка и внедрение современных биологических (в том числе, молекулярно-биологических) методов оценки опасности ксенобиотиков.

4. Выявлена необходимость проведения работ по унификации (или, по крайней мере, интеркалибрации) методов анализа ПАУ в водных экосистемах, применяемых разными специалистами в России и за рубежом. Требуется также экологическое нормирование различных ПАУ в воде и, особенно, в донных отложениях и биоте.

2.5. Кислотное воздействие на водоемы

Среди многочисленных физико-химических факторов, влияющих на жизнедеятельность пресноводных организмов, сравнительно немногие имеют ведущее экологическое значение. К таким факторам относится химический состав воды, и в частности концентрация водородных ионов. В крупных водоемах колебания значений рН находятся в пределах нормального существования большинства гидробионтов (6.5–8.5), что отражено в нормативных документах, регламентирующих качество поверхностных вод (Перечень..., 1999; EIFAC, 1969). Значительные отклонения от указанного диапазона наблюдаются, как правило, в малых и средних по площади водоемах.

История вопроса. Исследование феномена кислотных атмосферных осадков и их влияния на окружающую среду насчитывает не одно столетие и представляет собой сложную, до конца не изученную проблему, затрагивающую несколько научных дисциплин не только естественного, но и гуманитарного характера, на решение которой направлены усилия многих государств Европы и Северной Америки. Особое положение России заключается в том, что при всей очевидности существования проблемы, подтвержденной научными работами и участием России (а раньше СССР) в международных конвенциях, ни масштабы закисления поверхностных вод на территории нашей страны, ни причинно-следственные связи между силой кислотного воздействия и характером реакции водных организмов не определены.

В 1872 г. Р. Смит в своей знаменательной книге «Воздух и дождь: начало химической климатологии» (Smith, 1872) впервые употребил термин «кислотный дождь» и сформулировал основные принципы современного понимания феномена кислотных атмосферных осадков. На основании детальных исследований, проведенных в Англии, Шотландии и Германии, Р. Смит показал, что химический состав атмосферных осадков зависит от таких факторов, как количество сжигаемого угля, преобладающие направления атмосферного переноса, удаленность от моря, частота выпадений дождя и снега. Им установлено повреждающее действие кислотных атмосферных осадков на растения и отмечено выпадение мышьяка, меди и других металлов в промышленных районах. Хотя первые упоминания о «серных и кислотных» выпадениях, источником которых был процесс производства металлов, и негативном их действии на окружающую среду относятся к XVII–XVIII вв. (Cowlin, 1982), а первый закон, направленный на борьбу с «неприятным дымом, появляющимся в результате сжигания угля», издан английской королевой Елизаветой I в XVII в. (Трансграничное ..., 1988), работы Р. Смита представляли собой первый систематизированный анализ причинно-следственных связей между хозяйственной деятельностью, загрязнением атмосферы и негативным эффектом кислотных дождей. Внимание к его трудам было проявлено только спустя 100 лет после их публикации.

Следующим этапом в хронологии исследования кислотных дождей была чисто научная разработка – в 1909 г. датский химик П. Серенсен предложил шкалу рН для характеристики кислотности водных растворов. Понятие кислотности раствора приобрело реальную количественную значимость и удобную в употреблении меру, успешное использование которой в практических целях существенно продвинуло изучение кислотного воздействия на живые организмы. В 1911 г. было обнаружено отсутствие различий в негативном действии кислотных дождей и разбавленной серной кислоты на рост растений, прорастание семян, процессы нитрификации, аммонификации и азотфиксации в почвах (Gorham, 1980). В 20-х годах в Норвегии был показан токсический эффект закисления на выживаемость форели и численность популяций атлантического лосося. В 1926 г. в Швеции было предложено использовать известняк на рыбоводных заводах для нейтрализации кислотности воды (Cowlin, 1982). Для характеристики кислых водоемов вводятся термины **ацидотрофные** и **дистрофные** озера. К этому времени в США и в Европе было выполнено детальное изучение химического состава атмосферных осадков на приемлемом и в наши дни методическом уровне (Conway, 1942). Однако основные исследования, проведенные до 50-х годов, были посвящены проявлениям серьезного видимого ущерба, вызванного высокой концентрацией загрязнителей воздуха, что в наши дни происходит довольно редко (некроз листьев, верхушечное усыхание деревьев и гибель растений).

Научные разработки в России, а затем и в СССР в первой половине XX в. были созвучны зарубежным. Начиная с 1910 г. имеются данные по атмосферным выпадениям сульфатов и других ионов в промышленных районах, а также на значительном расстоянии от источников эмиссии (Витынь, 1911). В 1920–1930 гг. проведе

ны сравнительно-лимнологические исследования болотных озер с разным уровнем pH, описан химический состав воды кислотных озер ($\text{pH} < 5.0$), впервые была установлена ее принадлежность к сульфатному классу, отмечено уменьшение разнообразия фауны и флоры, которое объяснялось токсическим действием высоких концентраций ионов водорода (Скадовский и др., 1928; Степанова, 1932). Впервые упоминается об обедненном составе ихтиофауны озер с низкими значениями pH воды, а также указывается на исключительную устойчивость окуны к кислотным условиям (Гриб, Степанова, 1943).

Послевоенный период характеризуется бурным развитием исследований атмосферных процессов. В это время создается широкомасштабная сеть национальных и международных станций по контролю химического состава атмосферных выпадений в Европе. 1957 г. стал Международным геофизическим годом, в течение которого химический состав атмосферных выпадений координированно анализировался в Европе, Советском Союзе и США. В результате было документировано, что кислотные дожди не только усиливают вымывание катионов из почв и геологических пород, а следовательно, влияют на химический состав воды рек, озер и болот, но и вызывают воспалительные явления в органах дыхания у людей (Gorham, 1958, 1961). Интенсивный рост промышленного производства и электроэнергетики имел следствием строительство индустриальных гигантов с 200–300-метровыми дымоотводными трубами, переводя проблему загрязнения атмосферы из региональной в глобальную за счет эмиссии газообразных отходов в более высокие слои атмосферы, что обеспечивало перенос на сотни и тысячи километров кислотообразующих окислов серы, количество которых в 1950–1970 гг. в мире утроилось, (Трансграничное..., 1988). В Советском Союзе в 1956 г. вводится в строй крупнейший в Европе металлургический комбинат в Череповце, а структура топливно-энергетического комплекса страны претерпевает изменения в пользу экологически более чистых по сравнению с углем энергоносителей – нефти и, в основном, газа. Однако объемы используемого природного ископаемого топлива столь велики, что улучшение ситуации маловероятно, о чем свидетельствуют результаты анализов химического состава атмосферных осадков (Дроздова и др., 1964). Ограниченный доступ к метеорологической информации (гриф «Для служебного пользования») в это время не способствует объективной оценке сложившейся экологической ситуации.

В послевоенный период (1940–1960-е годы) исследования болотных озер, в том числе кислотных, наиболее интенсивно проводятся на северо-западе Европейской территории. Однако основное внимание уделяется изучению «дистрофии» озер, степень которой определялась главным образом по уровню гумификации (Салазкин, 1976). С конца 1970-х годов гидробиологические исследования кислотных водоемов в СССР стали редкими, однако начинает развиваться эколого-физиологический подход к их изучению (Виноградов, 1979).

К началу 70-х годов в мире накоплен довольно обширный фактологический материал, разрозненный по отдельным направлениям исследований: технология высокотемпературных процессов в промышленности, химия атмосферных осадков, геохимия, лимнология, ихтиология. Конкретный вред для ихтиофауны от кислотных дождей доказан для рек и озер Канады (Beamish, Harvey, 1972) и Скандинавии (Jensen, Snekvik, 1972). В Норвегии были серьезно затронуты государственные экономические интересы: резко сократилась численность популяций важных промысловых видов – лосося и форели. Это обстоятельство послужило мощным импульсом для консолидации научных исследований и разработки практических мер по оздоровлению окружающей среды. В 1972 г. в Стокгольме проводится международная конференция под эгидой ООН «Трансграничное загрязнение по воздуху: воздействие серы в воздухе и осадках на окружающую среду», отметившая негативное действие кислотных атмосферных осадков на экосистемы и окончательно сформулировавшая проблему кислотных дождей.

Впоследствии начинает регулярную работу постоянная комиссия ООН при Экономическом совете по Европе, с активным участием в ней Советского Союза. В том же году Норвегией был инициирован междисциплинарный и, по сути, международный проект «Кислотные осадки: эффект воздействия на леса и рыбу», завершившийся в 1979 г. и стоивший Норвегии 15 млн. долларов. Конвенцией 1979 г. закреплена политика мер по сокращению выбросов кислотообразующих соединений серы, которая была поддержана Советским Союзом, несмотря на ее явную экономическую невыгодность. Сейчас можно констатировать, что сокращение выбросов соединений серы в атмосферу на 30% (впоследствии – на 50%) в СССР, а затем в России, было осуществлено не столько за счет модернизации очистных сооружений, сколько в результате падения промышленного производства. Объем выбросов SO_2 в атмосферу российскими предприятиями на Европейской части страны снизился с 7 млн. тонн в 1980 г. до 4 млн. тонн в 1991 г., что, однако, больше, чем эмиссия окислов серы в любой другой европейской стране (ЕЭК, 1993). В результате такого уровня загрязнения атмосферы антропогенно закисленные озера с pH воды 5.0 и ниже в настоящее время представляют собой неотъемлемый элемент природно-ландшафтных комплексов северо-запада России на территории 150 тыс. км² (Комов и др., 1997).

Закисление поверхностных вод. Степень закисления поверхностных вод определяется двумя основными факторами: чувствительностью водоемов к кислотному воздействию и количеством кислотного реагента природного или антропогенного происхождения, поступающего в водоем. Чувствительность водоемов к кислотному загрязнению зависит от содержания основных катионов и общей минерализации воды. Озера и реки с концентрацией основных катионов в воде выше 400 мкг-экв/л обычно считают нечувствительными к закислению и не анализируют в связи с кислотным загрязнением (Henriksen et al., 1992). Эта критическая концентрация катионов приблизительно соответствует общей минерализации воды 50 мг/л. В бассейне Верхней Волги чувствительными к кислотному воздействию следует относить озера, расположенные на речных водоразделах Вологодской, Тверской и, в меньшей степени, Костромской и Ярославской областей (Комов и др., 1997).

Закисление рек и озер (увеличение концентрации ионов водорода) может быть вызвано несколькими причинами (Комов и др., 1997), основными из которых для бассейна Верхней Волги являются:

1. Заболачивание дренируемого бассейна, сопровождающееся увеличением поступления в водоемы органических кислот, доминирующих над минеральными (LaZerte, Dillon, 1984). Масштабы этого влияния особенно велики в России, где до 16% территории представлено болотами и заболоченными лесами. Воздействие болотных вод носит умеренный характер, определяемый изменением pH воды рек и озер до уровней не ниже 5.0–5.5, о чем свидетельствуют результаты палеоолимологических исследований кислотных (в настоящее время) озер, которые испытывали влияние заболачивания в доиндустриальный период и имели значения pH воды выше чем 5.2 (Birks et al., 1990).

2. Атмосферное выпадение кислотообразующих соединений серы и азота, являющееся в настоящее время наиболее существенной причиной антропогенной acidификации рек и озер (Acidification..., 1994). Закисление поверхностных вод считается возможным при уровне выпадения сульфатов, превышающем 1.5 г/м² в год (The Stockholm conference..., 1982). Превышение этого уровня характерно для большей части европейской территории России (Dedkova et al., 1993). Для Ярославской области плотность выпадений окислов серы, произведенных только на предприятиях области (без учета атмосферного переноса из соседних областей и из-за рубежа), составляет 2.0–2.5 г/м² (Доклад..., 1997), а плотность всех выпадений в Вологодской области – 3.5–6.2 г/м² (Комов, Лазарева, 1994). В низкоминерализованной воде подверженных такому влиянию рек и озер среди анионов преобладают сульфаты, повышается содержание растворенных форм тяжелых металлов и алюминия (Marmorek et al., 1989).

Выбросы кислотообразующих соединений в атмосферу. Поступление кислотообразующих соединений в атмосферу является показателем степени развития энергоемких процессов в стране и эффективности природоохранного законодательства. В начале 1980-х годов только с европейской части России в атмосферу поступило свыше 7 млн. т SO₂ (ЕЭК, 1993), около 5 млн. т приходилось на Украину, Беларусь, Молдавию и прибалтийские республики, что в сумме составило 30–40% от общеевропейских выбросов. С началом перестройки в СССР связано усиление природоохранных мероприятий, иногда экономически не выгодных. В результате выполнения этих программ намечилось устойчивое снижение загрязнения атмосферы. Однако развал СССР привел к драматическому падению промышленного производства и резкому снижению выбросов окислов серы в атмосферу даже без применения газоочистительного оборудования. В настоящее время с европейской территории России выбросы окислов серы соизмеримы с таковыми в Великобритании, Германии, Польше, на Украине и в 5–10 раз ниже, чем в США (ЕЭК, 1993).

Несколько иная ситуация складывается в отношении окислов азота, устойчивый рост выбросов которых в России наблюдался вплоть до 1990 г., достигая 2 675 000 т (ЕЭК, 1993). Загрязнение атмосферы окислами азота связано с работой двигателей внутреннего сгорания и дизельных установок и в меньшей степени с промышленным производством. Если объем железнодорожных и речных перевозок за последнее десятилетие сократился, то парк автомобилей возрос. Поэтому величина 2.5 млн. т окислов азота в год представляется вполне реальной (ЕЭК, 1993). Вклад соединений азота в общий кислотный потенциал атмосферных осадков в бассейне Верхней Волги не превышает 10% (Комов, Степанова, 1994).

Малые озера как объект исследования. Для анализа природного и антропогенного кислотного воздействия на водоемы бассейна Верхней Волги были выбраны две группы озер (табл. 8.23), расположенных в Вологодской (Бабаевский р-н) и на стыке Вологодской и Ярославской областей (большая часть озер в Череповецком р-не Вологодской обл.).

Таблица 8.23

Общая характеристика исследованных водоемов (Комов и др., 1997)

Показатель	Бабаевский р-н (10 озер)			Череповецкий р-н (9 озер)		
	Среднее значение	Минимум	Максимум	Среднее значение	Минимум	Максимум
Площадь, км ²	1.46	0.04	10.0	0.36	0.005	2.0
Максимальная глубина, м	3.8	1.0	8.0	1.80	1.0	3.0
pH	—	4.07	7.2	—	4.3	9.1
H ⁺ , мкг-экв/л	15.6	0.10	85.1	16.5	0.01	50.1
Na ⁺ , мкг-экв/л	76.1	51.7	112.2	28.5	14.0	66.0
K ⁺ , мкг-экв/л	20.0	11.0	25.9	6.2	3.1	9.0
Ca ²⁺ , мкг-экв/л	186.3	35.0	693.0	215.3	47.5	550.0
Mg ²⁺ , мкг-экв/л	60.1	15.0	179.2	66.1	10.0	183.0
HCO ₃ ⁻ , мкг-экв/л	109.3	0.0	654.3	147.0	0.0	925.0
SO ₄ ²⁻ , мкг-экв/л	120.1	45.8	208.3	59.6	0.0	185.0
Cl ⁻ , мкг-экв/л	29.7	15.0	55.0	32.6	15.0	49.0
ANC, мкг-экв/л*	212.0	59.9	804.6	244.6	-56.3	736.0
POB, мг/л	15.3	6.15	34.47	17.85	4.3	40.2
N _{общ} , мг/л	0.53	0.22	1.27	0.69	0.21	1.8
P _{общ} , мг/л	0.018	0.012	0.028	0.047	0.013	0.169

Примечание. ANC – кислотонейтрализующая способность воды; POB – растворенное органическое вещество.

Исследованные озера удалены от населенных пунктов и не испытывают непосредственного влияния хозяйственной деятельности. Большинство озер представляют собой малые и очень малые водоемы. Это в основном бессточные, реже сточные озера с максимальными глубинами 1.0–3.0 м и преимущественно атмосферным питанием (Комов, Лазарева, 1994). В каждой группе озер были представлены: 1) кислые ($\text{pH} < 5.0$) озера, расположенные на водоразделах, вода которых содержала незначительное количество катионов, а сульфаты доминировали над остальными анионами; 2) переходные гумифицированные ($\text{pH} = 5.0\text{--}6.0$) озера с умеренным содержанием сульфатов и значительным (рассчитано по разности катионов и анионов) содержанием органических анионов; 3) циркумнейтральные ($\text{pH} > 6.0$) с преобладанием бикарбонатов над остальными анионами (Комов, Лазарева, 1994; Комов, Степанова, 1994; Комов и др., 1997).

Отличия химического состава воды у близко расположенных друг от друга озер в пределах каждой группы объясняются различной структурой и величиной удельного водосбора, на площади которого происходят изменения в химическом составе выпадающих атмосферных осадков. Принципиально важными считаются: 1) биологические (бактериальное восстановление, утилизация биотой) и физико-химические (адсорбция) процессы удаления из раствора кислот (анионов) атмосферного происхождения. Количество потребленных нитратов и сульфатов увеличивает кислотонейтрализующую способность воды на эквивалентную величину и повышает уровень pH воды; 2) выщелачивание и вымывание катионов из почв и подстилающих пород. Происходит полная или частичная нейтрализация атмосферных кислот.

Задержание и нейтрализация сульфатов. Интенсивность биологических процессов задержания и нейтрализации атмосферных сульфатных выпадений на площади водосборных бассейнов зависит от характера и структуры почвенного и растительного покрова. К первой категории относятся ландшафтные и микроландшафтные комплексы с хорошо дренируемым стоком, не испытывающие сильного переувлажнения, ко второй – болота (верховые и низовые), заболоченные леса и луга. Роль биологических процессов утилизации сульфатов в первом случае невелика, поскольку потребность растительности в сере незначительна по сравнению с количеством ее атмосферных выпадений, особенно в промышленных районах (Johnson et al., 1991). Некоторая часть сульфатов атмосферного происхождения задерживается в верхнем горизонте почв, богатым гумусом (за счет микробиологических и физико-химических процессов, например адсорбции). Такая иммобилизация носит временный характер: по мере разложения органического вещества сера вновь окисляется, поступая с поверхностным стоком в водоемы (Acidification..., 1994). По-иному идут процессы на болотах и заболоченных территориях. Определяющим моментом в данном случае представляется особенность биогеохимических процессов, направленных на накопление и/или захоронение органического вещества, когда интенсивность продукции существенно выше, чем скорость разложения. Микробиологическое восстановление сульфатов до серы, сероводорода, сульфидов и, особенно, содержащих серу органических соединений – преобладающий процесс нейтрализации сульфатного воздействия (Acidification..., 1994). Суть явления заключается в том, что бескислородная зона на болотах располагается довольно близко от поверхности. В этом случае имеется определенная вероятность окисления серы до сульфатов, например, при снижении уровня воды на болоте, однако в целом такое направление процессов цикла серы выражено в меньшей степени. Поскольку площадь водосборных бассейнов, как правило, значительно превосходит площадь поверхности воды в озерах, правомерно предположить, что доминирующая роль в удалении анионов атмосферного происхождения принадлежит водосборам.

Для количественной оценки степени восстановления сульфатов, поступающих в водоемы с их водосборов, применяют соотношение ожидаемой, рассчитанной по содержанию в атмосферных осадках, и реально наблюдаемой концентрации сульфатов в их водах: коэффициент SR (sulfate ratio) (Marmorek et al., 1989). Почвы и подстилающие породы водосборных бассейнов большинства исследованных нами озер не являются источником поступления сульфатов ($\text{SR} < 1.5$). Максимальная трансформация сульфатов отмечена на водосборах гумифицированных озер ($\text{POB} > 10\text{--}15$ мг/л) с повышенным содержанием биогенных элементов (рис. 8.6). В этих озерах коэффициенты SR снижаются почти на 70% по сравнению со светловодными и минимальны для водосборов переходных и нейтральных гумифицированных озер ($\text{SR} = 0.39 \pm 0.13$). Статистически значимая зависимость показателя SR как от растворенного органического вещества, так и от содержания биогенных элементов в воде свидетельствует о преимущественно биологическом удалении сульфатов (рис. 8.7) и минимальном вкладе органических кислот в процесс закисления озер (рис. 8.8). Поэтому заболоченные территории, составляющие значительную часть водосборных бассейнов озер, следует рассматривать как системы эффективного удаления и захоронения атмосферных сульфатов антропогенного происхождения в накопленном на верховых болотах органическом веществе.

Выщелачивание и вымывание катионов из почв и подстилающих пород. Принято считать, что увеличение кислотной нагрузки на систему озеро/водосбор усиливает растворение (вымывание) катионов, в первую очередь двухвалентных, содержащихся в почвах и подстилающих породах (Henriksen et al., 1992). До определенных пределов кислоты полностью нейтрализуются вымываемыми катионами. Дальнейшее увеличение кислотной нагрузки может компенсироваться поступлением катионов не в полном объеме или не компенсироваться вообще. В том случае, когда количество поступающих в систему озеро/водосбор кислотообразующих соединений приводит к превышению концентрации кислот над содержанием основных катионов, данное озеро будет закислено. На крупных водоемах с большим периодом водообмена такую зависимость установить практически невозможно. Более того, многолетние ряды наблюдений за химическим составом воды рек и озер, чувствительных к кислотному воздействию, отсутствуют не только в России, но и за рубежом (Acidification..., 1994).

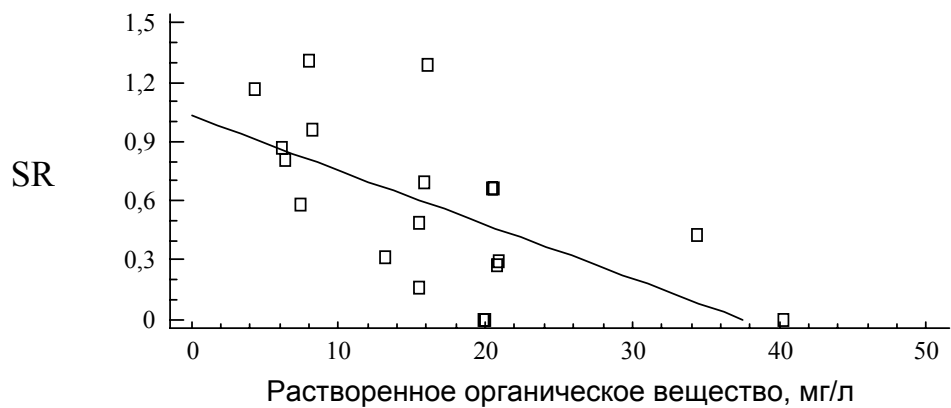


Рис. 8.6. Зависимость величины коэффициента SR от содержания растворенного органического вещества в воде озер

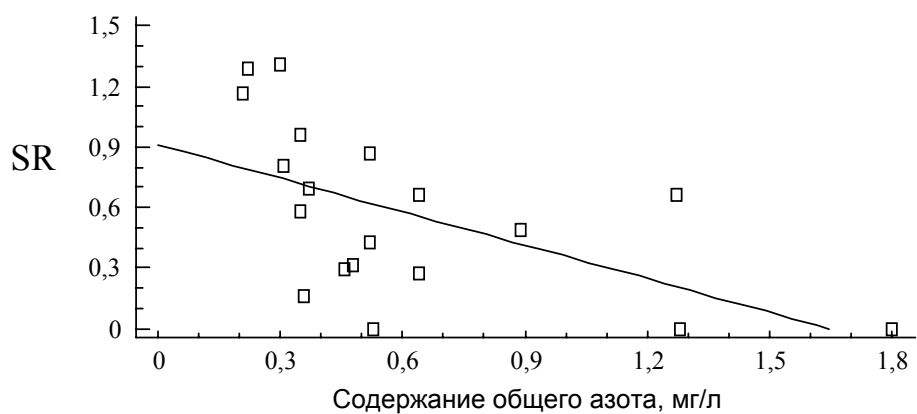


Рис. 8.7. Зависимость величины коэффициента SR от содержания общего азота в воде озер

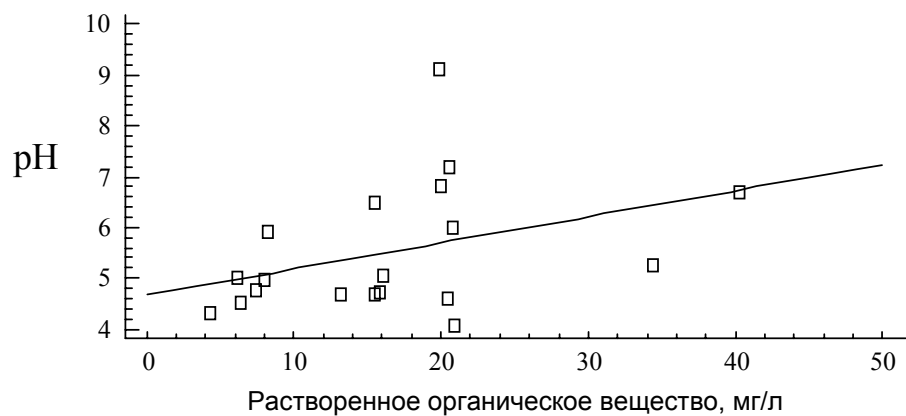


Рис. 8.8. Зависимость уровня pH воды в озерах от содержания РОВ

Однако изучение малых и очень малых озер может дать определенную информацию, объясняющую механизм процессов, в результате которых происходит трансформация состава атмосферных выпадений на водосборе и в водоеме.

Качественное различие водосборных бассейнов исследованных нами озер имеет следствием неодинаковую реакцию химического состава воды на поступление кислот с осадками. Наблюдение за химическим составом воды озер в 1989-1998 гг. позволило установить статистически значимое ($r = 0.59$, $p < 0.003$) увеличение содержания кальция в воде светловодного кислотного оз. Мотыкино, удельный водосбор которого минимален, при увеличении концентрации сульфатов (рис. 8.9). Аналогичные изменения содержания кальция в воде имели место при увеличении концентрации ионов водорода. Для других кислотных озер с несколько большим удельным водосбором это выражено в меньшей степени. В воде нейтрального оз. Хотавец, расположенного менее чем в 2-х км от первого озера, но имеющего обширный водосборный бассейн, такой зависимости не установлено (рис. 8.10).

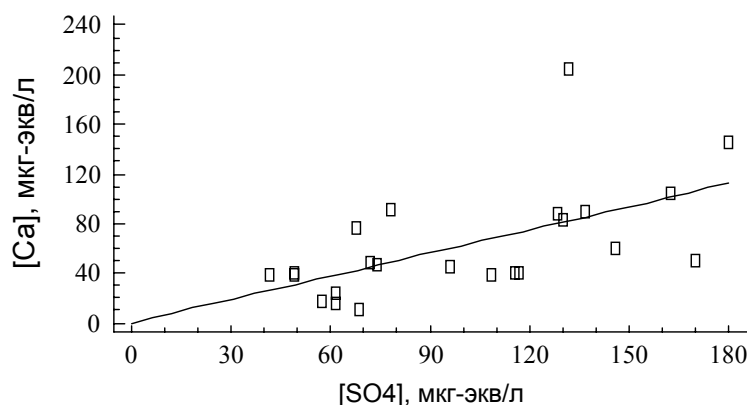


Рис. 8.9. Зависимость содержания ионов кальция от концентрации сульфатов в воде кислотного оз. Мотыкино в 1989-1998 гг.

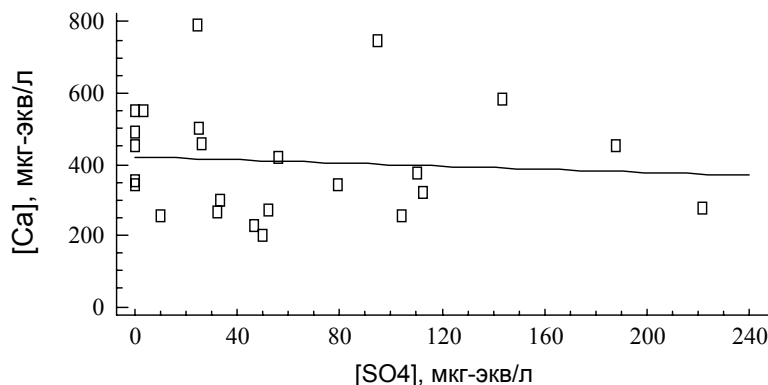


Рис. 8.10. Зависимость содержания ионов кальция от концентрации сульфатов в воде нейтрального оз. Хотавец в 1989-1998 гг.

Какой-либо связи между содержанием сульфатов и кальция в атмосферных осадках на территории исследованного района не выявлено. Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что водосборный бассейн оз. Хотавец справляется с существующей кислотной (сульфатной) нагрузкой, в то время как компенсаторные возможности системы озеро/водосбор Мотыкино уже исчерпаны.

Алюминий и железо. Процессы вымывания и выщелачивания из почв и подстилающих пород при кислотной нагрузке имеют большое значение не только в отношении основных катионов, таких как кальций и магний, но и других макроэлементов земной коры, содержание которых в поверхностных водах при нормальных условиях весьма низко, например алюминия. Токсичными для водных организмов считаются трехвалентные ионы алюминия (Acidification..., 1994), содержание которых в воде рек и озер, подверженных воздействию кислотных осадков, может достигать 60% от общего количества растворенного алюминия, а в абсолютных величинах превышает 1 мг/л (Hertmann, Frick, 1995). Алюминий – один из самых распространенных элементов земной коры.

Это обстоятельство объясняет (особенно в континентальных районах) высокие плотности его атмосферных выпадений, соизмеримые с таковыми для кальция и магния – до 100 мг/м² в год (Eisenreich, Gorham, 1981). Для озер Вологодской области, по нашим данным, этот показатель составляет 14 мг/м² в год. Поэтому увеличение подвижности алюминия при кислотном атмосферном воздействии может обеспечиваться не только за счет вымывания из подстилающих пород, но и за счет растворения пылевого заноса.

Растворимость алюминия возрастает по экспоненте при закислении водного раствора от pH 6.0 и ниже, при этом он находится как в ионизированной форме, так и в комплексах с ионами OH⁻, F⁻, SO₄²⁻ или с органическими лигандами. Довольно подробно исследованный эффект высокой токсичности ионов Al³⁺ для рыб позволяет считать его более опасным фактором закисления поверхностных вод, чем увеличение концентрации водородных ионов (Матей, Комов, 1992). Немногочисленные результаты исследований химического состава воды озер и рек Северо-Запада России свидетельствуют в целом о довольно низких уровнях содержания алюминия: реки Кольского полуострова – 11-115 мкг/л (Al общ) (Radushkin et al., 1995); озера Карелии – 6-131 мкг/л (Al³⁺), Вологодской области – 4-99 мкг/л (Al³⁺), Костромской области – 4-262 мкг/л (Al³⁺) (Haines et al., 1994). Проведенный нами анализ показал, что зависимость содержания металла в мкг/л от значения pH воды в озерах Вологодской области описывается следующим уравнением:

$$\text{LgAl}_{\text{общ}} = 2.41 - 0.16 \cdot \text{pH}.$$

Аналогичная зависимость ранее была установлена для водоемов Скандинавии и Северной Америки:

$$\text{LgAl}_{\text{общ}} = 4.23 - 0.39 \cdot \text{pH} \text{ (Швеция – Borg, 1983);}$$

$$\text{LgAl}_{\text{общ}} = 3.85 - 0.41 \cdot \text{pH} \text{ (Норвегия – Wright et al., 1976);}$$

$$\text{LgAl}_{\text{общ}} = 4.14 - 0.33 \cdot \text{pH} \text{ (США – Schofield, Trojnar, 1980).}$$

Концентрации алюминия, рассчитанные по приведенным уравнениям, при уровне pH воды 4.0 составляют для озер Швеции, Норвегии и США – 467, 162 и 661 мкг/л соответственно. Для озер Вологодской области – 59 мкг/л.

Для всех исследованных озер выявлена достаточно высокая корреляция ($r = 0.64$) между валовой концентрацией металла и цветностью воды – косвенным показателем содержания растворенного органического вещества.

В воде некоторых озер Вологодской области концентрация растворенных форм железа (0.5–3.5 мг/л) соизмерима или даже превышает содержание основных катионов, за исключением кальция (Комов, Степанова, 1994). Однако наличие положительной зависимости от содержания растворенного органического вещества ($r = 0.86$) и отрицательной зависимости от концентрации сульфатов в воде ($r = -0.61$) (Комов, Степанова, 1994) не позволяет сделать вывод об усилении миграционной способности железа под влиянием кислотных атмосферных выпадений, как это было установлено в отношении неорганической формы марганца (Acidification..., 1994). То же самое касается возможности токсического действия растворенных форм железа и марганца на биоту.

Таким образом, увеличение содержания алюминия в воде российских озер, вызванное атмосферным кислотным загрязнением, если и представляет угрозу экологическому благополучию водоемов, то не настолько серьезную, как в Скандинавии или Северной Америке. Вместе с тем, не исключено негативное влияние растворенных форм марганца и железа (или совместное действие всех растворенных металлов) в определенные сезоны. Критическими моментами могут быть: весенний период поступления талых вод или интенсивные дожди, когда наблюдается резкое изменение химического состава воды, а токсичность металлов выражена исключительно сильно (Verboost et al., 1995). Феномен проявления острого токсического эффекта металлов в малых концентрациях в зонах перемешивания водных масс имеет большое значение для малых и мелководных озер бассейна Верхней Волги, где поступление атмосферной воды соизмеримо с запасом воды в озере, и образование зон перемешивания происходит по всей акватории водоема.

Метод количественной оценки кислотного воздействия. Наиболее распространенным методом количественной оценки кислотного воздействия является метод, учитывающий чувствительность водоема и динамику его закисления (Forsius, et al., 1990). Он основан на сравнении химического состава воды до антропогенного воздействия с существующим в настоящее время.

Поскольку для большинства озер содержание ионов в воде до начала закисления неизвестно, обычно это соотношение рассчитывается по отношению прироста катионов неморского происхождения к приросту сульфатов неморского происхождения, которое варьирует почти от нулевого значения в очень слабо минерализованных водоемах до единицы, при концентрации катионов выше 200–400 мкг-экв/л (Forsius et al., 1990):

$$F = \Delta \text{BC}^* / \Delta \text{SO}_4^{2-*},$$

где BC – концентрация основных катионов (basic cations), Δ – увеличение концентрации, * – ионы неморского происхождения. Этот коэффициент (F-фактор) может быть применен как для прогноза последствий изменения сульфатной нагрузки, так и для расчета концентраций катионов в воде озер до начала закисления. В последнем случае величина коэффициента находится из уравнения:

$$F = \sin (90 \cdot \text{BC}^* / S),$$

где S – сумма катионов, при которой $F = 1$ (200, 300 или 400 мкг-экв/л).

Величина этого коэффициента при $S = 300$ и 400 мкг-экв/л для озер дана в табл. 8.24.

Исходная концентрация сульфатов (SO_4^{2-}) природного происхождения в воде может быть рассчитана или найдена эмпирически, путем анализа химического состава воды в озерах, не испытывающих кислотного воздействия. Эта концентрация для озер Норвегии определена в 15 мкг-экв/л (Brakke et al., 1987). Вероятно, в исследованных нами озерах содержание сульфатов природного происхождения существенно меньше, поскольку эти водоемы удалены от морского побережья, изолированы от подстилающих пород слоем торфа, в котором происходит ассимиляция и восстановление сульфатов, а сами породы почти не содержат серу (Филенко, 1964). Поэтому за исходную концентрацию анионов в озерах принимали сумму: 15 мкг-экв/л + концентрация органических анионов.

Концентрация основных катионов неморского происхождения до начала закисления (BCo^*) рассчитывается согласно уравнению:

$$\text{BCo}^* = \text{BCt}^* - F \cdot (\text{SO}_4^{2-}\text{t}^* - \text{SO}_4^{2-}\text{o}),$$

где BCt^* и $\text{SO}_4^{2-}\text{t}^*$ – измеренные современные концентрации основных катионов и сульфатов в воде озер. При этом считается, что содержание нитратов и органических анионов при закислении (по мере роста сульфатной нагрузки) не изменяется или меняется незначительно. Согласно этому подходу, ацидные водоемы, где расчетная сумма исходных концентраций основных катионов (BCo^*) ниже суммы органических анионов и фоновых сульфатов неморского происхождения, считаются закисленными в результате природных процессов. Анализ данных по 8 наиболее изученным озерам заповедника показывает, что до начала антропогенной ацидификации вследствие заболачивания были закислены такие озера, как, например, Дубровское и Дорожив, в которых исходная величина pH воды, вероятно, составляла 5.3 или немного ниже. Другие водоемы, к настоящему времени сильно закисленные, ранее характеризовались слабокислой реакцией (оз. Змеиное) или были нейтральными (оз. Мотыкино).

Соотношение ионного состава воды в доиндустриальный период с современным необходимо для расчета критических нагрузок балансовым методом.

Т а б л и ц а 8.24

Исходные (Co) и современные (Ct) средние за год концентрации катионов (B) и анионов (A, SO_4^{2-}) неморского происхождения в воде озер, мкг-экв/л (Комов, Лазарева, 1994)

Озеро	BCt	SO_4^{2-}t	A+15, мкг-экв/л	BCo_{300}	BCo_{400}	F_{300}	F_{400}
Хотавец	526.7	83.6	160.4	458.1	458.1	1.00	1.00
Кривое	571.7	23.2	263.2	563.5	563.5	1.00	1.00
Долгое	200.7	33.1	19.1	182.8	184.2	0.99	0.91
Островское	191.4	28.2	154.1	179.7	181.0	0.89	0.79
Мотыкино	104.2	112.4	15.0	38.9	53.6	0.67	0.52
Змеиное	100.7	89.0	43.4	60.0	69.6	0.55	0.42
Дубровское	152.0	101.6	87.4	81.9	95.7	0.81	0.65
Дорожив	177.0	181.2	42.3	40.7	67.3	0.82	0.66

Примечание. A+15 – исходная концентрация анионов в озерах (15 мкг-экв/л + концентрация органических анионов).

Критическая кислотная нагрузка (critical loads – CL) – это максимальное поступление кислот, которое не приводит при длительном воздействии к изменениям в биоте. Расчет критической нагрузки основан на анализе баланса поступления кислот из атмосферы и некоторых предельных величин кислотонейтрализующей способности ($\text{ANC}_{\text{limit}}$) вод озер и рек (Henriksen et al., 1992). Как правило, используют определенное значение ($\text{ANC}_{\text{limit}}$): 50, 20 или 0 мкг-экв/л. Кислотонейтрализующая способность характеризует способность вод озер и рек нейтрализовать поступление сильных кислот без изменения кислотного баланса. Уровень ANC до 50 мкг-экв/л соответствует чувствительным к закислению водоемам, а водоемы с величиной выше 50 мкг-экв/л считаются достаточно устойчивыми к кислотному загрязнению (Forsius et al., 1990; Henriksen et al., 1992).

Величину критической нагрузки находят из уравнения (Henriksen et al., 1992):

$$\text{CL} = Q (\text{BCo}^* - \text{ANC}_{\text{limit}}) - \text{BC}_d^*,$$

где Q – суммарное количество осадков за год (в мм или $\text{дм}^3/\text{м}^2$ в год); BC_d^* – атмосферное поступление основных катионов ($\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{Na}^+ + \text{K}^+$) неморского происхождения (мкг-экв/м²), BCo^* – исходная (расчетная) концентрация катионов неморского происхождения до закисления (мкг-экв/л). BCo^* рассчитывают по (Forsius et al., 1990):

$$\text{BCo}^* = \text{BCt}^* - F (\text{SO}_4^{2-}\text{t}^* - \text{SO}_4^{2-}\text{o}),$$

где BCt^* и $\text{SO}_4^{2-}\text{t}^*$ – современная (измеренная) концентрация основных катионов и сульфатов в воде озер, SO_4^{2-}o – исходная (расчетная) концентрация сульфатов неантропогенного происхождения, для норвежских озер принимают 15 мкг-экв/л (Brakke et al., 1987), F – коэффициент, представляющий отношение прироста основных катионов к приросту сульфатов.

На основании данных о химическом составе воды и поступлении сульфатов с атмосферными осадками были

определены величины критической нагрузки сульфатов для ландшафтов, где расположены исследованные озера (табл. 8.25). Для уровня $ANC_{\text{limit}} = 50$ критическая нагрузка по сульфатам составила 104 мк-экв/м² в год на севере Вологодской области и 135 мг-экв/м² в год на юге или 4.9 и 6.5 г/м² в год соответственно. Во всех группах имелись озера, для которых критическая нагрузка равнялась нулю, то есть они были закислены до начала антропогенной ацидификации вследствие природных процессов. Для уровня $ANC_{\text{limit}} = 0$ мкг-экв/л величины критической нагрузки были ниже. Сравнение полученных критических нагрузок с реально наблюдаемым антропогенным поступлением сульфатов (Комов, Лазарева, 1994) в исследованных ландшафтах свидетельствует о том, что критическая нагрузка на водосборы Вологодской области близка к сумме влажных и сухих выпадений окислов серы. Это и определяет высокий уровень закисления малых озер.

Т а б л и ц а 8.25

Критические нагрузки окислов серы для исследованных озер				
Группа озер	Число озер	Среднее значение	Минимум	Максимум
F=200, ANC=0				
1	10	103.7	0	545
2	9	134.6	0	478
F=200, ANC=20				
1	10	94.4	0	530
2	9	127.9	0	462
F=200, ANC=50				
1	10	76.0	0	508
2	9	117.89	0	440
F=400, ANC=0				
1	10	112.7	0	545
2	9	136.8	0	478
F=400, ANC=20				
1	10	99.1	0	530
2	9	128.0	0	462
F=400, ANC=50				
1	10	86.2	0	508
2	9	118.3	0	440

Закисление поверхностных вод представляет собой один из наиболее распространенных типов загрязнения в глобальном масштабе. Тысячи рек и озер Северного полушария подвержены кислотному воздействию природного или антропогенного характера (Acidification..., 1994). В Верхне-Волжском регионе имеются озера как с низкой минерализацией воды, чувствительные к кислотному воздействию, так и с высокой минерализацией, устойчивые к атмосферному антропогенному закислению. Чувствительные водоемы сконцентрированы на верховых болотах и водоразделах речных бассейнов. Максимальное содержание сульфатов антропогенной природы (70–80% от общего количества анионов) зарегистрировано в воде сильно закисленных озер ($pH < 5.0$). Химический состав воды в них практически идентичен атмосферным выпадениям и характеризуется кислой реакцией среды, отсутствием гидрокарбонатов, высоким содержанием сульфатов, низкими концентрациями двухвалентных катионов, РОВ и железа. Преобладание сульфатов над остальными анионами указывает на антропогенную природу закисления водоемов. Снижение pH воды приводит к незначительному увеличению содержания алюминия, токсичного для гидробионтов.

Для всех исследованных озер выявлена высокая корреляционная зависимость валовой концентрации металла от цветности воды – косвенного показателя содержания растворенного органического вещества. Поэтому можно считать, что увеличение содержания алюминия в воде российских озер, вызванное атмосферным кислотным загрязнением, если и представляет угрозу экологическому благополучию водоемов, то не настолько серьезную, как в Скандинавии или Северной Америке. Ацидные водоемы, где расчетная сумма исходных концентраций основных катионов (BCo^*) ниже суммы органических анионов и фоновых сульфатов неморского происхождения, принято считать закисленными в результате природных процессов (Henriksen et al., 1992). Для них критическая кислотная нагрузка близка к нулю или отрицательна. До начала антропогенной ацидификации в результате заболачивания были закислены только некоторые сильно гумифицированные озера, а светловодные были циркумнейтральными (Комов, Лазарева, 1994).

Биологические последствия антропогенного воздействия

1. Метан и процессы его превращения в воде и грунтах

Метан, один из важнейших биогенных газов, играет в функционировании пресноводных экосистем существенную и многозначную роль. Как конечный продукт анаэробного распада органических веществ, он является важнейшим звеном внутриводоемного круговорота вещества и энергии. Поэтому особенности распределения газа в грунтах и воде, интенсивность микробиологических процессов его трансформации отражают не только напряженность деструкционных потоков, но и уровень антропогенной органической нагрузки. Образующийся в донных отложениях и поступающий в водоемы с различными техническими и бытовыми отходами метан активно окисляется в аэробных условиях специфической микрофлорой воды и грунтов. При этом, помимо очищения вод от токсичных соединений, происходит накопление бактериальной биомассы – легкодоступного корма, необходимого для других гидробионтов.

Несмотря на важную роль метана, его изучению во внутренних водоемах России до сих пор уделялось совершенно недостаточное внимание, а литературные сведения для верхневолжских водохранилищ оставались единичными (Саралов, 1979; Сорокин, 1960). Полномасштабные работы в этом направлении были начаты лишь в последнее время (Дзюбан, 1997, 1998, 1999; Дзюбан, Косолапов, 1993; Дзюбан, Кузнецова, 1998; Косолапов, Намсараев, 1995; Кузнецова, 1999).

Материалы, представленные в данном разделе, получены в период 1987–1997 гг. Полнота исследований на отдельных верхневолжских водоемах различна. Наиболее детальные и многолетние наблюдения были проведены на Рыбинском водохранилище и его притоках, на других – они носили эпизодический характер. Тем не менее, все они выполнены самыми современными газохроматографическими и радиоизотопными методами (Дзюбан, 1992; Sorrell, Boop, 1992), что позволяет делать необходимые расчеты (Кузнецов, Дубинина, 1989), сопоставления и обобщения.

Метан в донных отложениях. В верхневолжских водохранилищах содержание метана в поверхностных слоях донных отложений колеблется очень широко – от 0.003 до 173 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$ сырой пробы в зависимости от типа грунтов, участка водоема, гидрологических и экологических условий, сезона года.

Рыбинское водохранилище имеет озеровидную конфигурацию, и донное ложе его открытой зоны в основном сформировано песками, деградированными почвами, песчанистыми и торфянистыми илами (Рыбинское водохранилище..., 1972), хорошо аэрируемыми при ветровом перемешивании водной толщи. Концентрация CH_4 в грунтах обычно невелика и в весенне-осенний сезон не превышала на поверхности 0.01–1.3 мл/дм³. Лишь на отдельных участках с торфянистыми отложениями в илах бывших русловых котловин в это время она была выше (табл. 9.1).

Таблица 9.1

Содержание метана в грунтах Рыбинского водохранилища

Станция	Тип грунта	CH ₄ , мл/дм ³			
		июль 1988 г.	май 1991 г.	май 1993 г.	сентябрь 1993 г.
Открытая зона					
Коприно	серый ил	1.38	0.37	0.28	1.05
о. Шуморовский	темный ил	—	0.56	—	—
Наволоки	почва	0.42	0.02	0.04	1.15
Средний Двор	коричневый ил	0.65	2.62	—	10.3
Мякса	песчанистый ил	0.20	0.10	2.05	22.3
Любец	темно-серый ил	0.22	0.01	0.38	1.10
Брейтово	суглинок	0.84	0.01	—	0.44
Череповецкая зона					
о. Каргач	песчанистый ил	0.13	0.05	—	0.22
о. Ваганиха	заиленный песок	—	—	0.96	6.52
р. Ягорба, 1	крупный песок	—	—	0.03	0.01
там же, 2	черный песок	4.14	4.03	2.31	7.68
там же, 3	черный ил	—	10.3	156	38.6
там же, устье	черный песок	10.4	3.49	43.4	92.2
устье р. Серовки	черная масса	9.12	22.5	20.9	173
р. Кошта	глинистый ил	—	1.62	4.77	0.72
р. Шексна, 1	песчанистый ил	0.01	1.10	0.69	0.09
там же, 2	заиленный песок	0.44	1.76	0.09	0.18
там же, сбросы ГОС	черный ил	—	—	92.2	66.8

Примечание. ГОС – городские очистные сооружения; прочерк – отсутствие данных.

Содержание метана в поверхностных слоях грунтов сильно зависело от гидрологической обстановки и сезона года. Исследования, проведенные летом во время длительной штилевой погоды и интенсивного развития фитопланктона, показали на обследованных ранее участках значительно более высокую концентрацию CH_4 ,

чем весной и осенью (табл. 9.2). Даже в песчаных грунтах рек с незначительным антропогенным загрязнением, таких как Сить, Суда, Ухра она достигала 7.5–54 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$. Аналогичные измерения, проведенные на разнотипных мелководьях Рыбинского водохранилища, также свидетельствуют о наличии сезонных колебаний содержания метана, максимальная концентрация которого приходится на подледный период (табл. 9.3).

Таблица 9.2

Содержание метана в грунтах Рыбинского водохранилища и некоторых его притоков 30.06–5.07.1995 г.

Станция	CH_4 , мл/дм ³	Станция	CH_4 , мл/дм ³
Глебово	3.15	р. Ягорба, 1	125
Устье р. Сить	28.7	Там же, устье	15.4
Брейтово	31.9	Устье р. Серовки	102
Первомайка	11.7	Наволоки	31.1
Противье	3.65	Устье р. Ухры	53.8
Средний Двор	36.6	Водозабор	16.5
Мякса	2.41	Всехсвяское	0.04
Любец	8.17	Молога	63.9
Торово	28.6	Переборы	35.4
Устье р. Кошты	0.82	Ниже шлюзов	22.8
Устье р. Суды	7.53	р. Черемуха, 1	44.7
р. Шексна, 1	0.22	Там же, устье	58.4
Там же, 2	0.18	Ниже г. Рыбинска	5.14

Таблица 9.3

Сезонные изменения содержания метана в грунтах мелководий Рыбинского водохранилища в 1994 г.

Участок	Тип грунта	CH_4 , мл/дм ³		
		3–4.03	9–10.07	8–9.09
п. Борок, открытое мелководье	слабо заиленный песок	7.39	3.84	1.06
Там же, зарастающее мелководье	песок с растительными остатками	–	0.02	0.01
п. Брейтово, защищенный залив	крупный песок (зимой – черный)	2.82	0.02	0.03
Там же, открытый залив	мелкий песок	–	0.01	0.01
с. Коприно	песчаный ил	6.26	0.64	0.83

В поверхностных слоях донных отложений Иваньковского водохранилища количество CH_4 летом 1991 г. (июнь–июль) колебалось от 0.01–0.1 мл в песках до 6.5–64 мл/дм³ в илах разного типа (табл. 9.4). Значительное пересыщение этим газом было отмечено в илах анаэробной котловины затопленного, но сохраняющего некоторую автономию, эвтрофного оз. Выдогощ.

Таблица 9.4

Содержание CH_4 в грунтах Иваньковского водохранилища 28.06–5.07.1991 г.

Станция	Тип грунта	CH_4 , мл/дм ³
Городня, русло	песчаный ил	0.12–1.21
Там же, побережье	песок	0.01–0.10
Затопленное оз. Выдогощ	детритный ил	17.2–64.2
Корчева	темно-серый ил	1.62–6.45
Уходово	серый вязкий ил	3.21–16.3

Однотипные грунты на обследованных участках Горьковского водохранилища и других водоемов были близки по содержанию метана. Наибольшее количество CH_4 в августе 1987 г. было обнаружено в зонах влияния городов Ярославля и Костромы (табл. 9.5).

Первые для Верхне-Волжского региона подробные исследования комплекса микробиологических процессов круговорота метана в грунтах (образование–окисление–выделение) были проведены на Рыбинском водохранилище в июле 1988 г. Были определены (газохроматографическими методами) скорости образования и окисления CH_4 в поверхностных (0–2 см) слоях отложений, а также предпринята попытка оценить масштабы выделения газа в воду (Дзюбан, 1999).

Таблица 9.5

Содержание метана в грунтах Горьковского водохранилища 15–20 августа 1987 г.

Станция	Тип грунтов	CH ₄ , мл/дм ³
Выше г. Ярославля	песок	0.01–0.10
Ниже г. Ярославля	заиленный песок	1.25–15.4
У г. Костромы	черный песчанистый ил	2.35–20.4
Ниже г. Костромы	заиленный песок	0.22–3.25
Ниже г. Волгореченска	вязкий глинистый ил	2.14–9.50
Ниже г. Кинешмы	серый песчанистый ил	0.64–3.22
У г. Юрьевца	серый детритный ил	1.80–6.78

Чрезвычайно разнообразные грунты водохранилища различались по физическим свойствам, количеству и составу органического вещества, окислительно-восстановительным условиям. О последних судили по содержанию в придонных водах растворенного кислорода. Его концентрация на большинстве участков, в условиях постоянного перемешивания, была близка к насыщению, но в загрязненных реках Ягорба и Серовка снижалась у дна до 3–4 мг/л (табл. 9.6).

Таблица 9.6

Образование (МОб), окисление (МОк) и выделение (МВ) метана в разнотипных грунтах Рыбинского водохранилища в июле 1988 г., мл CH₄/сутки

Станция	Тип грунта	O ₂ , мг/л у дна	C _{орг.} , г/дм ³	C/N	МОб (слой 0–2 см)		МОк (слой 0–1 см)		МВ
					дм ³	м ²	дм ³	м ²	м ²
Коприно	песчанистый ил	7.2	9.8	7	0.48	9.6	0.65	6.5	10.8
Наволоч	тот же	6.0	21.1	13	1.62	32.2	0.83	8.3	6.2
Средний Двор	коричневый ил	6.8	6.5	6	0.63	12.1	0.31	3.1	33.5
Мякса	песчанистый ил	7.2	19.5	14	0.04	0.8	1.80	18.1	3.0
Васильево	заиленный песок	7.1	13.4	15	0.04	0.8	0.22	2.2	–
р. Суда, устье	заиленный песок	7.4	14.5	9	0.01	0.2	0.10	1.0	–
Торово	серый ил	6.2	21.7	20	0.12	2.4	1.83	18.4	1.7
р. Шексна, устье	песчанистый ил	6.4	22.3	14	4.20	82.1	0.81	8.1	20.4
Там же, водозабор	песок	7.3	2.8	7	0.01	0.2	–	–	–
р. Серовка, устье	черная масса с резким запахом	3.2	77.5	41	55.8	116	7.54	75.4	65.0
р. Ягорба, город	черный песок	5.8	15.4	2	0.81	16.2	0.41	4.1	–
Там же, устье	ил с резким запахом	4.2	55.4	26	0.62	12.4	0.92	9.2	45.5
Кабачино	песчанистый ил	6.3	18.4	7	0.04	0.8	0.53	5.3	3.0
Брейтово	глинистый ил	6.9	7.2	15	0.21	4.2	0.06	0.6	1.5

Примечание. C/N – отношение количества органического углерода к общему азоту.

Интенсивность метанобразования (МОб) в Рыбинском водохранилище летом 1988 г. колебалась в пределах 0.01–55.8 мл CH₄/(дм³·сут). Минимум отмечался в аэрируемых речных песках, максимум – в черных грунтах сильно загрязненной р. Серовки (см. табл. 9.6). Хотя в зоне г. Череповца содержание органических соединений в осадках выше, чем за ее пределами, лимитирующим фактором этого процесса здесь, по-видимому, является не обилие субстрата, а окислительно-восстановительный потенциал среды, который стабильно отрицателен, даже на поверхности илов (Романенко и др., 1990; Dzyuban et al., 1996). На основной части обследованного донного ложа летом 1988 г. продукция CH₄ составляла около 1–5 мл/(м²·сут).

Окисление образовавшегося метана (МОк) в водоемах с аэрируемой придонной водой начинается уже в поверхностных слоях отложений и регистрируется, по наблюдениям на озерах, до глубины 10 мм (Frenzel et al., 1990), где еще сохраняются окислительные условия (Дзюбан, 1999). В грунтах Рыбинского водохранилища интенсивность МОк оказалась в целом высокой и варьировала в июле в пределах 0.01–7.54 мкл CH₄/(дм³·сут). Несмотря на это, в большинстве обследованных районов отмечено выделение CH₄ из осадков в придонную воду, причем на некоторых участках количество метана оказалось даже больше, чем МОб в слое 0–2 см (см. табл. 9.6). Столь высокая концентрация CH₄ свидетельствует о том, что здесь идет энергичный метаногенез и в более глубоких горизонтах иловой толщи.

Многолетние исследования грунтов Череповецкой зоны показали, что непосредственно вблизи сбросов промышленно-коммунальных вод интенсивность микробиологического продуцирования метана в специфических осадках достигает 90–110 мл CH₄/(дм³·сут) (Dzyuban et al., 1996) и превышает природный уровень этих процессов в открытых частях водоема в 10–1000 раз (табл. 9.7).

Таблица 9.7

**Образование (МОб) и окисление (МОк) метана в грунтах, подверженных воздействию
Череповецкого промышленно-городского комплекса, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3\cdot\text{сут})$**

Станция	28–30. 05. 1991.		24–28. 05. 1993		20–25. 09. 1993	
	МОб	МОк	МОб	МОк	МОб	МОк
Наволоч	0.56	0.16	–	–	5.91	3.12
Мякса	0.16	–	–	–	1.24	7.81
Любец	0.01	0.01	–	–	3.74	–
о. Каргач	0.01	0.01	–	–	0.14	–
о. Ваганиха	–	–	17.8	0.38	4.23	4.03
р. Ягорба, 1	–	–	0.01	< 0.01	0.02	0.12
Там же, 2	5.84	2.71	0.44	0.19	–	7.60
Там же, 3	4.27	1.30	59.4	25.1	11.5	23.1
Там же, устье	2.18	1.78	7.63	0.10	14.2	81.1
р. Серовка, устье	3.61	0.20	3.15	–	10.4	108
р. Кошта, устье	1.81	0.82	0.81	0.19	–	0.23
р. Шексна, 1	0.57	2.10	0.06	1.22	0.99	–
Там же, 2	1.86	–	2.23	0.91	2.42	–
Там же, у сбросов ГОС	–	–	92.1	53.9	60.5	115
Там же, устье	–	–	0.69	0.37	0.36	0.70

На различных этапах метанобразования происходит трансформация разнообразных органических соединений, ассимиляция жирных кислот, углекислоты и водорода. Для более полного понимания роли процессов микробного превращения метана в круговороте органического вещества водоемов, в иловых отложениях Рыбинского водохранилища были проведены двухлетние сезонные наблюдения по определению скорости и соотношению путей метаногенеза (МГ) (Косолапов, Намсараев, 1995). Оказалось, что суммарная продукция метана за период открытой воды постоянно возрастала к концу лета, при этом основная часть CH_4 синтезировалась литотрофным путем из CO_2 и H_2 . Лишь осенью в отдельных пробах грунтов превалировал ацетатный МГ, в то время как значение формата – предшественника CH_4 – было невелико (табл. 9.8).

Таблица 9.8

Метаногенез (МГ) в грунтах Рыбинского водохранилища в 1991 г.

Станция	Тип грунта	Eh, мВ	C _{орг} , %	МГ, мкл CH ₄ /(л·сут)		
				из карбоната	из ацетата	из формиата
Май 1990 г.						
Сутка	песчанистый ил	–30	–	26.6	11.2	4.98
Коприно	серый ил	50	–	4.68	2.49	0
Август 1990 г.						
Сутка	песчанистый ил	50	3.9	727	224	7.02
Коприно	серый ил	80	3.2	210	20.7	0.98
Молога	серый ил	40	3.5	469	121	11.9
Наволоч	торф	150	6.8	96.7	32.8	0.85
Измайлово	песок	205	0.8	0	0.01	0
Средний Двор	песок	135	1.0	2.59	0.76	0.08
Брейтово	песок с наилком	100	1.4	0.75	4.92	1.04
Октябрь 1990 г.						
Сутка	песчанистый ил	100	–	0.84	46.1	0.81
Коприно	серый ил	100	–	0.42	33.0	0.02
Июнь 1991 г.						
Коприно	серый ил	130	3.3	35.2	0.98	0.19
Молога	серый ил	–30	3.2	222	37.0	0.86
Наволоч	торфянистый ил	–15	7.7	52.4	30.1	0.15
Измайлово	песок с торфом	265	1.3	8.07	8.51	0.03
Средний Двор	серый ил	–10	3.0	29.8	19.6	0.05
Брейтово	песчанистый ил	55	3.4	121	14.9	0.06
Сентябрь 1991 г.						
Коприно	серый ил	–25	3.0	98.1	169	2.33
Молога	серый ил	45	3.9	333	1030	8.61
Наволоч	заиленная почва	55	2.5	76.2	70.7	1.82
Измайлово	песок с торфом	155	1.7	75.3	23.3	0.31
Средний Двор	почва с наилком	95	2.7	84.2	17.5	0.38
Брейтово	серый ил	60	3.0	144	196	0.32

Примечание. Eh – окислительно-восстановительный потенциал.

Сезонная динамика метанобразования изучена недостаточно. Данные, полученные на мелководьях Рыбинского водохранилища в 1994 г., свидетельствуют об усилении метаногенеза в подледный период (табл. 9.9), когда в воде наступает дефицит кислорода, а в илах падает окислительно-восстановительный потенциал.

Таблица 9.9

**Интенсивность образования CH_4 в грунтах разнотипных мелководий
Рыбинского водохранилища в 1994 г.**

Участок	Метаногенез, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$		
	3–4 марта	9–10 июля	8–9 сентября
Открытое мелководье у п. Борок	6.36	5.48	1.26
Закрытое мелководье у п. Брейтово	0.71	0.001	0.003
Открытый русловой участок у с. Коприно	1.22	0.15	0.46

Данные по грунтам других верхневолжских водохранилищ более фрагментарны, однако они дают представление о масштабах процессов круговорота метана и некоторых особенностях их локализации (Дзюбан, 1997, 1998, 1999). Наименее интенсивными эти процессы были на участках с промытыми песками, а наиболее интенсивными – в зоне крупных городов и на таких специфических биотопах, как затопленное оз. Выдогощ на Иваньковском водохранилище (табл. 9.10). Несмотря на постоянный водный обмен с основной акваторией, на этом биотопе по-прежнему сохраняются эвтрофные условия (Иваньковское водохранилище..., 1978). При интенсивном метанобразовании, когда в гипolimнии возникает полный анаэробизм, весь продуцированный CH_4 поступает в водную толщу с очень высокой скоростью – 240 мл/(м²·сут).

Таблица 9.10

**Образование (МОб), окисление (МОк) и выделение метана (МВ)
в грунтах верхневолжских водохранилищ**

Станция	O ₂ в придонной воде, мг/л	C _{орг.} , г/дм ³	Интенсивность процессов, мл CH ₄ /сут		
			МОб, дм ³	МОк, дм ³	МВ, м ²
Горьковское водохранилище (15–20.08.1987 г.)					
Выше г. Ярославля	9.6	2.1	0.06	0.22	–
У г. Ярославля	9.4	8.2	3.91	0.72	7.6
У г. Костромы	8.8	16.4	3.24	4.50	10.2
Ниже г. Кинешмы	9.4	26.3	2.40	0.94	5.8
У г. Юрьевца	9.0	12.0	1.20	0.90	17.8
Иваньковское водохранилище (28.06–5.07.1991 г.)					
Русловой участок у п. Городня	7.8	6.2	0.02	0.10	< 0.1
Затопленное оз. Выдогощ	0	24.3	18.6	0	240
Корчева	7.6	10.4	0.82	1.22	6.2
Уходово	6.8	12.2	1.44	2.61	–

Метан в воде. Первые попытки количественного измерения метана в воде волжских водохранилищ были предприняты Ю.И. Сорокиным (1960), однако из-за низкой чувствительности использованного метода удалось показать лишь относительные тенденции распределения CH_4 . Последующие определения метана в толще Рыбинского водохранилища хроматографическим методом были выполнены зимой 1978 г. на глубоководной станции у затопленного русла р. Молога. Оказалось, что в придонных слоях воды концентрация CH_4 составляла в феврале 100–550 мкл/л, увеличиваясь в течение марта до 1200 мкл/л (Саралов, 1979).

Масштабные исследования содержания метана в поверхностных водах верхневолжских водохранилищ и анализ его распределения в зависимости от особенностей водоемов и их отдельных участков были проведены в различные сезоны 1992–1997 гг.

На основной части акватории Верхней Волги концентрация метана в поверхностных слоях колебалась в пределах 2–20 мкл $\text{CH}_4/\text{л}$, иногда превышая этот уровень под воздействием внешних факторов. Оказалось, что одним из важнейших источников поступления этого газа в водоемы могут являться промышленно-коммунальные отходы и нефтепродукты. Действительно, вблизи населенных пунктов содержание CH_4 в воде обычно увеличивалось, несмотря на сильное разбавление городских стоков в русловом потоке (табл. 9.11). Исследования речного отрезка Горьковского водохранилища, проведенные на поперечных разрезах у городов, выявили протяженность и локализацию водных масс с повышенным содержанием метана. Эти водные массы прилежали то к правому, то к левому берегу, причем концентрация CH_4 в них была выше, чем на русле, достигая 30–50 мкл/л (табл. 9.12). Это свидетельствует об аллохтонном поступлении метана, который в данной ситуации может служить индикатором промышленно-бытовых загрязнений.

Таблица 9.11

Концентрация метана в поверхностных водах Верхней Волги

Станция	CH ₄ , мкл/л		
	10–17.06.1996	3–12.09.1996	1–10.08.1997
У г. Углича (верхний бьеф)	4.9	9.9	–
5 км ниже г. Углича	10.6	–	14.6
10 км ниже г. Углича	17.6	–	–
У с. Прилуки	5.6	4.2	–
5 км ниже г. Мышкина	18.3	18.3	–
10 км ниже г. Мышкина	12.7	8.5	–
Мелководья ниже г. Мышкина	–	19.7	–
Затопленное русло р. Молога	4.2	–	4.2
У пос. Переборы (верхний бьеф)	7.7	9.9	15.6
Устье р. Шексны	–	3.5	–
У г. Рыбинска, водозабор	8.5	8.5	11.4
р. Черемуха	–	21.1	–
5 км ниже г. Рыбинска	7.0	12.8	28.4
10 км ниже г. Рыбинска	14.1	12.7	–
Выше г. Тутаева, водозабор	8.5	4.9	–
5 км ниже г. Тутаева	11.3	11.9	–
10 км ниже г. Тутаева	31.7	18.3	18.0
У с. Константиново	–	8.5	5.8
У водозабора г. Ярославля	–	2.1	–
У г. Ярославль (в устье р. Которосль)	12.7	9.2	12.4
5 км ниже г. Ярославля	11.9	–	–
10 км ниже г. Ярославля	19.2	–	21.7
У п. Красный профинтерн	22.4	–	16.5

Таблица 9.12

Концентрация метана в поверхностных водах речного участка Горьковского водохранилища

Расположение створов и точек отбора проб	CH ₄ , мкл/л		Расположение створов и точек отбора проб	CH ₄ , мкл/л	
	14–21.05.1992	5–13.08.1992		14–21.05.1992	5–13.08.1992
У г. Ярославля, с	6.6	9.7	У с. Чернопенье, л	21.5	16.4
У пос. Красный профинтерн, л	11.1	11.2	Там же, п	7.4	17.3
Там же, п	18.8	9.7	У с. Густомесово, л	11.9	51.1
Костромское расширение, 1	13.3	11.3	Там же, с	7.7	–
Там же, 2	4.9	8.5	Там же, п	8.7	16.7
Там же, 3	5.4	15.2	У п. Волгореченска, л	19.3	22.7
Там же, 4	5.9	10.3	Там же, с	18.7	27.6
Ниже расширения, л	–	7.3	Там же, п	20.6	23.0
Там же, п	13.5	6.9	У с. Красное, л	16.7	33.7
Выше г. Костромы, л	15.8	8.8	Там же, с	11.8	–
Там же, с	7.8	–	Там же, п	10.1	14.9
Там же, п	9.4	11.2	У г. Плес, л	8.4	14.2
Ниже г. Костромы, л	13.3	16.9	Там же, п	9.2	11.5
Там же, с	6.2	–	Выше г. Кинешмы, л	–	13.9
Там же, п	9.2	20.3	Там же, п	–	7.8
У р. Кубань, л	21.4	28.8	Ниже г. Кинешмы, л	–	9.7
Там же, п	6.9	13.3	Там же, п	–	8.8

Примечание. л – левый берег, с – середина (фарватер), п – правый берег.

Первые количественные измерения интенсивности метаноокисления в воде Рыбинского водохранилища были проведены в подледный период на участке с газифицируемыми илами. В конце марта в придонных микроаэробных слоях удалось выявить потребление CH₄ со скоростью до 51–86 мкл/(л·сут), что составляло 8–16% от его концентрации (Саралов, 1979).

Применение нами в последующих исследованиях специализированных сорбентов и более совершенных детекторов позволило оценить скорость МОк в различных экологических зонах при любых природных концентрациях газа. Так, в водной массе Рыбинского водохранилища интенсивность этого процесса в июле 1995 г.

варьировала от 0.02 до 78.9 мкл $\text{CH}_4/(\text{л}\cdot\text{сут})$. У дна, где наблюдается повышенная концентрация газа, скорость его поглощения была выше, чем у поверхности воды. Минимальная интенсивность метаноокисления регистрировалась в открытой зоне водоема, а максимальная – на загрязненных участках у Рыбинска и Череповца (табл. 9.13). Эти участки и в другие сезоны отличались повышенным содержанием CH_4 и более высокой скоростью его окисления. Абсолютные же значения этих показателей возрастали от весны к концу лета (табл. 9.14).

Интенсивность и локализация микробиальных процессов утилизации метана зависят не только от его концентрации и сезона года, но также от гидрологического режима. На речном участке Горьковского водохранилища, характеризующемся сложной динамикой водных масс, процессы метаноокисления усиливались вблизи городов и промышленных предприятий (рис. 9.1), особенно в локальных потоках с повышенной концентрацией CH_4 (см. табл. 9.12).

Исследования вертикального распределения метана и процессов его трансформации в толще водоемов Верхней Волги, за исключением ориентировочных и эпизодических оценок (Саралов, 1979; Сорокин, 1960), ранее не проводились. В настоящее время подобные материалы имеются лишь для ряда участков Ивановского и Рыбинского водохранилищ.

Таблица 9.13

Концентрация метана (мкл $\text{CH}_4/\text{л}$) и метаноокисление (МОк, мкл $\text{CH}_4/(\text{л}\cdot\text{сут})$) в водной толще Рыбинского водохранилища и его притоков (1–6.07.1995 г.)

Станция	Поверхность		У дна	
	CH_4	МОк	CH_4	МОк
Устье р. Сутки	7.6	0.24	20.8	4.31
Устье р. Сить	–	–	12.0	0.64
Брейтово	7.8	0.86	15.5	4.20
Противье	6.3	0.22	14.4	1.24
Средний двор	10.1	0.08	11.0	0.32
Мякса	11.7	0.18	12.3	0.84
Любец	–	–	7.6	1.00
Торово	12.8	0.58	8.0	0.37
Устье р. Кошты	–	–	8.7	0.69
Устье р. Суды	6.8	0.24	12.1	2.63
р. Шексна у водозабора	7.2	0.02	11.6	0.45
Устье р. Ягорбы	–	–	63.9	15.4
Устье р. Серовки	–	–	57.7	15.5
Наволоч	6.1	0.40	28.7	6.45
Устье р. Ухры	14.1	0.02	17.3	0.21
Всехсвятское	–	–	16.3	0.16
Молога	6.1	0.14	76.0	6.24
Переборы	44.6	4.21	101	78.9
Ниже шлюзов	28.8	5.71	–	–
Устье р. Черемухи	–	–	63.8	24.4
Ниже г. Рыбинска	42.8	6.46	18.6	1.74

Таблица 9.14

Концентрация метана (CH_4 , мкл/л) и скорость его окисления (МОк, мкл/л·сут) в воде Череповецкой зоны Рыбинского водохранилища весной–летом 1993 г.

Станция	24–28 мая 1993		20–25 сентября 1993	
	CH_4	МОк	CH_4	МОк
Наволоч	2.6	0.12	4.3	0.20
о. Каргач	–	–	8.9	0.68
о. Ваганиха	5.6	0.28	10.8	1.22
р. Ягорба, 1	2.2	0.21	6.7	0.21
Там же, 2	8.0	1.88	180	13.8
Там же, 3	25.0	8.27	12.7	2.45
Там же, устье	12.6	4.57	38.3	–
р. Серовка, устье	27.8	6.33	90.6	12.3
р. Кошта, устье	5.4	< 0.01	7.7	< 0.01
р. Шексна, 1	2.2	< 0.01	7.7	0.63
Там же, 2	3.0	< 0.01	13.3	0.63
Там же, у ГОС	20.4	1.01	20.7	5.62
Там же, устье	4.2	0.24	10.8	1.80

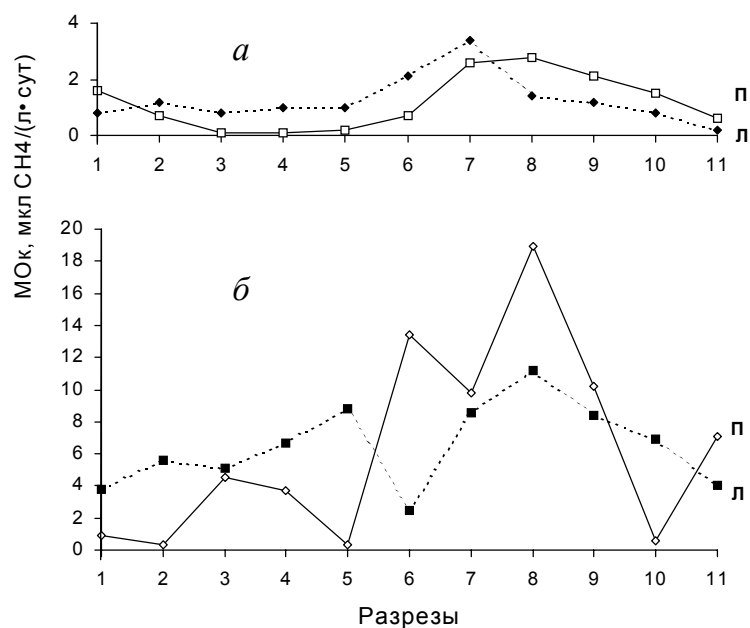


Рис. 9.1. Микробиальное окисление метана в воде речного участка Горьковского водохранилища в мае (а) и августе (б) 1992 г. Разрезы по отбору проб: 1 – ниже Ярославля, 2 – у п. Кр. Профинтерн, 3 – ниже Костромского расширения, 4 – выше Костромы, 5 – ниже Костромы, 6 – ниже р. Кубань, 7 – у д. Чернопенье, 8 – у д. Густомесово, 9 – ниже п. Волгореченск, 10 – у с. Красное, 11 – у г. Плес. П – правый берег, Л – левый берег

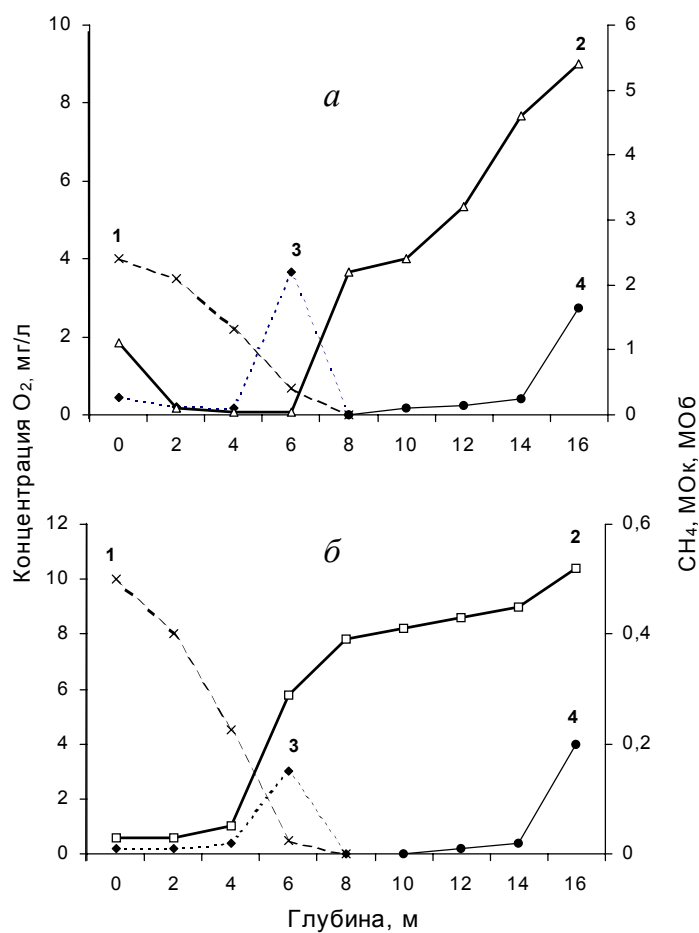


Рис. 9.2. Вертикальное распределение метана и процессов его превращения в водной толще Иваньковского водохранилища на участке затопленного оз. Выдогон в летний (а – 4.07.1991) и зимний (б – 10–12.02.1993) периоды: 1 – концентрация кислорода, $\text{mg O}_2/\text{L}$; 2 – концентрация метана, $\text{mL CH}_4/\text{L}$; 3 – метаноокисление (МОк); 4 – метанобразование (МОб), $\text{mL CH}_4/(\text{L} \cdot \text{сут})$.

Наиболее подробные результаты исследований динамики метана по глубине водной толщи получены в летней и подледной съемках на затопленном оз. Выдогощ в акватории Иваньковского водохранилища, которое сохранило прежние черты стратифицированного эвтрофного озера (Иваньковское водохранилище..., 1978). Во время обеих съемок растворенный кислород исчезал уже на глубине 7 м, а в микроаэробных слоях воды отмечалось резкое снижение концентраций метана по сравнению с гипolimнионом. В этих же слоях (на глубине 5–6 м) была зафиксирована максимальная интенсивность МОк. Однако и по содержанию газа, и по масштабам процессов, данные летней и подледной съемок резко отличались. Летом в анаэробном гипolimнионе концентрация CH_4 не превышала 0.5–0.8 мл/л, а зимой достигала 2.1–5.6 мл/л. В микроаэробной зоне МОк составляло в июле 43, а в начале марта – 2700 мкл/(л·сут). Продукция CH_4 в придонных слоях воды в это же время соответственно была равна – 220 и 1750 мкл/(л·сут) (рис. 9.2). Таким образом, при избытке субстрата интенсивность процессов круговорота метана, в первую очередь, лимитируется окислительными условиями, а температурный фактор играет второстепенную роль.

Измерения концентрации растворенного в воде метана, выполненные на Рыбинском водохранилище за период с начала июня до середины октября 1997 г. (Кузнецова, 1999), выявили сложную динамику, обусловленную как сезонными факторами, так и особенностями отдельных биотопов (рис. 9.3).

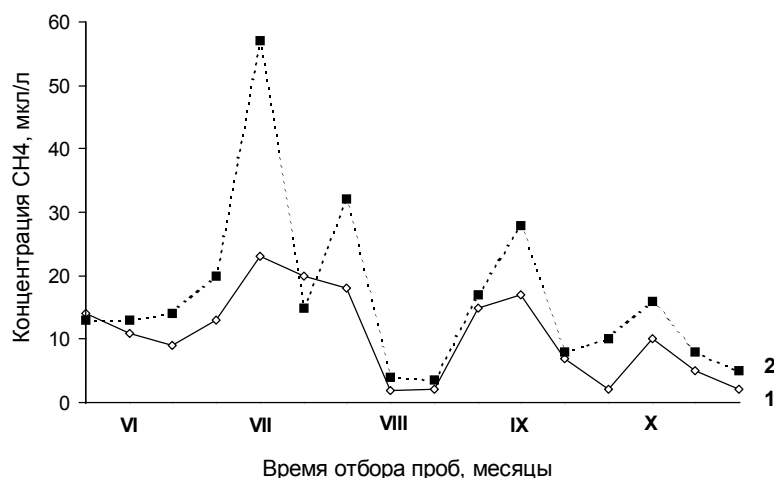


Рис. 9.3. Сезонная динамика концентрации метана в поверхностных слоях воды Рыбинского водохранилища в 1997 г.: 1 – глубоководный русловой участок у с. Коприно, 2 – закрытое мелководье у п. Борок

Метан и экологическое состояние водоемов. Десятилетние исследования на Верхней Волге позволили установить масштабы основных звеньев круговорота метана и дать экологическую оценку состояния водоемов.

Концентрация метана в поверхностных слоях донных отложений колебалась от 0.003–0.01 мл/дм³ в аэрируемых песках проточных участков (без зарослей высшей водной растительности и сильного антропогенного воздействия) до 60–170 мл/дм³ в черных восстановленных илах, испытывающих мощный пресс бытовых или техногенных отходов. Содержание CH_4 в водной массе в зависимости от экологической обстановки и загрязненности участков составляло летом 2–180 мкл/л, достигая зимой в анаэробных котловинах у дна 1.2–5.6 мл/л.

Основным источником поступления метана в водоемы являются микробиальные процессы в илах. Интенсивность МОб варьировала в пределах 0.003–90 мл/дм³ или 0.06–1800 мл CH_4 /(м²·сут). Согласно расчетам, для этого необходимо 0.1–220 мг Сорг/(м²·сут), что сопоставимо с данными по общей деструкции органического вещества в грунтах волжских водохранилищ (Дзюбан, 1997).

Основная часть метана, образовавшегося в поверхностных (0–2 см) слоях грунтов, окислялась там же, а расход O_2 составлял 0.3–750 мг/(м²·сут). Однако, несмотря на энергичное окисление, часть газа выделялась в воду со скоростью 1.5–65, а на анаэробных участках – до 240 мл/м² в сутки. Интенсивность МОк в воде колебалась от 0.01 в открытых зонах водоемов до 79 мкл CH_4 /(л·сут) на участках с сильным антропогенным загрязнением. Расход O_2 при этом составлял до 0.2 мг/л в сутки, что сопоставимо с данными по потреблению кислорода в воде Рыбинского водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972; Сорокин, 1960).

Последние исследования показали, что помимо автохтонного газа, выделяющегося из илов, в водоем поступает аллохтонный или техногенный метан, особенно на участках, подверженных влиянию хозяйственных загрязнений. Поверхностные воды таких участков отличались высокими концентрациями CH_4 и скоростями его окисления (Дзюбан, Кузнецова, 1998). Накопившиеся к настоящему времени данные по содержанию в поверхностных водах метана и метаноокислению в зависимости от степени антропогенного воздействия на водоемы позволили оценить «качество» вод Верхней Волги (табл. 9.15). Самыми неблагополучными участками в экологическом отношении являются акватории вблизи крупных городов, таких как Тверь, Углич, Рыбинск, Ярославль, Кострома и, особенно, в промышленной зоне г. Череповца.

Оценка «качества» поверхностных вод по концентрации метана и скорости его микробиального окисления на различных участках Верхней Волги

Типичные участки водоемов	CH ₄ , мкл/л	МОк, мкл/(л·сут)	Качество вод
Открытые участки вдали от населенных пунктов	1–5	< 0.1	чистые
Слабозаселенные речные участки	5–10	0.1–0.5	условно чистые
Судоходные трассы вблизи населенных пунктов	10–30	0.5–2	загрязненные
Вблизи крупных промышленных центров	30–80	2–10	грязные
У стоков промышленно-коммунальных отходов	> 80	> 10	особо грязные

Таким образом, микробиальные процессы превращения метана в верхневолжских водоемах являются геохимически значимыми и играют существенную роль в потоках вещества и энергии. Кроме того, анализ концентраций и распределения CH₄ в поверхностных водах позволяет выявить участки водоемов, загрязняемые специфическими отходами.

2. Нарушения функционирования иммунной системы рыб

Функцию защиты организма рыб от генетически чужеродных тел, в том числе возбудителей инфекционных и инвазионных болезней и видоизмененных тканей собственного организма, выполняет иммунная система. От функционального состояния механизмов иммунитета зависят биологическое постоянство внутренней среды, структурная целостность организма и степень сопротивляемости рыб к инфекционным и инвазионным болезням. Благодаря деятельности данной системы обеспечивается относительная стерильность организмов и выживаемость рыб при воздействии на них неблагоприятных факторов среды. Функцию распознавания «своего» и «чужого» в организме рыб выполняют клеточные и гуморальные факторы иммунитета (Галактионов, 1995; Купер, 1980; Лукьяненко, 1971, 1989; Микряков, 1978, 1991; Микряков, Балабанова, 1979; Микряков и др., 1974).

2.1. Клетки, ткани и органы иммунной системы рыб

Образование защитных структур происходит в тимусе, селезенке, печени, в скоплениях лимфоидной ткани, расположенных в головном (пронефрос) и туловищном (мезонефрос) отделах почек, а также в черепной коробке, перикарде, вдоль стенки кишечника, в Лейдигове и эпигональном органах. Рыбы, занимающие разное систематическое положение, отличаются между собой по характеру расположения лимфоидной и лимфомиелоидной ткани и органов иммунной системы.

У хрящевых рыб скопления лимфо-миелоидной ткани в основном встречаются в Лейдиговом и эпигональном органах, в области почек и черепной полости, у хрящевых и костных ганоидов – в черепной коробке, почках, области перикарда и кишечника, а у костистых рыб – в головной и туловищной почках, печени и кишечнике. Тимус и селезенка, являющиеся одними из основных органов иммунной системы (Fänge, 1982), выявлены у рыб всех систематических групп.

Структурная организация иммунной системы рыб отличается от таковой высших позвоночных. У рыб нет лимфатических узлов, костного мозга и Фабрициевой сумки (как это имеет место у птиц). Функцию лимфатических узлов и костного мозга у рыб выполняют ткани и органы, относящиеся к лимфо-миелоидному комплексу. В иммунокомпетентных тканях и органах рыб происходит образование клеток, выполняющих функции распознавания «своего» и «чужого», разрушения и нейтрализации чужеродных тел, синтеза антител, медиаторов иммунного ответа и т.д. Показано, что клетки иммунной системы рыб по характеру выполняемой ими функции и их структурной организации неоднородны (Лукьяненко, 1971, Микряков, 1991; Микряков, Балабанова, 1979; Zapata, 1981). К иммунокомпетентным клеткам рыб принято относить все клетки лимфоидно-макрофагальной системы: лимфоциты, плазмоциты, гранулоциты, макрофаги, эндотелиоциты, клетки Купфера, естественные киллеры и т.д. По характеру выполняемой ими функции они подразделяются на антигенраспознающие, антигенразрушающие, антителосинтезирующие, а также клетки «памяти». Кроме того, иммунокомпетентные клетки осуществляют синтез медиаторов иммунного ответа, цитокинов, интерферона, лизоцима и лизосомальных ферментов и т.д.

Основной клеткой иммунной системы, синтезирующей большинство иммунологических молекул, в том числе специфических антител, является лейкоцит во всем многообразии его популяций и субпопуляций. Лейкоциты рыб представлены разнообразными по структуре и характеру выполняемой функции клетками: лимфоцитами, моноцитами, нейтрофилами, эозино- и базофилами (Иванова, 1983, 1995). Состав лейкоцитов у различных по высоте организации и экологии видов рыб отличается (Балабанова, 1997; Головина, Тромбицкий, 1989; Иванова, 1983, 1995). Лейкоциты рыб, в отличие от высших позвоночных, в основном представлены лимфоцитами, тогда как у теплокровных – клетками нейтрофильного ряда. У рыб на долю лимфоцитов приходится 45–99% клеток от общего числа лейкоцитов, а у высших позвоночных – 25–30%. Соответственно, у рыб в 1 мл крови содержится в 5–10 раз больше лимфоцитов, чем у человека и животных (Головина, Тромбицкий,

1989; Иванова, 1983, 1995), тогда как на долю гранулоцитов, представителями которых являются нейтро-, эозино- и базофилы, приходится гораздо меньшее число клеток (в пределах 1–45%).

Центральной фигурой иммунной системы рыб, как и у представителей других классов позвоночных, является лимфоцит. Лимфоциты различаются по характеру выполняемых функций, содержанию мембранных иммуноглобулиновых рецепторов, продолжительности жизни, гистогенезу, гетерогенны и подразделяются на две субпопуляции, которые условно обозначают как Т- и В-клетки (Микряков, 1991). Т-лимфоциты в организме рыб осуществляют распознавание «своего» и «чужого», участвуют в отторжении трансплантата, презентации антигена макрофагам, обладают цитотоксической активностью и т.д. Местом образования этих долгоживущих клеток является тимус. Популяция В-лимфоцитов, состоящая из короткоживущих клеток, выполняет функцию синтеза антител и образования предшественников антителообразующих клеток. Т- и В- лимфоциты отличаются между собой и по характеру взаимодействия с митогенами и чужеродными телами. Субпопуляционная структура Т-лимфоцитов у рыб изучена недостаточно в сравнении с таковой у высших позвоночных.

Важную роль в реализации иммунологических функций выполняют и другие типы или популяции лейкоцитов: гранулоциты и моноциты. Они участвуют в фагоцитозе микроорганизмов, синтезе цитокинов, медиаторов иммунного ответа, неспецифических факторов иммунитета: лизоцима, интерферона, гемолизина, хитиназы и т.д. (Галактионов, 1996, 1998; Маянский А.Н., Маянский Д.Н., 1983). Лимфоциты рыб, размеры которых колеблются от 4.80 до 9.70 мкм, подразделяются на большие, средние и малые. Весь объем клетки занимает округлое или слегка овальное ядро с ядрышком. Цитоплазма представлена узким ободком. Для больших лимфоцитов характерны более низкое ядерно-цитоплазматическое отношение и менее плотные скопления гетерохроматина в ядре, чем для малых.

Особое место среди иммунокомпетентных клеток рыб занимают плазматические клетки, основной функцией которых являются синтез и секреция иммуноглобулинов. По своей структурной организации они отличаются от других клеток, участвующих в иммунитете. В цитоплазме этих клеток хорошо развита сеть гранулярного эндоплазматического ретикула, на рибосомах которого происходит синтез иммуноглобулинов. Для макрофагов характерно наличие крупных фагосом и крупных гранул типа лизосом в цитоплазме. Лимфоциты, плазматические клетки и макрофаги имеют сходное строение как у изученных нами (табл. 9.16), так и у других видов рыб, различаясь только размерами.

Таблица 9.16

Размеры иммунокомпетентных клеток у разных видов карповых рыб, мкм

Виды рыб	Лимфоциты		Плазматические клетки	Макрофаги	Гранулоциты			
					I типа		II типа	
	малые	большие			клетка	гранула	клетка	гранула
Плотва	4.15±0.38	5.06±0.32	5.87±1.14	10.35±1.18	7.53±0.86	0.45±0.03	7.44±0.97	0.83±0.07
	3.01±0.21	3.73±0.32	3.70±0.42	6.10±2.0	4.09±0.87	0.15±0.02	5.43±0.31	0.62±0.06
Язь	3.83±0.29	5.10±0.33	6.21±0.94	9.61±1.9	6.60±0.30	0.38±0.02	7.01±0.60	0.86±0.08
	2.78±0.15	3.49±0.79	4.16±0.21	6.90±2.10	4.53±0.47	0.13±0.004	4.87±0.64	0.63±0.07
Жерех	3.92±0.18	4.80±0.32	5.48±0.65	9.63±0.85	6.42±0.36	0.42±0.03	6.86±0.41	0.89±0.04
	2.84±0.18	3.50±0.19	4.54±0.36	4.89±0.94	4.71±0.23	0.12±0.009	5.13±0.42	0.69±0.04
Лещ	3.85±0.24	4.97±0.25	7.08±1.08	11.01±1.46	7.02±0.56	0.37±0.01	8.06±0.77	0.82±0.07
	2.61±0.16	3.55±0.25	4.76±0.76	7.89±1.65	4.50±0.48	0.16±0.01	5.44±0.44	0.59±0.06
Синец	3.83±0.25	4.77±0.14	5.86±0.85	10.84±0.90	6.33±0.51	0.39±0.03	6.73±0.53	0.61±0.06
	2.86±0.30	3.42±0.66	4.23±0.35	7.10±0.99	4.51±0.30	0.16±0.01	5.05±0.30	0.47±0.02
Густера	3.55±0.24	4.88±0.58	6.58±1.05	10.60±1.04	6.96±0.36	0.33±0.02	6.68±0.39	0.92±0.08
	2.76±0.38	3.78±0.98	4.37±0.66	5.69±1.08	4.39±0.36	0.14±0.01	4.77±0.29	0.52±0.03
Карась	4.73±0.33	6.88±0.72	8.68±1.15	11.63±1.40	8.53±0.55	0.38±0.02	7.80±0.59	0.92±0.21
	3.41±0.29	4.12±0.58	4.54±0.40	7.22±1.32	4.96±0.25	0.28±0.01	5.78±0.54	0.60±0.11
Чехонь	4.20±0.21	4.95±0.55	6.88±0.60	8.98±1.31	7.09±0.96	0.41±0.02	7.49±0.52	0.66±0.08
	2.86±0.16	3.29±0.54	4.16±0.47	5.97±0.57	4.71±0.39	0.15±0.01	5.46±0.40	0.48±0.04

Примечание. Над чертой – длина, под чертой – ширина клетки.

У всех рыб Рыбинского водохранилища нами было обнаружено два типа гранулоцитов, за исключением карпа, у которого их три. Наиболее многочисленные гранулоциты I типа, по аналогии с млекопитающими, называются нейтрофилами. По своему тонкому строению нейтрофилы у разных видов рыб отличаются формой эксцентрично расположенного ядра, формой и структурой гранул. Гранулы у всех видов рыб, кроме карася, удлиненные: их длина превышает ширину в 2.5–3.5 раза. Гранулы нейтрофилов карповых рыб имеют палочковидное включение, состоящее из чередующихся темных и светлых полос. Гранулоциты рыб, вероятнее всего, представляют собой не сформировавшийся до конца тип клеток, которые в процессе своего созревания претер-

певают морфологические и функциональные изменения. Об этом свидетельствует морфологическое разнообразие гранулоцитов у разных видов рыб: неодинаковое количество типов, некоторые различия в строении гранул нейтрофилов, наличие у карпа гранулоцитов с эозинофильными и базофильными гранулами. Важная роль в защите от патогенных раздражителей и возбудителей болезней принадлежит также клеткам кожи, слизи, покровов тела, жабр и кишечного тракта.

2.2. Гуморальные факторы иммунитета у рыб

Непосредственное участие в защите рыб от патогенных факторов среды и в поддержании биологического постоянства внутренней среды принимают гуморальные компоненты иммунной системы. К гуморальным иммунным компонентам относятся самые разнообразные иммунологически активные молекулы, от простейших до весьма сложных. Среди них особо выделяют вещества белковой природы – иммуноглобулины, систему комплемента, ферменты – лизоцим, интерферон, острофазные белки (С-реактивный белок – СРБ), хитиназу, трансферрин, пропердин, лектины и т.д. (Вихман, 1996; Галактионов, 1995; Козиненко и др., 1999; Купер, 1980; Лукьяненко, 1971, 1989; Микряков, 1991; Ellis, 1981; Rijkers, 1982). Они вырабатываются иммунокомпетентными и другими клетками и принимают активное участие в поддержании иммунологического гомеостаза.

Гуморальные факторы защиты от генетически чужеродных субстанций подразделяются на специфические и неспецифические (или врожденные). Функционально последние отличаются тем, что их активность проявляется по отношению к разным по специфичности и происхождению патогенным и непатогенным организмам и субстанциям. Наиболее полно у рыб Верхней Волги изучены особенности содержания комплемента, пропердина, лизоцима, естественных антител и бактерицидные свойства сыворотки крови (Лукьяненко, 1971, 1989; Микряков, 1984; Микряков и др., 1979).

Комплемент представляет собой многокомпонентный комплекс белков сыворотки крови и участвует в реализации многих иммунологических функций: активации иммунокомпетентных клеток, цитолизе и опсонизации чужеродных клеток, взаимодействии антигена с антителом и т.д. Структурно комплемент рыб состоит не менее чем из 9 компонентов: C1, C2, C3, C4 и т.д. (Козиненко и др., 1999; Лукьяненко, 1989). Большая часть составляющих комплемента синтезируется в макрофагах. Под влиянием этих компонентов осуществляется лизис эритроцитов и грам-отрицательных бактерий. Активация гемолитических свойств комплемента осуществляется классическим или альтернативными путями. Классический путь является антителозависимым, при этом активация комплемента инициируется образованием комплекса антиген-антитело. Альтернативный путь активации комплемента не требует присутствия антител и происходит под действием липополисахаридов, эритроцитов кролика, зимозана, инсулина и других факторов. Комплементарная активность гуморальных факторов иммунитета, как правило, оценивается по гемолитической активности сыворотки крови. В качестве тест-объекта для определения активности комплемента по классическому пути используются эритроциты барана, а по альтернативному – эритроциты кролика. Сравнительный анализ уровня содержания комплемента, проведенный Лукьяненко (1971, 1989), позволил выявить снижение активности комплемента по мере филогенетического развития рыб на уровне крупных таксономических категорий.

Вместе с тем, активность комплемента у рыб из различных отрядов (карповые, тресковые и окуневые) не отличалась. Для рыб, обитающих в водоемах Верхней Волги, отмечен чрезвычайно большой диапазон индивидуальной изменчивости (Лукьяненко, 1989). Размах индивидуальной изменчивости активности комплемента у карповых рыб достигал 4.5–10, а у окуневых – 11–20 раз.

Рядом исследований показано, что сыворотка крови рыб обладает высокими литическими свойствами по отношению к эритроцитам многих видов позвоночных, а также бактерицидной активностью (Козиненко и др., 1999). Комплементарная активность сыворотки крови рыб подвержена онтогенетической и сезонной изменчивости (Лукьяненко, 1989). При воздействии неблагоприятных для жизнедеятельности рыб факторов, таких как инфекционные болезни (Балахнин, Куровская, 1995) и пестициды (Зимин, 1981), содержание комплемента снижается. Биологическая активность комплемента полностью исчезает после обработки сыворотки крови при температуре 40°C и выше. Его активность зависит также от присутствия в среде ионов кальция и магния. Обработка сыворотки крови проназой, липополисахаридом или зимозаном приводит к существенному снижению активности комплемента (Козиненко и др., 1999).

Одним из важных факторов врожденного иммунитета, определяющих биологическую активность сыворотки, является пропердин (Козиненко и др., 1999; Лукьяненко, 1989). Пропердин определяет бактерицидное и вирусолитическое действие сыворотки крови и отражает напряженность естественного иммунитета. Биологическая активность данного фактора иммунитета зависит от присутствия четырех компонентов (C1, C2, C3, C4) и ионов магния. Содержание пропердина у рыб и уровень его активности подвержены индивидуальной изменчивости.

На примере 14 видов костистых рыб В.И. Лукьяненко (1989) выявлено, что исследуемые виды отличаются по содержанию пропердина и подразделяются на три условные группы. Для рыб 1-й группы (окунь и судак) характерна наименьшая частота встречаемости пропердинсодержащих особей – 8.1-16.6%. У рыб 2-й группы (щука, плотва, карп, лещ, карась, густера, ручьевая и радужная форель) она находится в пределах 20.6–35.4%, а в 3-й группе (синец, пикша, язь и налим) составляет 41.6–50%.

Существенная роль в защите организма рыб от чужеродных тел принадлежит лизоциму. Лизоцим – это антибактериальный фермент, относящийся к группе гликозидаз. Биологическое действие на бактерии лизоцим осуществляет путем гидролиза гликозидных связей полисахаридных комплексов на стенках бактерий, вызывая разрушение муреинового слоя и лизис клетки. Функция лизоцима в организме животных не ограничивается защитой от бактериальной инфекции. Он участвует в регуляции процессов пролиферации, дифференцировки клеток и стимулирует функцию антителообразования (Бухарин, Васильев, 1974). Основным источником поступления лизоцима в ткани, органы и циркулирующую кровь являются клетки гранулоцитарного ряда – нейтрофилы. На основе анализа содержания лизоцима в кишечном тракте карпа Р.М. Ястугинене и В.М. Лубянскине (1986) предположили, что лизоцим участвует в пищеварении и формировании микробиального биоценоза. Содержание данного фермента в организме рыб зависит от их исходного физиологического состояния, видовых и экологических особенностей, а также сезона года (Вихман, 1996; Лукьяненко, 1989; Субботкина, 1990). При воздействии на рыб токсических факторов, в частности сублетальных концентраций кадмия, меди и ртути, интенсивность образования лизоцима изменяется (Лапирова и др., 2000).

Другие факторы неспецифического гуморального иммунитета: С-реактивный белок, трансферрины, интерферон, хитиназа, лектины, лизины у рыб Верхней Волги совершенно не изучены.

Основная роль в реализации функций защиты от «чужого», сохранении иммунологической «памяти» среди гуморальных факторов иммунитета принадлежит иммуноглобулинам, снабженным специфическими рецепторами к антигену. Биохимической основой иммуноглобулинов рыб является растворимая фракция γ -глобулинов. Однако роль и значение α - и β -глобулинов в реализации иммунологических функций исключать не следует (Микряков, 1991).

Имуноглобулины в организме рыб синтезируются плазматическими клетками (В-лимфоцитами) и секретируются в кровь или тканевые жидкости. Иммуноглобулины рыб отличаются между собой физико-химическими свойствами и структурной организацией. Они гетерогенны по молекулярной массе, константе седиментации, электрофоретической подвижности. По числу субъединиц, образующих молекулу иммуноглобулинов, они подразделяются на моно-, ди-, тетра- и пентамеры. Пентамеры и димеры характерны для элазмобранхий и двоякодышащих, а тетрамеры – для хрящевых, костных ганоидов и костистых рыб (Галактионов, 1995; Clem et al., 1998; Marchalonis, 1997). По физико-химическим свойствам и структурной организации, иммуноглобулины рыб, несмотря на их гетерогенность, представлены всего одним классом, соответствующим IgM-антителам высших позвоночных, у которых они подразделяются на 5 основных классов: IgG, IgM, IgA, IgD, и IgE. Иммуноглобулины рыб выполняют разнообразные функции по защите организма от чужеродных тел. Они также являются основной структурной единицей мембранных рецепторов иммунцитов, осуществляющих распознавание «своего» и «чужого».

Из вышеизложенного следует, что иммунная система рыб представляет сложно организованную систему и состоит из совокупности структур, разных по характеру выполняемых ими функций и включающих молекулярные, клеточные, тканевые и органые компоненты. Активность функционирования иммунной системы и ее составляющих определяется наличием и силой возмущающих факторов, поступающих из внутренней и внешней среды, а также возрастными, экологическими и видовыми особенностями рыб (Лукьяненко, 1989; Микряков и др., 1990; Микряков, 1999).

2.3. Реакция иммунной системы рыб на техногенное загрязнение и закисление среды

Рыбы Верхней Волги обитают в водоемах, существенно различающихся по степени антропогенного воздействия. Многие водоемы загрязняются отходами крупных промышленных центров, таких как города Череповец, Тверь, Углич, Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма. Наибольшая техногенная нагрузка приходится на Рыбинское водохранилище и закисленные озера Дарвинского заповедника. Основными источниками их загрязнения являются крупные промышленные предприятия г. Череповца, особенно металлургические и коксохимические, а также предприятия по производству минеральных удобрений и другой химической продукции. Согласно данным исследований независимых экспертов, экологическая ситуация в Череповце и за его пределами по уровню загрязнения атмосферного воздуха, почв и водных экосистем рек Кошта и Ягорба, считается чрезвычайно сложной (Проект «Волга» в Череповце, 1996). Череповец занимает 8-е место среди 60 индустриальных городов России по суммарному количеству вредных выбросов в атмосферу и сбросов загрязненных вод в водные объекты. Частые аварии на коксохимическом производстве АО «Северсталь» являются основной причиной поступления неочищенных сточных вод в Рыбинское водохранилище. Наиболее серьезная из этих аварий произошла зимой 1987 г. На многих участках водохранилища, особенно в Шекснинском плесе, она привела к дестабилизации структуры и состояния биоты и абиоты, изменению функциональных характеристик всей системы и отдельных компонентов биотического сообщества, а также к насыщению экосистемы различного рода загрязняющими веществами: солями тяжелых металлов, фенолами, нефтепродуктами, полиароматическими углеводами, полихлорированными бифенилами и т.д. (Бисеров и др., 1990; Гагарин, 1990; Герман, 1997; Ершов, 1990; Козловская, Козловская и др., 1990; Малинин, Стрельников, 1990; Микряков, 1990; Ривьер, 1990; Романенко и др., 1990).

Рыбное сообщество Шекснинского плеса отреагировало на залповый сброс загрязняющих веществ массовой гибелью особей и перемещением отдельных локальных группировок в нижнюю часть плеса, что проявилось в

снижении численности и плотности рыбного населения (Малинин, Стрельников, 1990). Существенные изменения выявлены в воспроизводительной системе рыб. Они выражались в абортном выбросе икры, смещении процессов созревания половых продуктов, появлении особей с резорбцией икры (Володин, 1990). В популяциях рыб отмечено увеличение доли особей с некрозами плавников и язвенным эритродерматитом (Малинин, Стрельников, 1990). Это свидетельствует о глубоких нарушениях, происходящих в иммунной системе рыб, выполняющей функцию поддержания биологического постоянства внутренней среды и обеспечения индивидуальной целостности организма в онтогенезе.

2.3.1. Реакция иммунной системы рыб на аварийное поступление сточных вод промышленных предприятий г. Череповца

Комплексные исследования, проведенные в год залпового сброса неочищенных сточных вод промышленными предприятиями г. Череповца, позволили установить характер и направление происходящих в иммунной системе изменений (Микряков и др., 1990).

Реакцию иммунной системы изучали по данным анализа функциональных показателей гуморального иммунитета, состоянию иммунокомпетентных органов, содержанию лейкоцитов, токсикантреагирующих антител к фенолу и нафталину. Функциональное состояние гуморальных факторов иммунитета оценивали по бактериостатическим свойствам сыворотки крови (БАСК). На гистологических препаратах исследовали состояние иммунокомпетентных тканей и органов, содержание в них фенола, мышьяка, свинца, а по индексу туловищной почки, селезенки и печени судили об относительной емкости этих органов. Содержание фенол- и нафталинсвязывающих антител в сыворотке крови определяли с целью установления присутствия в воде фенольных и полиароматических соединений и контакта рыб с этими веществами (Микряков и др., 1990).

Материал собирали весной, летом и осенью 1987–1988 гг. донным тралом на 5 стандартных станциях: у д. Кабачино (выше г. Череповца), у д. Торово (недалеко от городских очистных сооружений), у Любца и Мяксы (на 20 и 45 км соответственно ниже места поступления сточных вод), а также в Волжском плесе (в 150 км от г. Череповца). Всего было обследовано 406 экз. леща, 34 экз. плотвы, 46 экз. синца, 10 экз. щуки, 16 экз. судака и 10 экз. чехони. Иммуносерологическому анализу подвергали сыворотку крови 5–10-летнего леща, а гистологическому – печень, почку и селезенку леща, синца, плотвы, судака, щуки и чехони.

После аварийного поступления отходов промышленных предприятий г. Череповца в водохранилище в иммунной системе рыб произошли существенные изменения. Их характер определяется временем взятия пробы и местом вылова рыб.

В селезенке, почках и печени леща, синца и плотвы, выловленных весной 1987 г. у д. Торово и на ст. Любец, выявлены очаговые кровоизлияния, разрушения тканей и клеток. Одновременно в тканях этих органов в большом количестве обнаружены гранулы липофусцина, свидетельствующие об усилении процессов старения и хроническом течении воспалительных процессов. Гистологические препараты леща, плотвы и синца, полученные летом 1987 г., отличались от весенних отсутствием очагов некроза и воспаления. В гранулах липофусцина из селезенки, печени и почек установлено присутствие фенола, свинца и мышьяка.

Рыбы, выловленные весной, отличались от летних отсутствием свинца и фенола в печени, мышьяка и фенола в почках (табл. 9.17). В селезенке данные вещества присутствовали постоянно. Это свидетельствует о том, что токсические вещества, поступившие в организм рыб, задерживаются в тканях селезенки на неопределенно долгий срок, тогда как из печени и почек они, видимо, элиминируются. В 1988 г. в почках и селезенке рыб, отобранных у д. Торово, на ст. Любец, у д. Кабачино и в Волжском плесе, отмечалось замещение паренхимы соединительной тканью, разрастание которой преимущественно происходило вокруг липофусциновых гранул. Одновременно в селезенке леща из района д. Торово и ст. Любец были обнаружены следы свинца и фенола. Существенных патологических изменений, за исключением лакун с отечной жидкостью, в печени особей из района д. Торово и Волжского плеса не выявлено. Состояние гепатоцитов рыб и их размеры были одинаковыми на всех станциях. К концу 1988 г. рыбы Шекснинского плеса (район поступления отходов промышленных предприятий) отличались от рыб, выловленных выше г. Череповца и в Волжском плесе, более низкими индексами внутренних органов, что свидетельствует об их атрофии, вызванной явлениями цирроза в результате интоксикации.

Таблица 9.17

Наличие мышьяка, свинца и фенола в тканях леща, синца и плотвы

Токсическое вещество	Печень			Почки			Селезенка		
	леща	синца	плотвы	леща	синца	плотвы	леща	синца	плотвы
Мышьяк	+/+	+/+	+/+	+/-	+/-	+/-	+/+	+/+	+/+
Свинец	+/-	+/-	+/-	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+
Фенол	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	+/+	+/+	+/+	+/+

Примечание. Перед чертой – весна, после черты – лето.

Данные исследований функционального состояния неспецифических факторов гуморального иммунитета по БАСК не позволили выявить определенной закономерности в характере изменчивости исследуемого показателя у рыб, выловленных из разных мест Рыбинского водохранилища. В 1987 г. низкие показатели БАСК выявлены только у леща: весной из районов д. Торово и д. Кабачино, летом – д. Кабачино, д. Торово, ст. Любец и Волжского плеса, осенью – Волжского плеса. Весной 1988 г. низкий уровень БАСК у рыб отмечался в Волжском плесе, на станциях Торово и Кабачино, летом – на ст. Торово, а осенью – в районе Любца и Волжском плесе.

Независимо от времени взятия проб, бактериостатические свойства сыворотки крови леща из района д. Мякса в 1988 г. имели близкие значения, что, вероятно, обусловлено физиологической и иммунологической однородностью исследуемых рыб. В то же время, лещи, выловленные в 1987–1988 гг. вблизи г. Череповца, особенно у д. Торово (за исключением осенних выборок), отличались более низкими величинами БАСК и высокой долей содержания иммунодефицитных особей (табл. 9.18). Большое число иммунодефицитных особей при низком уровне БАСК на отдельных участках водохранилища в 1987–1988 гг. свидетельствует либо об имевших место миграциях скоплений рыб из районов загрязнения, либо о распространении отходов промышленных предприятий после аварии за пределы Шекснинского плеса при ветровом перемешивании водных масс. Это подтверждается гистологическими исследованиями состояния иммунокомпетентных органов и анализом содержания неполных антител к фенолу и нафталину.

Таблица 9.18

Антимикробные свойства сыворотки крови леща

Места отбора проб	Год	Весна				Лето				Осень			
		n	БАСК, %	ИМД, %	ИМР, %	n	БАСК, %	ИМД, %	ИМР, %	n	БАСК, %	ИМД, %	ИМР, %
Кабачино	1987	8	11.9±5.3	37.0	63.0	10	18.3±4.7	20.0	80.0	14	29.5±3.7	14.0	86.0
	1988	10	17.0±3.1	90.0	10.0	10	36.0±0.0	10.0	90.0	10	21.0±3.0	18.0	82.0
Торово	1987	13	18.1±7.4	46.0	54.0	10	11.0±5.9	60.0	40.0	11	37.9±7.9	18.0	82.0
	1988	10	8.8±4.8	50.0	50.0	10	13.1±4.0	70.0	30.0	10	23.0±5.9	20.0	80.0
Любец	1987	10	32.8±4.7	10.0	90.0	14	20.2±4.1	14.0	86.0	15	26.3±2.9	0.0	100.0
	1988	10	69.4±15.2	0.0	100.0	–	–	–	–	10	5.6±3.3	70.0	30.0
Мякса	1987	–	–	–	–	–	–	–	–	15	28.9±2.3	0.0	100.0
	1988	10	24.7±9.2	20.0	80.0	10	30.9±7.0	20.0	80.0	10	25.4±3.4	10.0	90.0
Волжский плес	1987	15	43.5±7.2	0.0	100.0	13	19.4±6.0	23.0	77.0	15	6.6±1.6	47.0	53.0
	1988	10	0.0	100.0	0.0	10	60.4±12.3	10.0	90.0	10	17.0±5.8	20.0	80.0

Примечание. n – число рыб, экз.; ИМД – иммунодефицитные особи; ИМР – иммунореактивные особи.

В сыворотке крови леща присутствовали фенол- и нафталинсвязывающие антитела, что указывает на контакт рыб с некоторыми соединениями токсических веществ. В 1987 г. максимальные титры антител в большинстве случаев обнаружены у рыб со ст. Любец. Меньшие титры наблюдались у особей в районах д. Торово и д. Мякса, а в 1988 г. – д. Торово, ст. Любец, д. Мякса, д. Кабачино, т.е. в районах возможного распространения отходов предприятий Череповецкого промышленного узла. Следует отметить, что в 1987 г. антитела к обоим токсикантам в сыворотках крови рыб имели более высокие титры, чем в 1988 г. (рис. 9.4, 9.5).

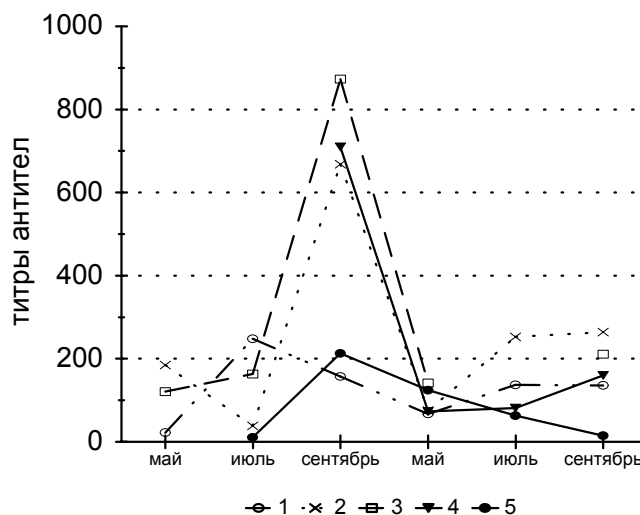


Рис. 9.4. Содержание антител к нафталину в сыворотке крови леща из разных участков Рыбинского водохранилища в 1987-1988 гг.:

1 – Кабачино, 2 – Торово, 3 – Любец, 4 – Мякса, 5 – Волжский плес

Выборки рыбы из разных районов водохранилища отличались не только содержанием антител, но и числом рефрактерных особей, в сыворотке которых фенол- и нафталинсвязывающие антитела отсутствовали. При этом в 1988 г. рефрактерных особей было существенно больше – как выше г. Череповца, так и вблизи него. Различие в уровне содержания антител за период наблюдений может быть связано с их разрушением в организме рыб, прекращением поступления соединений фенола и нафталина в водоем или гибелью пораженных особей.

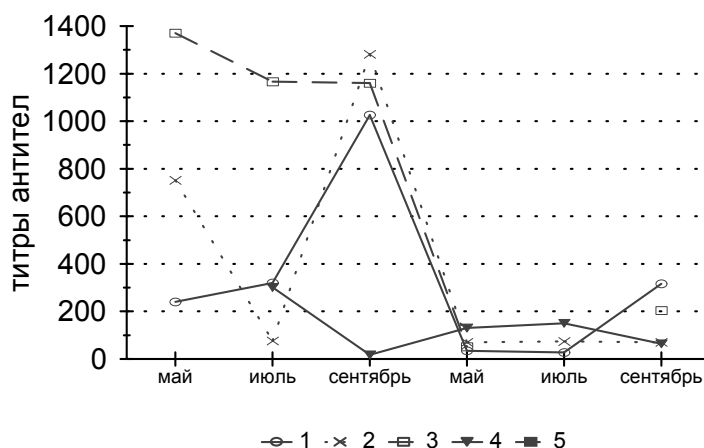


Рис. 9.5. Содержание антител к фенолу в сыворотке крови леща из разных участков Рыбинского водохранилища в 1987-1988 гг.:

1 – Кабачино, 2 – Торово, 3 – Любец, 4 – Мякса, 5 – Волжский плес

Таким образом, аварийный сброс отходов промышленных предприятий зимой 1987 г. оказал существенное влияние на иммунную систему рыб. Рыбы, обитающие в районе поступления сточных вод и за его пределами, отреагировали снижением функционального состояния неспецифических факторов иммунитета, синтезом неполных антител к фенолу и нафталину, интенсивным образованием пигментов истощения или гранул липофусцина в иммунокомпетентных органах, явлениями цирроза и скоплением в липофусциновых гранулах токсических соединений – фенола, свинца и мышьяка. Наличие токсических веществ в иммунокомпетентных органах, признаки цирроза печени, уменьшение индекса органов лимфо-миелоидного комплекса (почки, селезенки) свидетельствуют о снижении устойчивости рыб к инфекционным и инвазионным болезням.

2.3.2. Оценка отдаленных последствий влияния загрязнения отходами промышленных предприятий г. Череповца на иммунный статус рыб

В целях оценки последствий влияния сточных вод промышленных предприятий г. Череповца проведен анализ состояния иммунной системы леща, плотвы, синца, щуки и судака, выловленных в Волжском, Моложском и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища за период 1987–1998 гг. Состояние иммунной системы рыб оценивали по данным анализа функциональных и структурных показателей. Функциональное состояние иммунной системы тестировали по киллерной функции сыворотки крови, состоянию антиоксидантной системы, содержанию неспецифических иммунных комплексов, интенсивности зараженности эктопаразитами, содержанию токсикантреагирующих антител к полиароматическим углеводородам и фенолу, а структурное – по составу лейкоцитов и ультратонкому строению иммунокомпетентных клеток тканей и органов.

Проведенные исследования показали, что рыбы из Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (районов поступления сточных вод) отличались от таковых из Моложского и Волжского плесов более низкими величинами БАСК, более высоким уровнем содержания циркулирующих иммунных комплексов, токсикантреагирующих антител, перекисного окисления липидов и перекисного гемолиза эритроцитов, частотой встречаемости сегментоядерных нейтрофилов и эозинофилов, а также цитопатологическими изменениями иммунокомпетентных клеток, тканей и органов (табл. 9.19). Лещи, выловленные в Шекснинском плесе, отличались большей степенью поражения кожи эритродерматитом (краснухоподобной болезнью) и присутствием язв неизвестной этиологии.

Кроме того, был проведен анализ частоты встречаемости иммунореактивных особей с высоким уровнем БАСК (ИМР) и иммунодефицитных рыб, сыворотка которых не обладала киллерными функциями по отношению к тест-микробам (ИМД). Оказалось, что доля ИМД-особей в выборках лещей из районов Мяксы, Любца и

Ягорбы (Шекснинский плес) составляла 80, 50 и 60% соответственно, тогда как в выборках Волжского и Моложского плесов выявлено всего 30 и 15% ИМД-особей соответственно.

Таблица 9.19

Состояние иммунной системы леща Рыбинского водохранилища

Показатели	Место вылова рыб				
	Волжский плес (Шумаровские о-ва)	Моложский плес (Первомайка)	Шекснинский плес		
			Ягорба	Мякса	Любец
БАСК, %	45.6	70.0	30.8	12.5	40.1
ЦИК, усл. ед.	24.0	15.0	25.0	48.0	39.0
Антитела:					
к нафталину	1:114	1:68	1:320	1:640	1:160
к фенолу	1:320	1:160	1:640	1:1200	1:260
ПГЭ, %	—	15.5	—	25.8	27.8
ПОЛ, %	—	13.7	—	33.4	29.0
Частота встречаемости:					
нейтрофилов, %	3.5	2.0	7.2	10.4	3.4
эозинофилов, %	2.2	1.0	5.0	6.1	6.4

Примечание. Уровень антител выражен в титрах разведения сыворотки крови.

Сравнение исследуемых иммунологических признаков за последние 10–15 лет показало, что состояние иммунной системы леща в данном районе постепенно улучшается. Однако у рыб Шекснинского плеса этот процесс идет крайне медленно, судя по частоте встречаемости ИМД-особей и доле рыб с высоким уровнем токсикантреагирующих антител (ТРА) к полиароматическим углеводородам – нафталину и фенолу (ПАУ) (табл. 9.20).

Таблица 9.20

Динамика изменения доли иммунодефицитных особей в выборках леща Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища

Исследуемый признак	1987 г.	1988 г.	1990 г.	1995 г.	1996 г.	1997 г.	1998 г.
ИМД	70.0	30.0	86.0	65.0	85.0	75.0	68.0
ТРА к ПАУ	90.2	70.7	85.0	30.0	58.0	41.0	30.0
ТРА к фенолу	100.0	98.0	68.0	50.5	47.2	27.4	18.9

Примечание. ТРА – токсикантреагирующие антитела, ПАУ – полиароматические углеводороды.

Повышенная частота встречаемости ИМД-особей, а также рыб с дефицитом антиоксидантной системы и цитопатологическими изменениями (автолиз митохондрий, дегрануляция специфических гранул в гранулоцитах и т.д.) в выборках леща Шекснинского плеса свидетельствует о том, что условия их обитания следует считать относительно неблагоприятными для сохранения индивидуальной целостности организма и поддержания устойчивости рыб к инфекционным болезням.

Об этом, в частности, свидетельствуют данные по многолетней динамике БАСК и циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) (рис. 9.6, 9.7). Низкие величины БАСК и высокий уровень ЦИК у рыб из Шекснинского плеса свидетельствуют о присутствии в воде иммуносупрессивных факторов, отрицательно влияющих на функциональное состояние гуморальных факторов иммунитета.

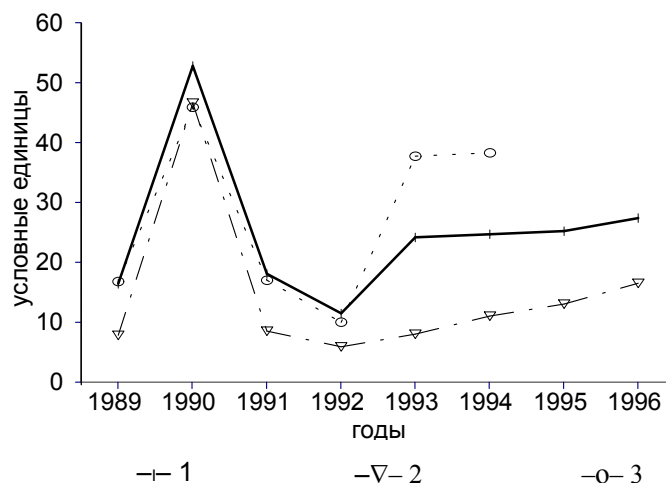


Рис. 9.6. Особенности многолетней динамики содержания циркулирующих иммунных комплексов у леща Рыбинского водохранилища: Плеса: 1 – Волжский; 2 – Моложский; 3 – Шекснинский

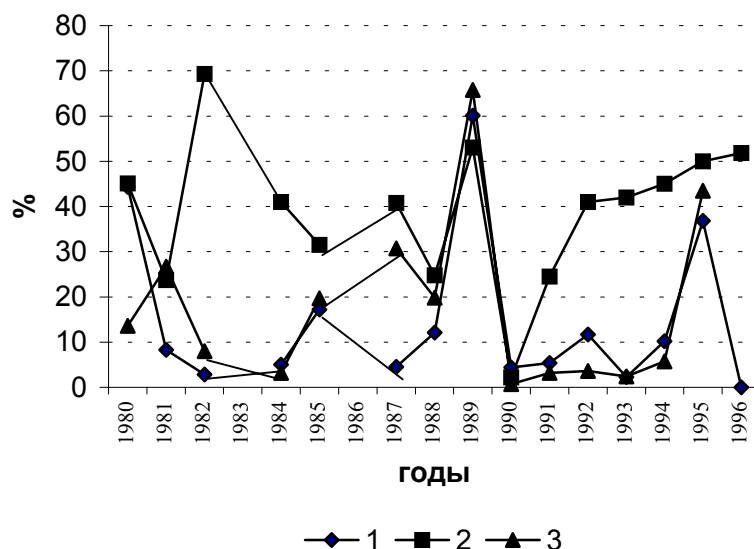


Рис. 9.7. Многолетняя динамика БАСК у леща Рыбинского водохранилища:
Плесы: 1 – Волжский; 2 – Моложский; 3 – Шекснинский

2.3.3. Иммунофизиологическое состояние рыб из закисленных водоемов Дарвинского заповедника

Закисление поверхностных вод в результате воздействия кислотных атмосферных осадков изменяет структуру сообществ в водных экосистемах, включая конечное звено трофической цепи – рыб. Снижение уровня pH в реках и озерах приводит к подавлению процессов дыхания, нарушает водно-солевой обмен и кислотно-щелочное равновесие у рыб. Ацидные водоемы населены в основном окунем и щукой. Физиолого-биохимические изменения, происходящие в организме этих видов рыб под воздействием закисления, практически не исследованы.

Для оценки характера реагирования иммунной системы рыб на закисление среды и ее роли в реализации адаптационных процессов проведено исследование иммунологического состояния окуней *Perca fluviatilis* L., обитающих в озерах Дарвинского заповедника, по БАСК, составу и структуре лейкоцитов, индексам и структурной организации иммунокомпетентных органов (Балабанова, Лапирова, 1994; Заботкина, 1999).

Работа была проведена на четырех озерах Дарвинского заповедника: нейтральном темноводном (Хотавец), ацидном светловодном (Мотыкино) и ацидных темноводных (Дубровское и Утешково). В течение всего срока наблюдений значения индексов селезенки и печени варьировали в широком диапазоне. Это, вероятно, связано с изменениями физиологического состояния рыб под действием факторов окружающей среды в различные периоды жизненного цикла. Как правило, индексы иммунокомпетентных органов у рыб из нейтрального озера были выше. При анализе средних значений этих индексов у рыб из оз. Хотавец и особями из водохранилища (по селезенке 0.12 и 0.13, по печени 1.89 и 1.76 соответственно) выявлено отсутствие различий между ними. Окунь же из озера Дубровское и Мотыкино имели достоверно более низкие уровни анализируемых показателей: по селезенке 0.090 и 0.091, по печени 1.29 и 1.14 соответственно. Таким образом, снижение значений индексов внутренних органов, по-видимому, отражает степень кислотного воздействия на рыб.

Средние значения БАСК у рыб из разных озер различались слабо, но были значительно ниже контрольных. Число иммунореактивных (ИМР) особей во всех озерах было почти одинаковым и достоверно ниже средних контрольных значений. Эти данные хорошо согласуются с ранее опубликованными материалами о снижении или полном отсутствии БАСК у карпов, содержащихся в кислой среде (Микряков и др., 1984).

Изучение состава лейкоцитов окуня из озер с низкими уровнями pH показало, что по ряду рассматриваемых параметров рыбы из озер достоверно отличались от контрольных (рис. 9.8). Содержание лимфоидных клеток в печени, селезенке и периферической крови было ниже, а в почках – выше, чем в контроле. В клетках макрофагального ряда данная тенденция оказалась сходной для всех изученных органов – содержание этих клеток у окуней из озер было достоверно выше, причем наиболее низкими были показатели у окуней из ацидного темноводного озера. Это позволяет предположить существование адаптационных изменений, в частности, более активную утилизацию поврежденных элементов тканей. Увеличение числа тканевых макрофагов и меланомакрофагальных центров при неблагоприятных условиях среды отмечалось ранее (Naarante et al., 1996). Аналогичная тенденция наблюдалась и в отношении динамики содержания эозинофилов. Следует отметить снижение количества нейтрофилов у рыб из озер. Исключение составляет лишь достоверное повышение их содержания в печени рыб из темноводного ацидного озера. Содержание сегментоядерных форм нейтрофилов во всех исследованных органах (кроме селезенки) было выше у рыб из ацидного светловодного озера, а у рыб из темноводного ацидного озера наблюдалась обратная картина.

Сравнение доли различных типов клеток ретикулолимфоидной ткани у окуней, обитающих в водоемах разной кислотности, позволяет предположить, что иммунная система рыб из закисленных озер находится в угнетенном состоянии. Об этом свидетельствует и снижение доли лимфоидных клеток, ответственных за синтез антител и формирование иммунологической памяти. Увеличение доли эозинофилов отмечалось при развитии местных воспалительных процессов, а также при паразитарном заражении (Пронина, Пронин, 1988). М.С. Галина (1993) при исследовании кумжи из закисленных и известковых вод отмечала увеличение относительного количества полиморфноядерных лейкоцитов у рыб из закисленных водоемов.

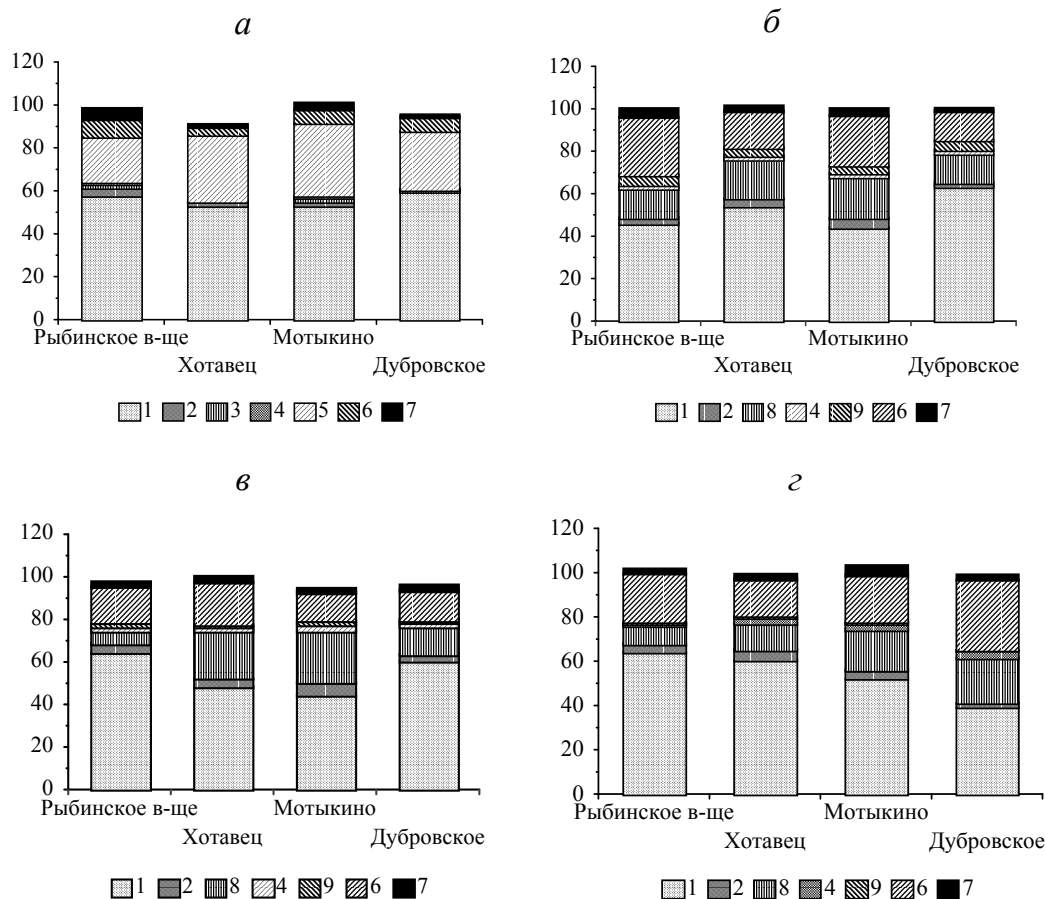


Рис. 9.8. Соотношение различных форм лейкоцитов речного окуня *Perca fluviatilis* L. из водоемов с различным уровнем pH: *a* – периферическая кровь; *б* – почки; *в* – селезенка; *г* – печень. 1 – лимфоциты, 2 – моноциты, 3 – гемобласты, 4 – эозинофилы, 5 – тромбоциты, 6 – палочкоядерные нейтрофилы, 7 – сегментоядерные нейтрофилы, 8 – макрофаги, 9 – плазматические клетки

Была изучена также ультраструктура иммунокомпетентных клеток – лимфоцитов, плазматических клеток, макрофагов и гранулоцитов. Окунь, выловленные в кислых озерах, практически не отличались от рыб из Рыбинского водохранилища по тонкому строению малых лимфоцитов, и только в некоторых клетках у особей из кислых озер регистрировалось набухание и разрушение митохондрий. В июле у окуня из оз. Хотавец (в отдельных плазматических) и из озер Мотыкино и Дубровское (в большинстве плазматических) наблюдали набухшие митохондрии. Их внутренняя структура была частично деградирована, мембраны крист выглядели растворенными среди просветленного матрикса. Особенно ярко эти явления были выражены в незрелых плазматических клетках типа плазмобластов у окуней, выловленных в кислых озерах. В цитоплазме макрофагов, помимо обычных органелл, содержался фагоцитированный материал, нередко целые клетки. У окуней из озер Мотыкино и Дубровское в цитоплазме макрофагов встречались митохондрии с деградированной внутренней структурой.

При электронно-микроскопическом исследовании у окуня были ясно различимы два типа гранулоцитов, по аналогии с млекопитающими они отнесены к нейтрофилам и эозинофилам. Нейтрофилы у окуней из всех водоемов имели сходное тонкое строение. Эозинофилы этих рыб из всех трех озер Дарвинского заповедника, в отличие от таковых из водохранилища, содержали некоторое количество деструктурированных гранул, которые увеличивались в размерах. Содержимое гранул становилось рыхлым, а некоторые из них были почти полностью опустошены.

Обнаружены заметные изменения ультраструктуры органелл ряда иммунокомпетентных клеток у рыб из озер Дарвинского заповедника. Наблюдалось набухание митохондрий, разрушение крист, просветление мат-

рикса, образование вакуолей в плазматических клетках в результате истощения интенсивно функционирующих структур клетки. Как было отмечено рядом авторов (Кондрашова, 1971; Митин, 1967; Машанский и др., 1979; Струков, Митин, 1971), измененное состояние митохондрий может служить чувствительным показателем состояния клетки, поскольку между структурой и функциями существует тесная взаимосвязь, и при разрушении митохондриальных мембран снижается количество синтезируемой АТФ.

Деструкция гранул в эозинофилах карпа наблюдалась ранее (Балабанова, Заботкина, 1988) как неспецифическая реакция на иммунизацию, а также при содержании рыб в неблагоприятных условиях, а именно – в декальцинированной среде или при повышенном содержании ионов аммония (Балабанова, 1988, 1989). Возможно, воздействие закисленной воды на окуней является для гранулоцитов фактором, стимулирующим использование ферментов гранул при фагоцитозе разрушающихся клеток. По-видимому, этот процесс более интенсивен у окуней из закисленных озер, чем у контрольных рыб.

У окуней из кислых темноводных озер обнаружено активное выделение секрета гепатоцитов в пространство синусоидов печени, что позволяет предположить активизацию синтеза липопротеинового комплекса сыворотки крови, поскольку печень является основным местом синтеза альбумина и липопротеидов (Хэм, Кормак, 1983). Этот факт свидетельствует о стрессовом состоянии организма рыб, которое сопровождается сменой углеводного типа обмена на липидный (Панин, 1983), косвенным подтверждением чего можно считать уменьшение количества гликогеновых гранул как в гепатоцитах печени, так и в полиморфноядерных лейкоцитах.

Таким образом, данные исследований по воздействию низких pH воды на иммунную систему рыб, позволяют сделать вывод об угнетении гуморального звена иммунитета у окуней из кислых озер, проявляющемся в более низких значениях БАСК и снижении числа иммунореактивных особей по сравнению с контролем. У рыб из озер, особенно закисленных, наблюдаются изменения тонкого строения некоторых органелл (митохондрий в лимфоцитах и плазматических клетках, специфических гранул эозинофилов), а также структуры печени по сравнению с контролем. Относительная масса печени и селезенки окуней из кислых озер (Дубровское и Мотыкино) достоверно ниже, чем у рыб из водохранилища.

Следует учитывать и тот факт, что в ряде озер с низким уровнем pH (Утешково, Дубровское) содержание ртути в воде в несколько раз выше, чем в близко расположенных водоемах с нормальной кислотностью воды. Повышенные концентрации ртути обнаружены и в рыбе из этих озер (Haines et al., 1992). По мнению ряда авторов, метилированная ртуть (в такой форме она накапливается в тканях) оказывается более токсичной для организма, чем ее неорганические соединения (Hilmy, Shabana, Saied, 1980). Вероятно, в этом случае следует говорить о сочетанном влиянии низких pH и ртути на организм рыб.

Таким образом, проведенные исследования реакций иммунной системы рыб на техногенное загрязнение воды отходами промышленных предприятий г. Череповца и закисление среды позволили установить разнообразие изменений, происходящих в иммунном статусе рыб. Анализ полученных материалов показал, что у рыб, подвергающихся воздействию техногенного загрязнения и обитающих при низких значениях pH воды, изменяются функциональные и структурные показатели состояния иммунной системы. Независимо от природы возмущающего экологического фактора в популяциях рыб увеличивается доля особей, иммунодефицитных по БАСК, а также рыб с низким уровнем активности киллерных свойств сыворотки крови. Появление особей с пониженными величинами БАСК свидетельствует о глубоких нарушениях гуморального звена иммунитета, происходящих под влиянием техногенного загрязнения и закисления среды. По-видимому, это обусловлено супрессией синтеза отдельных компонентов гуморальных факторов иммунитета (лизоцима, пропердина, комплемента и других иммунологически активных структур) и разрушением клеток, осуществляющих их синтез.

Исследованиями структурной организации иммунной системы (состава лейкоцитов, структурной организации иммунокомпетентных клеток, тканей, органов) показано, что под влиянием исследуемых антропогенных факторов нарушается соотношение между отдельными типами иммунокомпетентных клеток, усиливаются пролиферативные и иммунопатологические процессы.

У рыб, обитающих в зоне интенсивного антропогенного воздействия, в составе лейкоцитов изменяется соотношение между лимфоцитами и гранулоцитами, представленными нейтрофилами и эозинофилами: доля лимфоцитов снижается, а нейтрофилов и эозинофилов увеличивается. У окуней из кислых озер Дарвинского заповедника и у лещей из Шекснинского плеса отмечено повышение доли сегментоядерных нейтрофилов и эозинофилов по сравнению с рыбами из нейтральных по pH или чистых вод. Следует отметить, что изменения в составе лейкоцитов у леща Шекснинского плеса были менее значительными, чем у окуней из кислых озер. Сходный характер изменений в составе лейкоцитов рыб отмечен у молоди ленского осетра *Acipenser baeri* Brandt (Микряков, Лапирова, 1997а,б), а также у двухлетков карпа и карася при воздействии на рыб солей тяжелых металлов (ионов кадмия, меди и ртути) и карбофоса в условиях хронического эксперимента. Обнаруженные в составе лейкоцитов сдвиги свидетельствуют, что рыбы реагируют на влияние антропогенных факторов супрессией лимфопоэза и стимуляцией миелопоэза. Вероятно, это обусловлено изменением темпов дифференцировки клеток лимфоидного, миелоидного и плазматического рядов. Уменьшение доли лимфоцитов свидетельствует о снижении интенсивности образования клеток, осуществляющих надзор за биологическим постоянством внутренней среды и распознавание «своего»–«чужого», что приводит к усилению аутоиммунных процессов. Последнее подтверждается данными исследований состояния иммуноцитов, тканей и органов лимфоида (почек, селезенки и печени) и образования токсикантреагирующих антител. При изучении ультраструктурной организации иммунокомпетентных клеток выявлены иммуноциты с автолизом

митохондрий, дегрануляцией специфических гранул в гранулоцитах. В макрофагах отмечено скопление липофусциновых и меланиновых гранул, а в тканях и органах усиливаются процессы лизиса, некроза и цирроза лимфоидной ткани, приводящие к снижению функции иммунной системы.

Наиболее яркие изменения в состоянии клеток и тканей выявлены в печени, выполняющей функцию нейтрализации ксенобиотиков, а также в почках и селезенке рыб. Обнаруженные нарушения структуры митохондрий в иммунocyтах позволяют предположить снижение кислородзависимой функции клеток и увеличение процессов перекисного окисления липидов у рыб, подвергшихся техногенному загрязнению и закислению среды. Интенсификация образования липофусциновых гранул в иммунокомпетентных тканях и органах и замещения их фибробластами свидетельствуют об усилении процессов старения рыб.

В заключение следует отметить, что под влиянием антропогенных факторов техногенного происхождения в организме рыб нарушается структурно-функциональная организация как всей иммунной системы, так и ее отдельных компонентов, в частности, клеточных и гуморальных факторов иммунитета. Интенсивность проявления дестабилизационных процессов зависит от силы и происхождения воздействующего фактора. Снижение доли содержания ИМД по БАСК и токсикантреагирующим антителам особей в популяциях рыб Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, обнаруженное за последние годы, свидетельствует о снижении техногенной нагрузки со стороны промышленных предприятий г. Череповца на Рыбинское водохранилище и улучшении качества вод.

3. Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ

3.1. Уровенный режим

Характер колебаний уровня воды в водохранилищах и естественных водоемах значительно различается. В водохранилищах уровень регулируется человеком и теряет свой естественный ход, поэтому на многие десятилетия растягиваются процессы формирования береговой линии, биотопов дна, зарослей и становление сообществ животных, связанных с грунтом и прибрежной зоной.

Годовые колебания уровня на водохранилищах Верхней Волги достигают 6–8 м, тогда как в естественных озерах этого бассейна они не превышают 1.22 м (оз. Плещеево), 1.00 м (оз. Глубокое Московской обл.), 0.15 м (оз. Белое, до 1963 г.). В целях судоходства и водопользования на Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах, имеющих протяженные речные участки, уровень в течение лета поддерживается на одной отметке; в озеровидном Рыбинском водохранилище уровень падает в течение периода открытой воды. При этом обнажаются обширные площади мелководий.

Наибольшие отличия хода уровня от естественного проявляются в его глубокой зимней сработке в конце ледостава. В естественных водоемах в подледный период уровень воды практически не меняется. В водохранилищах зимняя сработка уровня, его быстрый весенний подъем и быстрое преждевременное (для развития биоценозов и нереста рыб) падение – наиболее неблагоприятные периоды для биоты. Аномальный ход уровня не только отрицательно воздействует на планктон, бентос, заросли и рыб, но и на их биотопы, не позволяя им стабилизироваться. При минимальном уровне летом и осенью продолжается размыв возвышений дна, что вызывает погребение окружающих биоценозов материалами размыва. В период наиболее высокого весеннего уровня подвергается разрушению береговая линия, особенно у отвесных берегов, при этом большие количества наносов поступают на прибрежные биоценозы.

Скорости течения и кислородный режим зависят от глубины зимней сработки уровня. На Ивановском водохранилище, в прибрежной зоне которого развит обширный пояс водной растительности, зимнее падение уровня на 5–6 м вызывает отток бедной кислородом воды с мелководий в русловую часть, заморные явления, миграции рыб, гибель донных биоценозов. После 1970 г. зимняя сработка уровня была уменьшена на 2 м. Кроме того, с пуском Конаковской ГРЭС образовалась большая полынья, что улучшило кислородный режим.

В Рыбинском водохранилище при зимней сработке уровня заморные явления наблюдаются локально: вблизи Центрального мыса, по руслу р. Яны, в устьях малых рек, берущих начало в верховых болотах (Волга и ее жизнь, 1978). В руслах рек Главного плеса дефицит кислорода у дна развивается в связи с микробиологическими процессами (окислением метана и т.д.). При падении уровня слой воды, лишенной кислорода, расширяется (Ривьер, 1986). В период зимней сработки уровня проточность по руслам рек сильно возрастает. Сначала разрушаются, уносятся течением зимние планктонные сообщества, наибольшее развитие которых наблюдается в конце подледного периода (конец февраля–апрель). Подобные явления прослеживаются в русле р. Мологи и затопленных озерах (например, оз. Кибитском) в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1986). На Ивановском водохранилище при зимней сработке скорости течения в Волжском плесе так велики (около 1 м/с), что из наилка выносятся не только покоящиеся стадии зоопланктеров, но, вместе с илом, и донные организмы.

Ход уровня в период наполнения водохранилища значительно влияет на развитие биоты в течение года. В Рыбинском водохранилище зона, обсохшая к осени и зимующая только под снегом (зона 1), наименее пригодна для жизни как наземных животных, так и гидробионтов; ее площадь огромна, в среднем 694 км² (Буторин и др., 1982 в). Следующий горизонт прибрежья – зона зимнего осушения (зона 2), которая зимует, покрытая льдом и

снегом. Промерзание грунтов здесь незначительно, и частично сохраняются донные биоценозы; площадь этой зоны около 1200 км². Весной при подъеме уровня большое значение имеет поступление воды либо на оттаявший грунт, либо на промерзший, покрытый льдом. На оттаявшем, прогревом побережье при его затоплении температура быстро растет, наблюдаются активный нерест рыб и интенсивное развитие планктона. При поступлении воды на промерзший грунт все гидробиологические процессы замедляются, нерест рыб малоэффективен. В первом случае интенсивное развитие гидробионтов и благоприятные условия для мальков рыб могут смениться неблагоприятным периодом при быстром весеннем падении уровня или, наоборот, его вторичном подъеме. Во время падения уровня частично обсыхает икра, погибают гидробионты. При анализе многолетних наблюдений такая ситуация на Рыбинском водохранилище наблюдается в 22% случаев. Вторичный подъем уровня, наблюдающийся в 30% случаев, сопровождается снижением температуры воды и «разбавлением» прибрежного планктона, когда с ростом глубины и удаленности от берега икра и мальки попадают в неблагоприятные условия (Авакян, Ривьер, 2000; Ривьер, 1998).

Обсыхание мелководных участков (зона 1) во второй половине лета, зарастание их наземной растительностью, а затем затопление на следующий год создают особенно благоприятные условия для нереста фитофильных рыб, а также для развития зоопланктона благодаря разложению растительности и образованию детрита (Столбунова, 1976). Эти условия, которые определяют урожайные поколения фитофильных рыб, откладывающих икру на растительность, выражены в 42% случаев. Благоприятными для нереста рыб оказываются годы с высоким подъемом уровня после 1–2 лет его последовательного снижения, после которых образуется большое количество детритной пищи. При этом избыток детрита прослеживается по высоким биомассам зоопланктона и зообентоса не только в прибрежной, но и в открытой зоне водохранилища. Такие условия наблюдались относительно редко, всего в 11.5% случаев (1961, 1966, 1974, 1990 гг.). В эти годы регистрировались урожайные поколения рыб (Кудерский, 1992), а также повышенные показатели зоопланктона и зообентоса (Ривьер и др., 1982).

Обширные площади залитой суши были характерны для первых лет существования водохранилищ. Именно наличие нерестилищ и обилие пищи для детритофагов – планктонных и бентосных форм, а не количество рыбопроизводителей обеспечило появление необычайно урожайных поколений фитофильных рыб в первые два года существования волжских водохранилищ (Волга и ее жизнь, 1979; Ильина, Небольсина, 1976; Кудерский, 1992; Рыбинское водохранилище..., 1972).

В Рыбинском водохранилище летнее падение уровня, а затем продолжающееся его снижение подо льдом приводит к обеднению донной фауны. В ней представлены два вида хирономид («мотылей») – крупный *Lipiniella arenicola*, образующий 90–95% биомассы, и мелкий – *Cladotanytarsus* gr. *mancus*. Олигохеты и моллюски отсутствуют. *L. arenicola* при уходе воды мигрирует в грунт, иногда глубже 1 м, *Cladotanytarsus*, наоборот, всплывает и отступает вместе с водой (Бородич, 1974; Щербина, 1993). Липиниелла на 70–80% потребляется куликами. Среди мейобентоса доминируют молодые личинки *C.* gr. *mancus*, составляющие около 80% биомассы, средние величины которой не превышают 1.2 г/м³ (Гусаков, 1993), что значительно ниже минимальных потребностей рыб.

В водохранилищах с постоянным летним стоянием уровня некоторые виды олигохет и моллюсков успевают заселить прибрежную зону и к осени встречаются в составе донных сообществ. Однако в период зимней сработки лед ложится на дно, и эти формы отмирают или вымываются при его таянии. В Ивановском водохранилище на мелководьях до 2–3 м, осушаемых зимой, доминируют формы «первичного бентоса» – «мотыли» (Ивановское водохранилище..., 1978; Поддубная, 1974). Летнее обсыхание прибрежной зоны в наибольшей степени сказывается на развитии макрофитов. До конца 60-х годов в Рыбинском водохранилище еще сохранялись изрезанность береговой линии и остатки сухостойных лесов. В таких условиях были распространены погруженные и свободноплавающие водные растения (например, рдесты, кубышки). В дальнейшем стали преобладать воздушно-водные растения с мощной корневой системой, приспособленные к летнему падению уровня (Ляшенко, 1995).

В Ивановском водохранилище с постоянным летним уровнем, большим количеством притоков, изрезанной береговой линией развиты все типы водной растительности. В наиболее сильно заросших заливах заросли макрофитов настолько плотны, что наблюдается интенсивное образование сплавин (Экзерцев и др., 1990). В густых зарослях при сплавинообразовании условия обитания резко ухудшаются как для рыб, так и для беспозвоночных у дна и в толще воды (Столбунова, Столбунов, 1980). Это связано с заморными явлениями, плохим качеством воды, образованием метана и сероводорода.

3.2. Эвтрофирование

Эвтрофирование водоема прослеживается по состоянию зоопланктона и проявляется в снижении количества доминирующих видов, преобладании ветвистоусых и коловраток над веслоногими с длинными циклами развития, размножении более мелких форм среди первых двух групп, значительном преобладании летней биомассы над зимней, исчезновении двувёршинности на кривой сезонной динамики численности, увеличении общей биомассы, замене видов олигосапробов α – β -мезосапробами и т.д. (Андроникова, 1996). Многолетние ряды наблюдений за зоопланктоном Ивановского и Рыбинского водохранилищ позволяют проследить этапы процесса эвтрофирования в этих водоемах.

В Иваньковском водохранилище эвтрофирование прослежено по многим показателям: редкими стали крупные виды копепод и ветвистоусых: *Eudiaptomus*, *Cyclops kolensis*, *Heterocope*, *Bythotrephes*, *Bosmina longispina* и, наоборот, широкое распространение получили мелкие виды ветвистоусых и коловраток (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, коловратки рода *Brachionus*). С конца 70-х годов снизилась роль коловратки-олигосапроба *Kellicottia*, в то время как α -мезосапроб *Brachionus calyciflorus* значительно увеличил свою численность (Столбунова, 1996а, 1999). Сезонная динамика чаще представлена одновершинной кривой с большим подъемом биомассы летом. Общая биомасса зоопланктона постоянно возрастает (Иваньковское водохранилище..., 1978; Ривьер, Литвинов, 1996; Столбунова, 1996а, 1999). Повышение численности *Chydorus sphaericus* связано с увеличением количества крупных колоний синезеленых водорослей (*Microcystis*), которые хидорус использует как субстрат. Возрастание разнообразия и биомассы синезеленых в Иваньковском водохранилище также свидетельствует об его эвтрофировании (Корнева, Соловьева, 1996). Основная часть эвтрофирующих веществ поступает в Иваньковское водохранилище со стоками г. Твери. На расстоянии 30 км ниже города и до Мошкovichского залива (менее 70 км) на участке площадью около 85 км² отмечаются самые высокие по водохранилищу биомассы зоопланктона (5–10 г/м³) (Ривьер, Литвинов, 1996). Перед плотиной биомасса снижается до 1–2 г/м³ (Столбунова, 1999).

Длительные ряды наблюдений (1956–1998 гг.) за состоянием зоопланктона Рыбинского водохранилища позволили выявить повышение количества зоопланктона и смену видов олигосапробов на α – β -мезосапробы, что свидетельствует об эвтрофировании водоема. Значительно уменьшилась роль олигосапроба коловратки *Kellicottia*, возросла роль видов рода *Brachionus*, массовых в Волжском, а теперь и Шекснинском плесах, где встречены 4 вида этого рода, характерные для эвтрофных вод (Ривьер, 1990; Ривьер, Литвинов, 1996). В последние десятилетия среди ракообразных наблюдается преобладание ветвистоусых, а среди ветвистоусых – более мелких форм (босмин над дафниями). Это явление прослеживается по всем станциям Волжского и Главного, а также на границе последнего с Моложским и Шекснинским плесами (табл. 9.21).

Таблица 9.21

Доля *Bosmina longispina* в общей биомассе зоопланктона в Рыбинском водохранилище (сентябрь 1992 г.)

Показатели	Волжский плес		Главный плес		Участки на границах плесов		Среднее по водохранилищу
					Моложского и Главного	Шекснинского и Главного	
	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Брейтово	Средний Двор	
Общая биомасса, г/м ³	1.20	2.10	1.26	1.26	2.30	1.84	1.73
Биомасса <i>B. longispina</i> , г/м ³	0.86	1.40	1.03	1.10	1.90	1.60	1.40
Отношение биомассы <i>B. longispina</i> к общей, %	71.60	66.70	81.70	87.30	82.60	86.90	80.10

Особенно интенсивно процесс эвтрофирования проявляется в Шекснинском плесе ниже г. Череповца. Эвтрофная зона располагается на расстоянии 20–35 км от города, ее площадь около 150–180 км². Здесь отмечены наибольшие по водохранилищу биомассы зоопланктона 5–8 г/м³. Южные районы Шекснинского и Главного плес сохраняют уровень зоопланктона, близкий к среднемуголетнему (1–2 г/м³).

Исследования в Иваньковском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах показали, что дополнительное поступление органических и биогенных веществ в районах промышленной и сельскохозяйственной деятельности человека, как правило, стимулирует развитие сообщества мейобентоса. Повышение трофности донных биотопов способствует формированию более сложных пищевых цепей, что отражается и на мейобентосе, как одном из их звеньев. Такая картина наблюдается в устьях притоков водохранилищ, вблизи городов, ферм и т.д. Здесь видовое богатство, численность и биомасса мейобентоса в большинстве случаев заметно выше, чем на сходных биотопах, удаленных от мест поступления органических веществ. Однако чрезмерное накопление последних угнетает сообщество и приводит к высокой степени доминирования видов, наиболее устойчивых к подобным условиям.

Таким образом, в верхневолжских водохранилищах реакция мейобентоса на эвтрофирование в общих чертах соответствует «основному правилу продуктивности донной фауны» (Жадин, 1940): умеренное накопление органики действует на сообщество положительно, а избыточное – снижает разнообразие и увеличивает степень доминирования отдельных видов.

В эвтрофируемых водоемах значительно изменяется зоофитос. При эвтрофировании водохранилищ наблюдаются процессы уплотнения зарослей, увеличения заболачиваемых площадей, образования сплавин (Экзерцев и др., 1990). Так, в Иваньковском водохранилище на заболачиваемых участках в густых зарослях телореза над глубинами 70–90 см сообщества, состоящие из 53 видов, образовывали биомассу 16.3–53.5 г на 1 кг веса растений. Среди них 11–15 видов, принадлежавшие к бентосному пелофильному комплексу (олигохеты - тубифициды и хирономиды), составляли 59–80% биомассы, потеснив истинных фитофилов. Таким образом, в условиях

дефицита кислорода и накопления взвеси на растениях (образуется как бы «второе дно»), и наблюдается своеобразная трансформация зарослевых биоценозов.

Стоки с ферм в проточных системах оказывают различное влияние на количественное развитие сообществ зарослей макрофитов. На участках, где нарастает фитомасса, увеличивается площадь распространения макрофитов, регистрируется увеличение количества видов и повышение их численности. Биомасса на 1 кг веса растений может снижаться, так как биоценоз в условиях проточности все еще остается ненасыщенным.

Анализ трофической структуры консорциев при антропогенном загрязнении водотоков и озер показывает, что за счет водорослевых, микробных и грибных обрастаний макрофитов увеличивается доля консортов второго порядка (первичные и вторичные фильтраторы, соскребыватели и обгрызватели). При постоянно действующем экстремальном загрязнении наблюдается постепенная деградация сообществ зарослей, проходящих следующие стадии: увеличение доли хищников и паразитов (консорты 4 порядка); доминирование консортов третьего порядка: детритофагов – нематод и полисапробов – олигохет, а также организмов активного ила. Полное исчезновение субстрата – самих макрофитов – влечет за собой гибель сообщества.

3.3. Загрязнение

3.3.1. Зоопланктон и зообентос

Наиболее хорошо изучен состав загрязняющих веществ и реакции на них биоты в стоках городов Твери и Череповца. Сточные воды г. Твери поступают в речной плес Ивановского водохранилища, где весной на протяжении 1–1.5 мес. сохраняются скорости течения до 1 м/с, а летом – до 0.4–0.5 м/с. Сточные воды, объем которых составляет 140–170 млн. м³/год при расходе 2.3 м³/с, в месте их поступления разбавляются стоком Волги в 70–75 раз. В точке выхода стоков в устье ручья Перемерка и затем по правому берегу на расстоянии до 4 км продвигаются слабо разбавленные сточные воды, поступающие непосредственно из очистных сооружений. В этих водах регистрируется огромное количество специфических микроорганизмов: сапрофитов (на 2 порядка выше нормы), фенолоксилирующих, сульфатредуцирующих и окисляющих нефтепродукты бактерий (на 1–2 порядка выше нормы). В то же время, фотосинтез (первичная продукция) здесь на порядок ниже нормы, поскольку прозрачность не превышает 20 см. Концентрация кислорода падает практически до нуля, а содержание загрязнителей – общего азота, общего фосфора и тяжелых металлов (цинка, никеля) – достигает максимальных величин. Электропроводность на этом участке водохранилища вне зоны влияния стоков составляет около 140 мкСм/см, а в зоне выхода сточных вод – 1800 мкСм/см. В таких условиях естественная фауна существовать не может; здесь в огромных количествах – до 4 млн. экз./м³ при биомассе 20–30 г/м³ – обнаруживаются виды из очистных сооружений (*Lecane bulla*, представители рода *Brachionus*), характерные для высокоминерализованных, солоноватых, подогретых вод с большим количеством взвешенных органических частиц.

Эту водную массу, которая тянется сужающимся потоком вдоль правого берега на расстоянии до 30 км от точки выброса, судя по максимальным концентрациям загрязнителей и присутствию в воде только форм из очистных сооружений, можно характеризовать не просто как токсическую зону. По сути, это очистное сооружение, выдвинутое в естественный водоем. Формирование обычного зоопланктона на данном участке сдерживается малым количеством зоопланктеров, поступающих из верховьев Волжского плеса со стоком реки. На расстоянии более 30 км от устья Перемерки сточные воды, после их разбавления, перестают проследиваться по химическим показателям на всем сечении реки. Однако коловратки из очистных сооружений встречаются и ниже, вплоть до выхода масс воды из Шошинского плеса. Поступление естественного зоопланктона из чистых левобережных притоков и внесение огромных масс организмов со стоком р. Шоши придают сообществу беспозвоночных толщи воды естественные черты.

Сточные воды г. Череповца (около 144 млн. м³/год), поступающие в Шекснинский плес, по объему близки к стокам г. Твери. Они представляют собой стоки металлургических, нефтехимических, деревообрабатывающих и сельскохозяйственных предприятий, а также бытовые сточные воды. Имеется около трех точек наибольшего выброса сточных вод (реки Кошта, Шексна, Ягорба). Скорости течения в р. Шексне не превышают 0.3 м/с. Благодаря рассредоточенному выбросу и большому объему вод, принимающих стоки, максимальные концентрации загрязняющих веществ в Шекснинском плесе ниже, чем в районе выброса стоков г. Твери. Сточные воды г. Череповца отличаются высоким содержанием минеральных частиц. Прозрачность в р. Шексне вблизи выхода промышленных стоков падает почти до нуля, количество минеральной взвеси составляет около 30 мг/л.

В р. Шексну поступает обильный и разнообразный озерный зоопланктон из приплотинного участка Шекснинского водохранилища. Продвигаясь в загрязненную зону, эти чистые воды быстро утрачивают свои свойства. Они насыщаются специфической микрофлорой, минеральной взвесью, компонентами бытовых сточных вод (NH₄, Cl, Na). Интенсивное судоходство способствует внесению нефтепродуктов: углеводов, фенола, битумоидов. Весь этот комплекс загрязнений угнетающе воздействует на биоту, и прежде всего на зоо- и фитопланктон. В зоне наибольших концентраций загрязнителей фотосинтез угнетен до 57 мкг С/(л·сут), тогда как в естественных условиях его интенсивность достигает 140 мкг С/(л·сут).

Из загрязненных малых рек в черте города в р. Шексну поступают специфические виды организмов, характерные для грязных вод. Это представители родов *Brachionus*, *Moina* и др. Количество коловраток-сапробионтов вблизи выхода сточных вод составляет 1.5 млн. экз./м³. На некоторых участках реки в черте города количе-

ство видов падает до 5–7, тогда как естественное их число – около 30. Разнообразие зоопланктона снижается до 10–22% от общего списка видов, встречающихся выше города. Из планктона в первую очередь выпадают крупные ракообразные – обитатели чистых вод: *Limnoscidea*, *Heterocope*, *Bythotrephes*, крупные босмины, дафнии. Участок наибольшего угнетающего влияния загрязнений на биоту представляет собой токсическую зону площадью около 15 км², что составляет 2.5% от площади плеса. Ниже этой зоны увеличивается прозрачность воды, несколько снижается концентрация органического вещества, улучшается кислородный режим, падают концентрации тяжелых металлов, а электропроводность приближается к фоновой. Однако количество растворенного органического вещества и биогенов остается выше нормы; численность бактерий и содержание взвешенного органического вещества также превышают фоновые значения. На этой обширной акватории (150–180 км²), располагается пятно повышенных концентраций планктона: бактерий, микро-водорослей, зоопланктона, где наблюдается высокая интенсивность продукционных и деструкционных процессов (Копылов, Крылова, 1993; Корнева, 1993; Минеева, 1993; Ривьер, 1990, 1993; Ривьер, Литвинов, 1996).

Влияние на мейобентос бытовых и промышленных загрязняющих веществ, поступающих в водохранилища, прослеживается только в непосредственной близости от места их выброса. Оно проявляется в значительной деградации сообщества, очевидно, связанной с повышенной токсичностью в зоне сбросов. Так, в Ивановском водохранилище, в устье ручья Перемерка, несущего городские бытовые сбросы г. Твери, численность и биомасса мейобентоса составляли всего 1.7 тыс. экз./м² и 0.015 г/м² (сентябрь 1990 г.). Обнаружено только несколько особей двух видов олигохет. По мере удаления от мест сброса и при наличии течения, сообщество обычно быстро приходит в норму, поскольку все загрязняющие вещества разбавляются водными массами. К настоящему времени в водохранилищах Верхней Волги не выявлено обширных зон, где антропогенное эвтрофирование и загрязнение носили бы катастрофический характер для сообщества мейобентоса. Отмеченные нарушения, как правило, носят локальный характер.

В зонах экстремального загрязнения, например, вблизи устья ручья Перемерка, водная растительность и зарослевые сообщества практически не развиваются. Лишь выше уреза воды наблюдается развитие тростника, листья которого иногда опускаются в поверхностный слой воды. На таком временном биотопе поселяются организмы активного ила (олигохеты *Nais communis* и представители рода *Dero*), попадающие, очевидно, из очистных сооружений. Их биомасса низка и не превышает 0.5 г/кг. Первые заросли рдестов появляются на расстоянии 10 км от устья Перемерки, у д. Горохово. Среди зарослей макрофитов обнаружено 24 вида организмов, включая даже реофильных личинок поденок – индикаторов чистых вод, а биомасса зоофитоса составляет 6.2 г на кг массы растений.

Степень загрязнения вод Ивановского водохранилища изменяется на его протяжении. Поступающие в верховья Волжского плеса сточные воды г. Твери теряют свои токсические свойства ниже п. Городня (Столбунова, 1996 б). На участке п. Городня – п. Безбородово находится наиболее продуктивная зона, где наблюдаются снижение скоростей течения на русле, интенсивная седиментация, падение концентрации загрязнителей. Некоторое повышение сапробности отмечается в устье Мошковичского залива. Ниже этой зоны содержание загрязняющих веществ в воде минимально. Здесь, в зоне «относительного экологического благополучия», параметры среды и биоты стабилизируются (Ривьер, Литвинов, 1996). В то же время, доминирующие в бентосе виды относятся к α -мезосапробным или даже полисапробным, что свидетельствует о большей степени загрязненности грунтов по сравнению с водой. В грунтах Ивановского водохранилища содержится значительное количество тяжелых металлов, которые затем накапливаются в тканях животных, особенно моллюсков. Максимальное содержание тяжелых металлов в донных осадках в 1991 г. отмечено в районе г. Конаково и на ст. Корчева, а минимальное – у пос. Безбородово, где наблюдалось и наименьшее накопление тяжелых металлов донными макробеспозвоночными (табл. 9.22).

При движении от верховьев к плотине содержание тяжелых металлов в донных осадках обнаруживает тенденцию к повышению, за исключением меди, максимальное содержание которой отмечено в районе г. Конаково. Наибольшее накопление тяжелых металлов зарегистрировано в районе п. Городня. Здесь биомасса макрозообентоса составила около 94 г/м², причем 47% численности и 66% биомассы приходилось на долю каспийского вселенца – полихеты *Hypania invalida*. Личинки *Ch. plumosus*, доминировавшие здесь по биомассе в 70-х годах, в пробах отсутствовали, что, по-видимому, связано с вытеснением их гомотопной полихетой, имеющей весьма сходный тип питания и строящей домики подобно мотылю.

Анализ макрозообентоса в прибрежье в 1991 г. показал, что в зоне влияния сточных вод обилие донных беспозвоночных значительно ниже, а их видовой состав беднее, чем на чистых участках. Такие виды, как *Chironomus muratensis*, личинки представителей родов *Cladotanytarsus* и *Tanytarsus* многочисленны в чистых зонах, а *Chironomus dorsalis*, *Tubifex tubifex* и виды рода *Isochaetides* – на загрязненных участках.

В течение 1994–1997 гг. изучалось состояние водохранилищ Верхней Волги по критериям, характеризующим донные сообщества беспозвоночных. Были использованы следующие показатели: 1) численность (N), экз./м²; 2) биомасса (B), г/м²; 3) число видов (S); 4) видовое разнообразие по Шеннону (H), бит/экз.; 5) олигохетный индекс Пареле (ОИП), равный отношению численности олигохет-тубифицид к общей численности бентоса, %; 6) средняя сапробность (СС), рассчитываемая как средневзвешенная сапробность трех первых доминирующих по численности видов бентосных организмов.

Содержание некоторых тяжелых металлов (мкг/г) в донных осадках и основных группах донных макробеспозвоночных на русловых станциях Иваньковского водохранилища в 1991 г.

Объект	Кадмий	Никель	Свинец	Медь	Цинк	Ртуть
Городня						
ДО	1.40	13.00	34.00	38.00	196.00	0.090
Х	3.50	4.80	0.65	1.30	97.40	0.001
О	2.00	1.55	0.14	3.99	72.20	0.007
Безбородово						
ДО	1.50	15.00	33.00	26.00	86.00	0.110
Х	0.71	0.48	0.28	1.05	9.30	0.006
О	0.21	4.90	0.19	1.43	24.50	0.004
Конаково						
ДО	1.60	37.00	56.00	154.00	560.00	0.220
Х	3.01	2.18	0.76	3.41	26.40	0.010
О	0.72	2.09	0.52	5.11	45.60	0.024
Корчева						
ДО	3.20	35.00	54.00	125.00	552.00	0.680
Х	2.25	1.37	0.14	2.81	3.80	0.008
О	0.57	2.85	2.57	5.53	42.40	0.030
Выше плотины						
ДО	3.00	38.00	59.00	120.00	444.00	0.160
Х	1.70	1.13		4.34	28.80	0.007
О	1.26	1.94	1.00	5.49	31.50	0.024

Примечание. ДО – донные осадки, Х – хирономиды, О – олигохеты.

Максимальная биомасса бентоса (67.5 г/м²) отмечена в Горьковском водохранилище в русле Волги ниже впадения в нее р. Солоницы. Грунт на этом участке представлен темно-серым илом с друзами дрейссены и ракушей. В сентябре 1995 г. биомасса бентоса здесь достигала 120.6 г/м². Почти столь же высокие биомассы (63.4 г/м²) характерны для южной части Рыбинского водохранилища у судоходного шлюза в пос. Переборы, где в июле 1996 г. биомасса бентоса составляла 121.1 г/м². Станции с высокими биомассами бентоса располагаются на русловых участках водохранилищ с илистыми грунтами, где, как правило, доминируют личинки мотыля и олигохеты-тубифициды.

Минимальные биомассы бентоса отмечены вблизи северного и центрального водозаборов г. Ярославля (0.1–0.2 г/м²), в 5 км ниже г. Рыбинска (0.7 г/м²), в р. Кошта (0.9 г/м²). Станции с минимальными значениями численности и биомассы расположены или в зоне сильного загрязнения, или на плотных русловых песках.

Число видов бентоса (видовое богатство) и видовое разнообразие на отдельных станциях варьируют в значительно меньшей степени, чем предыдущие показатели ($C_v = 43.3\%$ и 36.0% соответственно). Максимальное число видов (16) отмечено на левобережном мелководье Волги в черте г. Твери. Грунт здесь представлен песком, на котором располагаются пятна нитчатых водорослей; поблизости находятся и заросли макрофитов. Список видов включает 6 видов хирономид, 4 – олигохет, 2 – моллюсков и 4 вида прочих организмов.

Минимальное видовое богатство отмечено на Северном водозаборе г. Ярославля, где присутствовала лишь олигохета *Propappus volki*. В районе Ярославского нефтеперегонного завода в разные сезоны встречалось от 1 до 3 видов, доминировала олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*. Станции с малым числом видов располагаются в сильно загрязняемых зонах или на речных участках с плотным песчаным грунтом. Число видов коррелирует с численностью и биомассой животных в пробе ($r = 0.47$ и 0.56 соответственно).

На основе показателей N, B, H и S был рассчитан комбинированный индекс состояния сообщества (КИСС), а на основе показателей B, ОИП и СС – комбинированный индекс загрязнения грунтов (КИЗ). Состояние сообщества считается лучшим при более высокой численности и биомассе животных, большем числе видов и более высоком видовом разнообразии. Использование КИСС позволяет оценить состояние сообщества не в абсолютных единицах, а в относительных, – располагая все станции на сравнительной шкале от наиболее благополучной (минимальное значение КИСС) до наиболее загрязненной (максимальное значение КИСС). Распределение индексов КИСС и КИЗ проанализировано для всей изучаемой акватории и представлено на специальных картах (в качестве примера на рис. 9.9 и 9.10 приведены схемы для речного участка Верхней Волги).



Рис. 9.9. Состояние зообентоса речного участка Верхней Волги (по величине индекса КИСС)

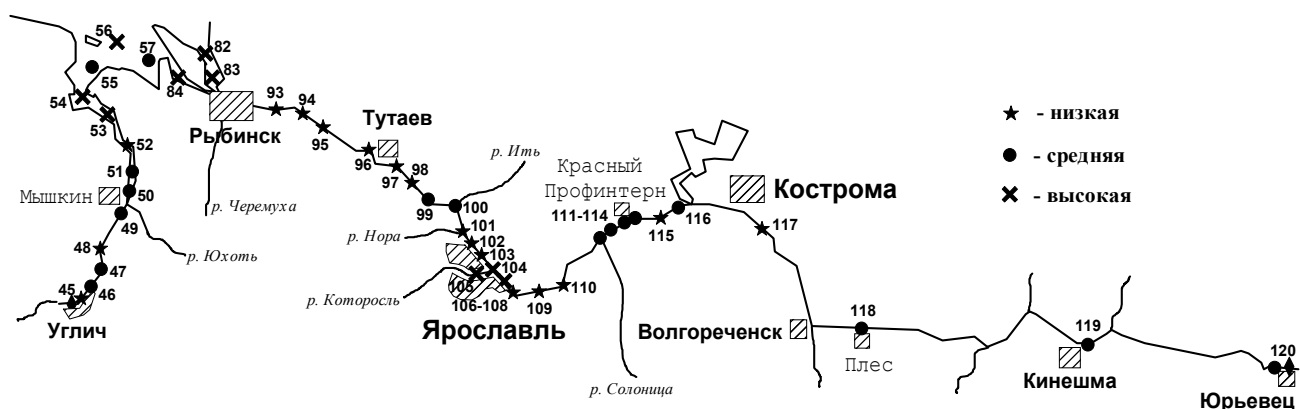


Рис. 9.10. Загрязненность грунтов речного участка Верхней Волги (по величине индекса КИЗ)

Наилучшим состоянием (КИСС = 11.7) характеризуется сообщество зообентоса у пос. Безбородово в Ивановском водохранилище. Здесь высоки численность (14090 экз./м²) и биомасса бентоса (58.4 г/м²), сообщество в разные сезоны включает от 10 до 14 видов животных. В силу значительного доминирования *Chironomus f. l. plumosus* показатель видового разнообразия невелик (2.13 бит/экз.), но все же превышает среднее значение для всех станций (1.86 бит/экз.). Наихудшим состоянием характеризуется бентос у северного водозабора г. Ярославля: по величинам трех индексов (В, S и Н) эта станция занимает последнее место. Крайне плохое состояние бентоса отмечено у Ярославского нефтеперегонного завода, в р. Кошта, ниже г. Дубна и у Центрального водозабора г. Ярославля.

Если, как принято в статистике, от среднего значения показателя КИСС (60.5) отложить влево и вправо по числовой оси значения $0.67 \cdot \sigma$ (где σ – среднеквадратическое отклонение), то состояние бентоса на отдельных станциях, попавших в этот интервал (интервал статистической нормы), можно считать удовлетворительным, ниже этого интервала – хорошим, а выше него – плохим (см. рис. 9.9). Из 120 станций хорошее состояние бентоса отмечено на 33 станциях (27.5%), плохое – на 31 станции (25.8%) и удовлетворительное – на 56 станциях (46.7%) (Баканов, 1998).

Хорошее состояние бентоса характерно для станций, где наблюдаются как достаточная проточность, обеспечивающая удовлетворительный кислородный режим, так и достаточное поступление пищевой органики. Это или биотопы серых русловых илов, или расположенные вблизи источников органического загрязнения песчаные биотопы, на которых поселилась дрейссена, образующая высокопродуктивные консорции с прочими бентосными животными. Плохое состояние бентоса характерно, как правило, для станций, расположенных на плотных песках с низким содержанием пищевой органики или же для станций, находящихся в зоне сильного промышленного загрязнения.

Максимальная величина загрязнения грунта (КИЗ = 107.2) отмечена у судоходного шлюза в п. Переборы (см. рис. 9.10). На этом участке имеются мощные иловые отложения с высоким содержанием органических веществ, сюда попадают загрязнения не только из п. Переборы, но и с многочисленных судов, отстаивающихся в ожидании шлюзования. Почти такой же уровень загрязнения (106.3) отмечен в устье р. Согожи и в русле Волги вблизи водозабора г. Конаково. Менее загрязнены русловые станции Ивановского водохранилища и верхний бьеф Рыбинской ГЭС. В минимальных количествах (КИЗ = 1.2–1.8) загрязнения накапливаются в грунтах у водозаборов городов Ярославля и Тутаева и на прочих русловых станциях с песчаными грунтами. Пользуясь тем

же принципом статистической нормы, который применялся для расчета КИСС, было подсчитано, что на 35 станциях из 120 (29.2%) загрязненность грунтов может быть оценена как низкая, на 38 станциях (31.7%) – как высокая и на 47 станциях (39.1%) – как средняя. Расчет этого индекса показал, что наиболее сильно подвержены загрязнению станции, находящиеся в зоне значительного илонакопления, а наименьшая величина КИЗ наблюдается на станциях, расположенных на плотных песчаных грунтах, где загрязнения не накапливаются.

Между состоянием сообществ зообентоса и загрязнением грунтов обнаружена достоверная, средняя по величине ($r = -0.54$) отрицательная корреляция, которая означает, что наблюдаемые уровни и характер загрязнений в ряде случаев могут положительно влиять на состояние зообентоса, приводя к некоторому увеличению его обилия и разнообразия.

В Верхне-Волжском регионе колебания в состоянии бентоса на отдельных станциях определяются, в первую очередь, естественными факторами (характером грунта, наличием течений, глубиной, кислородным режимом и т.п.). Тем не менее, общее повышение уровня органических загрязнений приводит к возрастанию трофии водоемов. Поскольку на рассматриваемых участках трофический фактор играет заметную роль, это увеличивает обилие бентоса.

Одной из целей проведенного исследования была оценка влияния крупных населенных пунктов, расположенных по берегам Волги, на состояние сообществ зообентоса. Усредненные по всем городам данные не показали четкой картины (табл. 9.23).

Таблица 9.23

Зависимость характеристик бентоса от расстояния до населенных пунктов

Характеристики*	0 км	5 км	10 км
N	3055	3712	2012
B	6.8	6.6	8.9
S	5.2	4.8	5.6
H	1.58	1.35	1.75
ОИП	45.7	41.4	42.2
СС	2.9	2.8	2.9
КИСС	76.7	80.3	73.5
КИЗ	42.4	40.1	44.3

Примечание. N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²; S – число видов; H – видовое разнообразие по Шеннону, бит/экз.; ОИП – олигохетный индекс Пареле, %; СС – средняя сапробность.

Средняя численность бентоса на расстоянии 10 км от городов снижалась с 3055 экз./м² до 2012 экз./м², т.е. незначительно, прочие характеристики бентоса изменялись в еще меньшей степени. Ниже г. Твери численность, биомасса, число видов и видовое разнообразие бентоса падают, состояние бентоса ухудшается, поскольку сточные воды сбрасываются ниже города, и их влияние на бентос прослеживается приблизительно до п. Городня. Влияние г. Углича проявляется в снижении численности организмов, тогда как остальные показатели практически не меняются. Показатели состояния бентоса, низкие у г. Череповца, начинают увеличиваться уже на удалении 5 км от города, а через 40 км полностью восстанавливаются до уровня, который был зарегистрирован в этом районе до аварии на очистных сооружениях.

В районе г. Рыбинска состояние зообентоса заметно лучше, чем на расстоянии 5 и 10 км ниже города, что объясняется, в первую очередь, меньшей степенью заиления грунтов и более быстрым течением на нижерасположенных участках. Влияние г. Ярославля на большинство показателей сообщества зообентоса проявляется на расстоянии примерно 5 км от города.

3.3.2. Эктопаразиты рыб

Общеизвестно, что качество воды оказывает непосредственное влияние на эктопаразитов рыб, их численность и видовой состав. Ранее было показано (Жарикова, 1993; Жохов, 1987), что воздействие химического загрязнения водоемов на популяции паразитов рыб неоднозначно: численность одних видов уменьшается, а других – возрастает. Так, численность популяций моногеней родов *Dactylogyrus* и *Gyrodactylus*, метацеркарий трематод *Rhytidocotyle companula*, копепоид *Ergasilus sieboldi*, пиявок *Caspiobdella fadejewi* сокращается. Численность моногеней родов *Diplozoon* и *Paradiplozoon* в зонах антропогенного воздействия, наоборот, может увеличиваться.

Результатом влияния химического загрязнения водоемов на эктопаразитов можно отнести и смену видов-доминантов. Это явление наблюдается не только при сезонных сукцессиях, но и при изменении экологического статуса водоема в результате антропогенного воздействия. Водоем, сравнительно благополучный в экологическом отношении, преобразуется сначала в эвтрофный, а затем – в загрязненный. По мере изменения экологического статуса водоема происходит и замена одних доминирующих видов паразитов другими, более устойчивыми к новым условиям. Так, например, в 1996 г. в Ивановском водохранилище на участке относительного экологического благополучия (использована классификация Ивановского водохранилища, предложенная И.К. Ривьер и А.С. Литвиновым, 1996) доминирующим видом на леще *Abramis brama* оказался *Dactylogyrus*

wunderi (Monogenea), в эвтрофных зонах – *Dactylogyrus falcatus*, а в районах, загрязненных токсикантами, – *Diplozoon paradoxum* (Monogenea).

Помимо изменений в видовом составе и численности, химическое загрязнение водоемов может вызывать у эктопаразитов изменения на организменном уровне, в частности морфологические уродства. Например, в загрязненной зоне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища впервые обнаружены особи *Diplozoon paradoxum* с глубокими структурными аномалиями (Жарикова, 1993; Куперман, 1992). У одних паразитов были редуцированы прикрепительные клапаны, у других выявлено нарушение симметрии числа этих клапанов. При соотношении числа клапанов у *D. paradoxum* в норме 4:4, в районах с токсического загрязнения отмечены черви с соотношением числа клапанов 4:2, 4:1, 4:3, 3:2, 4:0, 3:3. Отношение количества особей с аномальным прикрепительным аппаратом к числу здоровых составляло 1:8. Другой тип уродств у *D. paradoxum* связан с нарушением строения тела (Жарикова, 1993). Так, были выявлены экземпляры *D. paradoxum* с одним передним концом тела и двумя задними (или наоборот). Важно отметить, что в менее загрязненных районах водохранилища морфологических аномалий у *D. paradoxum* не зарегистрировано.

В Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища при изучении жаберного паразитоценоза леща впервые были обнаружены морфологические уродства у пиявок *Caspiobdella fadejewi*. У аномальных особей *C. fadejewi* в области уросомы отмечены нехарактерные вздутия. Чаще всего эти образования регистрировались в дистальной части уросомы. Кроме того, патология проявлялась в отслойке эпидермиса по всему телу, а интенсивнее всего – по всей длине уросомы и на задней присоске. Менее всего подвержена этому процессу трахелосома. Кроме того, установлено частичное, а у некоторых экземпляров и полное разрушение боковых пузырей, вероятно, произошедшее в результате нарушения целостности эпидермиса под воздействием химических веществ, загрязняющих водоем. Можно предположить, что появление вздутий на теле пиявок компенсирует отсутствие боковых пузырей и частично берет на себя выполнение функций последних. Следует также отметить, что аномальные особи *C. fadejewi* менее жизнеспособны и погибали в солонках с водой значительно быстрее по сравнению с нормальными экземплярами.

Наряду с морфологической изменчивостью, в водоемах, подвергающихся химическому загрязнению, отмечена и метрическая изменчивость паразитов. Так, в загрязненном участке Волжского плеса Куйбышевского водохранилища (Атабаевское колено) моногены рода *Dactylogyrus*, снятые с жабр леща, оказались значительно крупнее по сравнению с паразитами из менее загрязненного участка (Жарикова, 1993). По шести параметрам хитиноидных образований прикрепительного диска из обследованных восьми, моногены из Атабаевского колена были статистически достоверно крупнее паразитов из относительного чистого района. Рядом авторов (Попченко, 1987; Сношкина, 1988) показано, что в зонах антропогенного воздействия (где содержание токсических веществ не столь высоко, чтобы вызвать угнетение или задержку развития бентосных организмов) нередко возрастает обилие кормового бентоса, например, некоторых видов хирономид рода *Chironomus* и олигохет (*Tubifex tubifex*). Это, в свою очередь, приводит к повышению темпа роста и размеров рыб-бентофагов, а также плотности их скоплений на данном участке. Описанный процесс, вероятно, имеет место и в Атабаевском колене, так как именно там, в отличие от близлежащих районов, в течение летне-осеннего периода сохраняется устойчивая повышенная концентрация крупно- и среднеразмерного леща (по данным В.Д. Линника). Поскольку размеры моногены зависят от размеров хозяев, появление более крупных форм паразитов в Атабаевском колене вполне объяснимо.

Химическое загрязнение водоемов влияет и на паразито-хозяинные отношения, вызывая нарушение видовой специфичности и расширение круга хозяев того или иного вида паразитов. Это явление отмечено у некоторых, ранее считавшихся узкоспецифичными, видов моногены. Так, до недавнего времени было известно, что *Dactylogyrus falcatus* паразитирует только на леще. Исследование популяции плотвы *Rutilus rutilus*, проведенное на одном из загрязненных участков оз. Плещеево (вблизи устья реки Трубеж, около п. Вельского), позволило выявить присутствие данного вида паразитов на плотве при достаточно высоких показателях зараженности: экстенсивность инвазии равнялась 60.0%, индекс обилия – 4.1 ± 0.6 . На леще из того же района *D. falcatus* обнаружены не были. По всей видимости, при нарушении экологического равновесия условия для выживания популяции *D. falcatus* на плотве оказались более благоприятными, чем на леще.

Итак, химическое загрязнение водоемов оказывает заметное влияние на видовой состав и численность эктопаразитов, а на организменном уровне – приводит к морфологическим и метрическим изменениям и даже уродствам. Антропогенное загрязнение воздействует и на паразито-хозяинные отношения, изменяя видоспецифичность паразитов.

3.4. Влияние дополнительного тепла

3.4.1. Планктонные и бентосные сообщества

Мощные теплоэлектростанции, такие как Конаковская на Иваньковском водохранилище и Костромская на Горьковском, требуют огромных масс воды для охлаждения конденсаторных труб. Так, максимальный объем охлаждающей воды на Конаковской ГРЭС достигает 80 м³/с. Летний сток на данном участке в среднем составляет около 132 м³/с. Таким образом, объем охлаждающей воды очень велик, и влияние теплого потока, выхо-

дящего из ТЭС, охватывает обширные акватории. Воздействие подогретых вод на фитопланктон в водохранилищах имеет существенные отличия от такового в небольших водоемах-охладителях. Повышение температуры весной и осенью вызывает увеличение биомассы фитопланктона. Наиболее заметные изменения в составе и обилии фитопланктона наблюдались в зонах перемешивания теплых вод с холодными. Однако значительных сдвигов в сезонной периодичности развития фитопланктона в Ивановском водохранилище не отмечено, так как существенное влияние на теплообмен и состав водорослей оказывают гидрометеорологические условия, в основном ветровое воздействие, вызывающее перемещение водных масс. Изменения в составе водорослей связаны не только с воздействием тепла, но и повышением содержания биогенов, поскольку в теплый поток поступают и сточные воды г. Конаково. Сама охладительная система может оказывать различное воздействие на фитопланктон в зависимости от состава водорослей. Диатомеи и протококковые, составляющие основу фитопланктона, на протяжении большей части года травмируются незначительно.

На мелководных участках повышение температуры вызывает усиленное развитие криптонад. Влияние подогретых вод наиболее отчетливо прослеживается в тихую погоду. На приплотинном участке изменения в фитопланктоне не отмечены (Девяткин, 1975).

В заливе р. Шачи, куда поступают подогретые воды Костромской ГРЭС, наблюдалось увеличение фотосинтеза весной и осенью. Наблюдения 1992 г. показали, что весной прохождение воды через охладительную систему станции не приводило к изменению количества хлорофилла в фитопланктоне, а летом (в августе) вызывало почти двукратное уменьшение. Скорость фотосинтеза снижалась весной и летом; причем в последнем случае снижение было более значительным (по данным Н.М. Минеевой). В мае 1992 г. в зоне влияния теплых вод Костромской ГРЭС численность фитопланктона не изменялась по сравнению с естественными условиями, в то время как биомасса снижалась с 4.4 г/м^3 до 3 г/м^3 за счет уменьшения числа крупных нитей холодолюбивой водоросли *Aulacosira islandica*. Вне зоны влияния подогрева количественные характеристики этого вида достигали 730 тыс. кл./л и 3.5 г/м^3 , а в зоне теплых вод показатели снижались до 330 тыс. кл./л и 1.4 г/м^3 соответственно.

В летний период при температурах $20\text{--}27^\circ\text{C}$ увеличивалась численность зеленых водорослей, и в водоеме-охладителе формировался своеобразный планктонный комплекс, в котором возрастала роль жгутиковых форм водорослей (по материалам Л.Г. Корневой). Осеннее снижение температуры на 1°C вызывает в Ивановском водохранилище падение фотосинтеза на 20%. Воздействие дополнительного тепла в данном случае поддерживает повышенную суммарную величину фотосинтеза на обширных акваториях (Вайнштейн, 1971).

Количество сапрофитных бактерий в Мошковичском заливе возрастает за период продвижения воды к его устью и, как правило, в 2–2.5 раза выше, чем в районе водозабора (Вайнштейн, 1971). Это связано не только с воздействием повышенной температуры, но и с поступлением в верховья залива сточных вод, а также растворенного органического вещества, образующегося при гибели зоопланктонных животных. По данным А.К. Столбунова (1985), численность сапрофитных бактерий в зоне подогрева в 1973–1976 гг. возрастала в 2.2–6.2 раза, что заметно выделяло эту зону среди окружающих участков.

Зоопланктонные животные, особенно крупные (до 1 см) веслоногие и ветвистоусые ракообразные, а также беспанцирные коловратки сильно страдают при прохождении охладителей ГЭС, водосбросного канала и преодолении водопada в верховьях залива. Погибшие рачки оседают на дно, высвободившая зрелая молодежь ветвистоусых обычно выживает, преобладая в теплых водах залива и ниже его. Оставшиеся живыми, но ослабленные рачки движутся из потока в нижние слои воды. Это обусловлено их неспособностью удержаться в толще воды, а также воздействием отрицательного фототаксиса при температурах выше оптимальных. В придонном слое Мошковичского залива по дну продвигаются воды водохранилища, имеющие естественные характеристики. Здесь у дна образуются огромные скопления ракообразных: босмин, дафний, лептодор (до 70 млн. экз./м³ и 400 г/м^3) (Ривьер, 1975). Эти скопления посещаются донными рыбами (лещом, густерой, белоглазкой и др.), потребляющими зоопланктон в больших количествах.

Забор охлаждающей воды производится из средних слоев зоны водозабора (с глубин 6–7 м), богатых зоопланктоном. За сутки через охладительную систему станции проходит около 4500 тыс./м³ воды, травмируется 6.5 т (сырой массы) планктонных рачков при 26°C . При расходе 7000 тыс./м³ и температуре 32.5°C травмируется около 12 т рачков. Отмирание и бактериальный распад зоопланктонов при таких высоких температурах происходят очень быстро. Возрастает роль гетеротрофных бактерий, которые потребляются зоопланктоном. Партеогенетическое размножение ветвистоусых летом происходит очень интенсивно, особенно при температурах выше естественных. Разрушение рачков в охладительной системе быстро компенсируется их размножением при наличии бактериальной пищи.

Сезонная динамика зоопланктона в зоне влияния стоков Костромской ГРЭС характеризуется высоким весенним пиком, обычно более ранним и продолжительным. Второй максимум развития зоопланктона в зоне влияния теплых вод, как правило, ниже, чем при естественных температурах из-за угнетающего действия подогрева, особенно в теплые годы. Иногда в заливе р. Шача наблюдается и третий (осенний) пик, вызванный массовым размножением *Bosmina longirostris* (Елагина, 1975), которое стимулируется дополнительным теплом.

В мае 1992 г. после прохождения воды через охладительную систему из планктона выпадали зимне-весенние криофильные циклопы: *Cyclops kolensis* и *Cyclops vicinus* – основные компоненты зоопланктона речной части в весенний период. В связи с небольшой биомассой этих видов (0.054 г/м^3) убыль их количества в охладителях не превышала 0.5 т сырой массы за сутки (при расходе воды $80 \text{ м}^3/\text{с}$). В июле 1977 г. при массовом

развитии ветвистоусых убыль рачков при расходе $70.8 \text{ м}^3/\text{с}$ и температуре 31.2°C составляла около 4.3 т сырой массы (Елагина, 1977).

В июле–августе 1992 г. в период длительного стояния жаркой штилевой погоды наблюдалась летняя депрессия в развитии зоопланктона. Общее количество зоопланктона на трех различных участках русла, расположенных выше зоны сильного подогрева, составляло соответственно 105, 124 и 95 тыс. экз./м³. В заливе р. Шачи его количество уменьшалось за счет выпадения крупных дафний (25% из них имели отмерший кишечник); погибшими оказались все велигеры дрейссены. Гибель доминанта – коловратки *Euchlanis lucksiana*, составляющей 50–78% общей численности, – изменяла картину зоопланктонного сообщества. *Eu. lucksiana* – лимническая форма, экологически связанная с «цветением» планктонной водоросли *Aphanisomenon*, к колониям которой коловратка прикрепляет свои яйца. В водозаборном канале Костромской ГРЭС численность этой коловратки в первой декаде августа колебалась в пределах 60–100 тыс. экз./м³. В сбросной воде зухлянис практически исчез – встречались лишь отдельные, полупрозрачные особи. Дальше сбросного канала в заливе р. Шачи численность его несколько возрастала (до 9 тыс. экз./м³) за счет обмена подогретых вод с водной массой залива. Однако в зоне влияния вод ГРЭС – в заливе и ниже его устья – численность этого доминанта не восстанавливалась вплоть до г. Кинешмы и колебалась в пределах от 5 до 13 тыс. экз./м³. Общая численность зоопланктона в заливе р. Шачи также была значительно ниже, чем в районе водозабора. Естественно, что выпадение доминанта из сообщества зоопланктона и смена его видового состава приводят к изменениям качества воды.

При большой плотности коловраток они являются основными регуляторами численности нанопланктона. В отличие от зоопланктеров-фильтраторов коловратки создают водоворот, который затягивает пищевые частицы в ротовое отверстие. Создаваемый ими нисходящий поток воды (достаточно мощный относительно размеров этих микроскопических животных) несет к ротовому отверстию частицы, которые перемалываются челюстным аппаратом и поглощаются. Коловратки очень быстро «облавливают» большие объемы воды. В период наблюдений биомасса фитопланктона в районе от г. Костромы до г. Волгореченска колебалась в пределах $8\text{--}12 \text{ г/м}^3$ сырой массы. При такой плотности водорослей интенсивность фильтрации составляет $16.5 \text{ мкл}\cdot\text{экз.}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$ (Галковская и др., 1988; Сушеня, 1975). Расчеты общего объема воды, очищаемого *Euchlanis* при естественной плотности популяции, показывают, что в районе п. Чернопенье при численности около 100 тыс. экз./м³ ими в течение суток облавливается около 1.25 м^3 . Гибель этих коловраток в охлаждающей системе ГЭС ощутимо снижает способность водоема к самоочищению. Так, при расходе воды для охлаждения агрегатов ГРЭС, равном $80 \text{ м}^3/\text{с}$, за сутки лишаются самоочищения 280 тыс. м^3 . Таким образом, в залив р. Шача поступают воды, в которых не только угнетен естественный процесс самоочищения, но и присутствуют отмершие зоопланктеры, служащие субстратом для сапрофитных бактерий.

Изучение мейобентоса в районах сброса подогретых вод проводилось в водоемах-охладителях Конаковской (Мошковичский залив Иваньковского водохранилища) и Костромской ГРЭС (заливы рек Шачи и Кешки в верхнем участке Горьковского водохранилища).

По данным З.Н. Чирковой и Е.С. Величко (1974), мейобентос глубоководных участков Мошковичского залива и других частей Иваньковского водохранилища сходен по видовому составу, в то время как количественные показатели сообщества наиболее высоки в заливе. Максимальные значения численности и биомассы отмечены в зоне умеренного подогрева, где доминируют циклопы и гарпактициды (67% от общего количества мейофауны), многочисленны ветвистоусые рачки круглые и малощетинковые черви. За вегетационный период численность и биомасса мейобентоса в подогреваемой глубоководной части залива в среднем составляли $105.8 \text{ тыс. экз./м}^2$ и 2.0 г/м^2 , что примерно вдвое выше, чем вне зоны влияния теплых вод. В прибрежье Мошковичского залива, где влияние подогрева менее выражено, видовой состав и обилие мейобентоса сходны с таковыми на остальной акватории водохранилища (средняя численность – $88.2 \text{ тыс. экз./м}^2$, биомасса – 1.9 г/м^2). Искусственный подогрев воды заметно сказывается на сроках созревания и размножения животных, а также способствует вселению теплолюбивых видов, которые в обычных условиях не отмечаются на данных широтах. Сдвиг фенологических фаз наблюдается у кольчатых червей и донных кладоцер (Семерной, 1974; Чиркова, 1974). Из вселенцев в зоне влияния теплых вод отмечены олигохеты и ракушковые рачки (Семерной, 1974 в; Семенова, Гусаков, 1996).

Водоемы-охладители Костромской ГРЭС, так же как и в Мошковичский залив, по видовому составу мейобентоса практически не отличаются от окружающих участков водохранилища, где доминируют нематоды, олигохеты и рачки. Весной в заливах рек Шачи, Кешки и в смежной зоне водохранилища на сходных биотопах численность и биомасса мейобентоса колебались в сходных пределах ($150\text{--}250 \text{ тыс. экз./м}^2$ и $3\text{--}6 \text{ г/м}^2$). Влияние подогрева в это время проявлялось только в виде сдвига фенологических фаз в жизненных циклах некоторых животных. Например, холодолюбивая гарпактицида *Canthocamptus staphylinus*, которая в большом количестве встречается в этом районе, проводит лето в покоящемся состоянии (Боруцкий, 1952). В водохранилище, где температура воды была равна $7.6\text{--}8.6^\circ\text{C}$, не обнаружено ни одной инцистированной особи, в то время как в зоне подогрева (при температуре $13.2\text{--}16.5^\circ\text{C}$) до 26% особей данного вида уже находилось в цистах. Летом в водоемах-охладителях заметно возросла численность низших рачков, особенно циклопов и кладоцер, вследствие чего интегральные показатели сообщества увеличились в среднем в 2–3 раза. Однако на отдельных участках (в водохранилище у водозабора и в заливе р. Шачи у водосброса) значения численности и биомассы составили соответственно 807 и $1193 \text{ тыс. экз./м}^2$ и 31.4 и 47.6 г/м^2 , что соответственно в 4.5–5.0 и 10–14 раз выше

по сравнению с весенним периодом. Такие величины (особенно биомассы) весьма высоки для мейобентоса и редко отмечаются в водоемах умеренного пояса. Основное количество мейобентоса приходилось на покоящиеся стадии рачков. Так, у водозабора инцистированные особи *C. staphylinus* и покоящиеся копеподиты *C. kolensis* составляли соответственно 70 и 16% численности или 67 и 16% биомассы. Возле водосброса на долю копеподитов *C. kolensis* приходилась почти половина численности и биомассы всего мейобентоса. У данного вида диапауза наступает в конце июня и начале июля, когда молодь оседает на дно. Вероятно, рачки из русловой части водохранилища попадают в водозаборную систему ГРЭС и, пройдя ее, концентрируются в водоем-охладителе недалеко от места сброса воды. Это подтверждается снижением плотности копеподитов в заливе р. Шачи по мере удаления от водосброса (с 531 до 16 тыс. экз./м³) и наличием крупных их скоплений в пелагической зоне водохранилища. По фиксированному формалином материалу нельзя судить о жизнеспособности рачков, прошедших через систему охлаждения электростанций, где организмы подвергаются воздействию множества негативных факторов (Мордухай-Болтовской, 1974 б). Бесспорно, какая-то часть их гибнет, что справедливо и для других представителей мейобентоса, которые характеризуются периодической сменой донного и планктонного образа жизни.

В водоемах-охладителях Костромской ГРЭС, как и в Мошковичском заливе, отчетливо выраженное воздействие повышенной температуры на мейобентос проявляется у некоторых животных и только в смещении фаз жизненного цикла. В остальном различия между зонами с повышенной и нормальной температурами четко не прослеживаются. Как отмечал Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1974 б), влияние подогрева на бентос обычно завуалировано другими, более значимыми факторами. Например, в заливах рек Шачи и Кешки, как и в самом водохранилище, количественные показатели мейобентоса на заиленных песках закономерно выше, чем на чистых песках и глинистых грунтах, независимо от расстояния до водосброса. Еще обильнее мейобентос в местах, где дополнительный приток органических веществ вызывает эвтрофирование: у рыбозаводных садков, откуда поступают остатки комбикормов и продукты жизнедеятельности рыб, а также у водосбросных каналов, где наблюдается седиментация принесенного детрита и погибших представителей водной флоры и фауны. Здесь возрастает доля детрито- и бактериофагов (круглых, кольчатых червей и других организмов).

Влияние сброса теплых вод на фитофильную фауну исследовалась в Ивановском водохранилище в районе Конаковской ГРЭС – в Мошковичском и в контрольном Корчевском заливах. Под влиянием повышения температуры у многих видов гидробионтов происходит смещение фенологических фаз развития. Так, все процессы развития рдестов в зоне подогрева – «цветение», достижение максимальных биомасс и отмирание – происходят на неделю–полторы раньше, чем вне этой зоны. Накопление извести на листьях растений здесь также идет интенсивнее. К концу весны на участках подогрева наблюдается более быстрое и интенсивное развитие фауны зарослей. В зоне влияния теплых вод вторичноводные организмы (хируномиды и личинки других насекомых) быстрее заселяют биотопы, ускоренно проходят цикл развития и за вегетационный сезон могут дать генераций больше, чем в непогреваемой зоне; заметно также некоторое повышение их обилия осенью. Летняя депрессия сообщества при максимальных температурах, превышающих естественные значения на 9°C, более заметна у моноциклических организмов, которые быстрее заканчивают свой цикл развития в подогреваемом заливе. В зоне подогрева моллюски с длинным жизненным циклом достигают большего количественного развития по сравнению с популяциями контрольных участков. Некоторое угнетение первичноводной фауны, наблюдаемое летом, компенсируется более интенсивным развитием вторичноводных организмов весной и осенью.

Заметных различий видового состава фауны в обоих заливах не наблюдалось (общность видового состава достигала 60–78%), поэтому доминировали те же виды, а видовое разнообразие было одинаковым (по 26–29 видов). Однако в течение вегетационного сезона в каждый момент наблюдений консортивные группировки биоценозов, складывающиеся в тепловодных и контрольных участках, заметно отличались друг от друга. При этом отмечены различия в фаунистическом составе, количественных показателях фауны, а также в индексах видового и трофического разнообразия. Характеристики структуры «средней» (за сезон) консорции биоценозов рдестов на двух различных участках представлены в табл. 9.24.

Таблица 9.24

Средние за вегетационный сезон показатели развития зоофитоса в условиях влияния теплых вод

Участок	Число видов	Биомасса		Консорты (порядок), %				Индекс трофического разнообразия
		г/м ³	г/кг*	1	2	3	4	
Тепловодный	19	86.9	29.4	16.5	49.3	10.4	22.8	1.58
Контрольный	18	59.1	21.9	19.8	35.6	14.7	27.4	1.59

Примечание. кг* – масса растений.

Таким образом, в течение вегетационного периода в подогреваемой зоне биомасса макрофауны в среднем выше в 1.3–1.5 раза, а структура «средней» за сезон консорции оказывается сходной на обоих участках. При этом на участках с различным температурным режимом функционирования биоценоза рдестов осуществляется

с разной скоростью, но принципиально сходным образом. Увеличение доли консортов второго порядка указывает на эвтрофирующее действие дополнительного тепла.

Влияние Конаковской ГРЭС на экосистему водохранилища изучалось в течение длительного времени различными группами исследователей (Мордухай-Болтовской, 1975). В Мошковичском заливе, куда непосредственно сбрасывают подогретые воды, температура воды летом поднимается до 31.4°C, а на нижнем участке Волжского плеса до 26.2°C. Зимой здесь образуется полынья с температурой воды до 7.4°C, что приводит к улучшению кислородного режима (Буторин, Курдина, 1975). Воды с повышенной на 2–5°C температурой распространяются от Мошковичского залива на расстояние 10–15 км, занимая площадь до 3000 га. Для олигохет повышение температуры воды выше 20°C, а для хирономид – выше 26°C неблагоприятно сказывается на их развитии. В Мошковичском заливе биомасса бентоса в несколько раз ниже, чем в контрольном Корчевском.

Негативное влияние теплых вод в большей степени отражается на развитии бентофауны в годы с повышенной температурой воздуха, чем в более прохладные годы. Сильнее всего оно сказывается в жаркие летние месяцы, тогда как в прочие сезоны года может даже оказывать стимулирующее действие. У животных увеличивается скорость роста, ускоряется темп развития, у хирономид вместо двух генераций появляются три. В полтора раза и более увеличивается Р/В коэффициент, характеризующий продукционные возможности популяций, но размер особей становится меньше, что в ряде случаев приводит к падению общей биомассы бентоса. В зоне подгрева исчезают мелкие моллюски – сферииды, которые вытесняются здесь более мощным фильтратором – дрейссеной. О влиянии теплых вод на возрастную структуру популяции *Chironomus plumosus* на русловых участках Иваньковского водохранилища можно судить по данным 1991 г. Выше сброса теплых вод, в районе пос. Безбородово и г. Конаково, численность личинок III возраста составила 61 и 41% соответственно. Ниже сброса, в районе ст. Корчева и Липня, популяция состояла только из личинок IV возраста (63%) и куколок (27%). Таким образом, скорость развития популяции ниже сброса теплых вод существенно возрастает, поскольку полный цикл развития популяции мотыля тесно связан с суммой эффективных градусо-дней (Мотыль..., 1983).

3.4.2. Водная растительность

Проведенное в июле 1992 г. картирование высшей водной растительности Горьковского водохранилища показало отчетливую картину воздействия теплых вод, сбрасываемых Костромской ГРЭС, на состав и структуру растительного покрова в заливах по рекам Кешка и Шача и на 11-километровом русловом участке водохранилища между д. Лунево и с. Красные Пожни (Папченков, 1996).

Было отмечено, что залив по р. Кешка (площадь 520 га), рассматриваемый как основной водоем-охладитель электростанции, зарастает на 13.5% (70 га) и имеет богатый растительный покров. В заливе преобладает воздушно-водная растительность, на долю которой приходится 54.3% всей площади зарастания (38 га). Наиболее значительные площади занимают сообщества тростника южного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (17 га), манника большого *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. (8 га) и рогоза узколистного *Typha angustifolia* L. (5 га). Кроме них, в сложении зоны воздушно-водных растений принимают участие сообщества рогоза широколистного *T. latifolia* L., камыша озерного *Scirpus lacustris* L., клубнекамыша морского *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, водного риса широколистного *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L., ежеголовника всплывшего *Sparganium emersum* Rehm., ежеголовника прямого *S. erectum* L., сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L. и хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L.

Заметную роль играют также сообщества гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями (24.3%, 17 га). Среди них преобладают ценозы с доминированием кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith, кубышки малой *N. pumila* (Timm) DC. и их гибрида *N. x spenneriana* Gaudin, суммарная площадь которых значительно больше площади сообществ кувшинок (*Nymphaea candida* J. Presl и *N. x borealis* E. Camus) и горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray). Роль погруженных макрофитов менее значительна (15.7%, 11 га). Доминанты их фитоценозов – рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L., рдест гребенчатый *P. pectinatus* L., шелковник жестколистный *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach и роголистник темно-зеленый *Ceratophyllum demersum* L.

Распределение растительности в заливе имеет явно неравномерный характер. Наиболее зарастающей является его верхняя часть, но если обычно особенно заросшей и заболоченной бывает самая «верхушка» подобных заливов, то здесь основные запасы растительности сосредоточены в средней части верховьев залива – там, где ослабевает воздействие на растительный покров теплых стоков электростанции, в самой же «верхушке», куда поступают стоки, растительность почти отсутствует.

При длительном воздействии теплых вод изменяется также видовой состав растительных сообществ, появляются и активно расселяются виды растений преимущественно южного распространения. По материалам изучения растительности залива по р. Кешке, полученным в 1972 г. (Экзерцев, Биочино, 1973), в верхней части залива до поступления в него теплых вод господствовали высокопродуктивные заросли роголистника темно-зеленого; воздушно-водная растительность была развита слабо и располагалась главным образом в нижней части залива. Двадцать лет спустя последняя уже господствовала в средней части верховьев залива и была представлена не только сообществами тростника южного, манника большого и камыша озерного, известными в заливе и прежде, но и ценозами ранее отсутствовавших здесь и типичных для более южных частей бассейна Волги рогоза узколистного и клубнекамыша морского. В качестве реакции на теплые воды можно рассматривать и высокое обилие в заливе недавно проникшей на Верхнюю Волгу южной ряски горбатой *Lemna gibba* L..

Теплые воды Костромской ГРЭС поступают также в залив водохранилища по р. Шача, затрагивая лишь нижнюю его часть, степень зарастания которой равна 3.9%. Столь же слабо эта часть залива зарастала и в 1972 г., но тогда были иными размещение и характер зарослей макрофитов. В последнее время почти вся растительность распределена по правобережным мелководьям залива, наиболее удаленным от места поступления сбрасываемых вод, тогда как прежде особенно интенсивно зарастали мелководья левого берега и побережье вокруг острова, расположенного в устье залива. Сильно изменился состав доминантов фитоценозов со значительным усилением роли рогоза узколистного. То есть, в заливе по р. Шача прослеживается та же картина воздействия теплых вод, что и в водоеме-охладителе по р. Кешка: непосредственно в месте сброса вод растительность отсутствует; там же, где действие их смягчено, появляются виды с преимущественно южным распространением.

Характер растительности русловой части водохранилища на участке влияния теплых вод и вне его в целом одинаков, и тепловое воздействие проявляется лишь в большей мощности зарослей рдестов на участке от д. Лунево до с. Красные Пожни и в явном преобладании рдеста гребенчатого над рдестом пронзеннолистным. Кроме того, вдоль правого берега водохранилища ниже сброса теплых вод по р. Шача наблюдается своеобразная картина: сразу после выхода вод из залива встречаются лишь разреженные заросли рдеста гребенчатого, известного своей способностью выдерживать довольно сильное загрязнение воды; затем через 100–150 м заросли этого рдеста становятся обширными и очень густыми; еще через 300–500 м к ним начинают примешиваться пятна рдеста пронзеннолистного, и только у с. Красные Пожни последний вид рдеста начинает преобладать над первым, т.е. устанавливается их соотношение, характерное для русловой части Горьковского водохранилища.

Таким образом, влияние теплых вод Костромской ГРЭС на высшую водную растительность отчетливо заметно в заливах по рекам Кешка и Шача и в русловой части Горьковского водохранилища на участке от д. Лунево до с. Красные Пожни. Непосредственно в местах сброса влияние подогретых вод выражается в полном или почти полном отсутствии водной растительности; в местах, удаленных от места сброса на 1–2 км (с учетом длины водосбросных каналов), – в появлении видов растений с преимущественно южным распространением (ряска горбатая, клубникамыш морской, рогоз узколистный) и в доминировании видов, наиболее устойчивых к колебаниям параметров среды обитания (рдест гребенчатый); в местах, более удаленных от мест сброса теплых вод, – в увеличении продуктивности зарослей макрофитов.

3.4.3. Рыбы

Влияние подогретых вод АЭС, ГРЭС, ТЭЦ и промышленных предприятий различного типа на рыбное население водохранилищ Верхней Волги, исследовано достаточно полно (Биологический режим...1977; Влияние тепловых электростанций..., 1974; Голованов и др., 1997; Мордухай-Болтовской, 1975; Симпозиум по влиянию..., 1971). Экспериментальные и полевые исследования по проблеме так называемого «термального загрязнения», выполненные в США, Канаде, Франции, других странах дальнего и ближнего зарубежья (Brett, 1970; Coutant, 1977; Elliott, 1981; Fry, 1971; Horoszewich, 1969; Reutter, Herdendorf, 1976), а также работы Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974 б, 1975), Ю.Б. Вирбицкаса (1988), Ю.Н. Никанорова (1973, 1974, 1977) и Т.С. Житеневой (1976а) позволили выявить основные формы воздействия тепловых нагрузок на ихтиоценозы водоемов-охладителей, озер, рек и водохранилищ:

1. *Прохождение рыб – взрослых, молоди и личинок – через технические системы тепловых станций и промышленных предприятий.* Гибель и травмирование рыб на заградительных решетках у водозаборов станций, а также в результате повышенного давления в насосах, накачивающих охлаждающую воду. Массовая гибель молоди и личинок рыб в конденсаторных трубах, под влиянием хлорирования воды и при прохождении водосбросных каналов. Тепловой шок и высокая доступность травмированных рыб в качестве пищевых объектов после прохождения технических систем тепловых станций.

2. *Биологическое действие повышенных температур в зонах сбросов и на смежных участках водоемов.* Скопления рыб в результате продвижения по градиенту температур до оптимальных зон (Голованов, 1996), в которых наблюдаются повышенные концентрации пищевых организмов. Преимущественная концентрация более теплолюбивых рыб (карповых, окуневых и др.), а также исчезновение из состава скоплений холодолюбивых видов (лососевых, тресковых и корюшковых) в районах сброса. Смещение фаз жизненного цикла, более раннее половое созревание рыб, ускорение роста молоди различных видов. Ярко выраженные нарушения циклов воспроизводства рыб (несоответствие между готовностью к нересту и состоянием нерестилищ, потребностью молоди в пище и состоянием кормовой базы в зонах подогретых вод).

3. *Влияние критически высоких (в диапазоне от 30 °C и выше) и низких (ниже 4 °C) уровней температуры на жизнедеятельность молоди и взрослых рыб (поведение, распределение и выживаемость) в разные сезоны года.* Уход из участков с повышенными температурами, угнетение процессов размножения, питания, роста и развития.

4. *Синергизм или воздействие различных факторов совместно с температурным.* Влияние нефтепродуктов, солей тяжелых металлов, токсикантов, а также усиление течения, размыв грунтов, возможное поступление радиоактивных веществ и бытовых загрязнений, изменение кислородного режима. Действие некоторых факторов практически полностью маскирует влияние непосредственно температуры.

При оценке действия тепловых нагрузок различной интенсивности на рыбное население водоемов, в первую очередь, необходимо исходить из общих закономерностей действия температурного фактора на пресноводные организмы. Температура, как известно, является важным абиотическим фактором среды, определяющим условия выживания, размножения, питания, роста и, в итоге, продуктивность популяций рыб. Для оценки биологического значения температуры недостаточно исследований, проводимых только в естественных водоемах. Существенно дополнить полученные в природе данные позволяет экспериментальное изучение температурных требований отдельных видов рыб. Сравнение полевых и экспериментальных материалов показывает, что реализация имеющегося у отдельной особи, популяции или вида «термоадаптационного потенциала» далеко не всегда происходит в оптимальном режиме. Гидробионты гораздо чаще вынуждены существовать в температурных условиях, заметно отличающихся от оптимальных, а иногда даже близких к пессимальным. Экспериментальные исследования, в дополнение к полевым, позволяют выявить непосредственное участие температурного фактора в жизнедеятельности водных организмов или же «взвесить» его долю при синэргическом (совместном) воздействии нескольких факторов в зонах сброса подогретых вод тепловых и атомных электростанций.

Для пресноводных рыб умеренных широт России, в том числе, обитающих в верхневолжских водохранилищах, температурный диапазон жизнедеятельности ограничен значениями приблизительно от 0 до 25–40°C. Он простирается от нижних до верхних летальных значений, включая в себя зоны эффективного размножения, питания, роста и развития. Однако все указанные процессы протекают лишь в строго определенных, «отведенных» для них температурных интервалах (рис. 9.11). Наиболее узким местом в рассматриваемой цепочке процессов является та зона, в которой осуществляется воспроизводство данного вида рыб. При некоторых значениях температуры (как высоких, так и низких) становятся невозможными процессы размножения – наблюдается резорбция икры, гибель эмбрионов и увеличение числа уродств, кроме того замедляется рост и прекращается питание (Бигон и др., 1989; Elliott, 1981).



Рис. 9.11. Эффективность процессов жизнедеятельности организмов в зависимости от температурных условий среды, схема (Бигон и др., 1989)

В естественных условиях определяют температурные области, в которых успешно протекают различные процессы жизнедеятельности, однако наиболее четкие количественные характеристики получают в эксперименте. С этой целью используется целый ряд методик, позволяющих исследовать верхние и нижние летальные, шоковые и избегаемые температуры; конечные избираемые температуры (конечный термопреферендум); оптимальные и пороговые температуры нереста, роста, питания и развития. Схема, иллюстрирующая расположение зон основных эколого-физиологических функций и их границ в пределах температурного диапазона жизнедеятельности рыб (так называемый полигон толерантности), представлена на рис. 9.12.

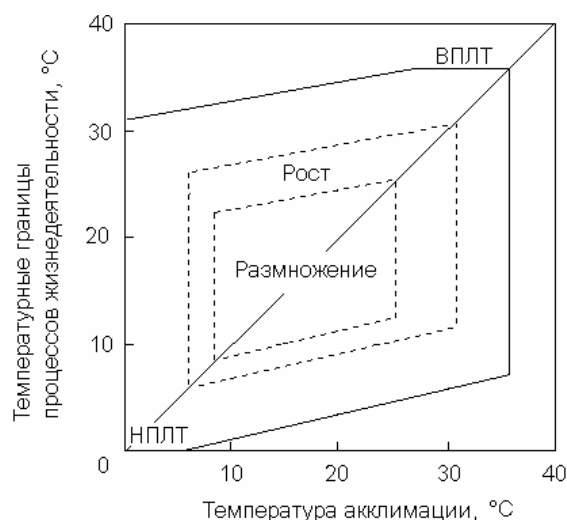


Рис. 9.12. Схематическое изображение температурных областей различных эколого-физиологических функций рыб (Fry, 1971; Elliott, 1981). ВПЛТ – верхняя, НПЛТ – нижняя пороговая летальная температура

Исходя из методологических подходов Ф. Фрая (Fry, 1971) и Дж. Бретта (Brett, 1970), все разнообразие эколого-физиологических и поведенческих параметров, отражающих температурные требования рыб, можно разделить на две основные группы. Одна из них характеризует границы жизнедеятельности (пессимум), другая – оптимальные зоны функционирования особей, популяций и видов (Лапкин и др., 1990). Ключевыми параметрами, на наш взгляд, являются, с одной стороны, летальные температуры (верхние и нижние), а с другой – оптимальные температуры роста и питания, как правило, совпадающие с конечными избираемыми температурами рыб (Голованов, 1996).

Сезонные жизненные циклы рыб представляют собой сложную цепь чередующихся и взаимосвязанных периодов размножения, нагула и зимовки. Температурные требования и потенциальные термоадаптационные возможности каждой отдельной особи, популяции или вида в целом не остаются постоянными в разные сезоны года. Кроме того, они закономерно изменяются в течение сменяющих друг друга периодов онтогенеза – эмбрионального, малькового, неполовозрелого и половозрелого организма, старения. Нередко в освоении термального «пространства» весьма существенную роль играет суточная, а также популяционная изменчивость термоадаптационных характеристик рыб.

Из 69 видов рыб, обитающих в верхневолжских водохранилищах, большинство представлено теплолюбивыми и эвритермными видами семейства карповых. Если лещ, синец и плотва обладают высокой численностью и имеют важное промысловое значение, то встречаемость других карповых рыб – уклейки, густеры, золотого и серебряного карасей, язя и чехони – существенно ниже. Прочие виды указанного семейства достаточно редки в уловах. Вторым по обилию является семейство окуневых, в котором наиболее важное промысловое значение имеют судак, окунь и ерш. Среди прочих ценных видов рыб заметную роль в промысле играет щука (семейство щуковых). К теплолюбивым следует отнести и вид-вселенец – тюлька. Особо следует отметить те виды, которые резко отличаются от эвритермных, а также более теплолюбивых карповых и окуневых по температурным требованиям. К ним относятся представители сиговых (ряпушка и редко встречающаяся пелядь), корюшковых (снеток) и тресковых (налим). Значения оптимальных и верхних летальных температур у них существенно ниже в сравнении с другими видами рыб, обитающих в верхневолжских водохранилищах.

В бассейне Верхней Волги известны 3 крупных источника теплового загрязнения – Калининская АЭС и Конаковская ГРЭС на Ивановском водохранилище, а также Костромская ГРЭС на Горьковском водохранилище. Из них наиболее изучены зоны сброса подогретых вод обеих тепловых электростанций, а также смежные районы водохранилищ (в период с 1965 по 2000 гг.). Имеется отрывочная информация о «точечных» источниках «термального загрязнения» в результате работы крупных промышленных предприятий (например, Череповецкого промышленного комплекса на Рыбинском водохранилище, отдельных ТЭЦ вблизи крупных городов – Калинин и Ярославля), однако подробных исследований источников тепловых сбросов практически не проводилось. Различные аспекты влияния вод с повышенной температурой на жизнедеятельность молоди и взрослых рыб будут рассмотрены на примере исследований, проведенных в акваториях, прилегающих к Конаковской (Бергельсон, 1977; Бойцов, 1977; Ефимова, 1977; Никаноров, 1974, 1977; Поддубный и др., 1995 б; Саппо, 1977; Филон, 1977) и Костромской ГРЭС (Житенева, 1976 б, Кияшко и др., 1985; Комплексная оценка..., 1992 а, б; Поддубный, 1991; Поддубный и др., 1985, 1995а, Сулимов, 1974, 1977; Сулимов, Хижинская, 1977).

Конаковская ГРЭС расположена на берегу Ивановского водохранилища возле г. Конаково. Для охлаждения агрегатов Конаковской ГРЭС мощностью 2400 МВт используются воды водохранилища, забираемые двумя береговыми насосными станциями с подачей воды по 45 м³/с каждая. За год станции перекачивают до трех объемов Ивановского водохранилища. Теплоэлектростанция вступила в эксплуатацию с 1967 г. (рис. 9.13).



Рис. 9.13 Акватория сильно (1), умеренно (2) и слабо (3) подогретых вод в районе Конаковской ГРЭС в июле 1970 г. (Курдина, 1976)

Выделяют (Никаноров, 1977) зону сильного подогрева, включающую сбросной канал и Мошковичский залив (длина залива 3 км, площадь 70 га), а также зону слабого (переменного) влияния подогретых вод (длина летом до 15, зимой до 25 км, площадь от 1000 до 1500 га в зависимости от метеорологических условий). В самом заливе в летний сезон года температуры воды достигают 31–32°C, превышая контрольные значения почти на 8°C (зимой на 11°C), тогда как летом в зоне слабого влияния превышение температуры в сравнении с участками водохранилища без нагрева равно 2–5°C (Никаноров, 1977). Нарушения гидрологического и гидрохимического режима в зонах подогрева сопровождаются и достаточно сильными изменениями кормовой базы рыб (Поддубная, 1974).

В течение ряда лет, в основном в период с 1965 по 1980 гг., были осуществлены комплексные исследования по проблеме влияния тепловых станций на экосистему Ивановского водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1975; Никаноров, 1977). Изучение теплового загрязнения проводилось главным образом Институтом биологии внутренних вод РАН и Верхневолжским отделением ГосНИОРХ. Из 30 видов рыб, обитающих в Ивановском водохранилище, 25 встречаются в уловах вблизи участка сброса подогретых вод. Полномасштабные исследования рыбных скоплений, поведения и распределения рыб, их роста и урожайности на участках теплового сброса (Бойцов, 1977), половых циклов рыб (Ефимова, 1977), эффективности и экологии нереста рыб (Бергелсон, 1977), физиологических показателей плотности при повышенных температурах (Филон, 1977), а также численности и биологии леща под влиянием теплых вод (Саппо, 1977) позволили Ю.И. Никанорову сформулировать основные закономерности влияния сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на рыбные сообщества Ивановского водохранилища.

Изменяется видовой состав рыб, обитающих на подогреваемых участках, увеличивается численность рыб бореально-равнинного и понтокаспийского пресноводных фаунистических комплексов. Существенно возрастает и численность малоценных теплолюбивых рыб (красноперки, густеры, плотвы, уклейки). Как правило, в уловах присутствуют лещ, плотва, окунь – типичные обитатели районов термального загрязнения (Вирбицкас, 1988). В районе сброса подогретых вод образуются зимние и весенние скопления, состоящие из молоди и взрослых особей. Реофильные виды – язь, жерех и голавль – присутствуют в уловах круглый год. Из ценных видов увеличивается численность судака, леща, карпа, сома и карася. Происходит образование локальных группировок рыб аналогично тому, как это отмечено Ю.Б. Вирбицкасом (1988) для водоемов-охладителей Литовской ГРЭС и Игналинской АЭС (Литва).

Половая зрелость у рыб, например у леща и плотвы, наступает в более раннем возрасте и при меньших размерах (Саппо, 1977). Ускоряется созревание половых продуктов, а нерест сдвигается на более ранние сроки. В ряде случаев отмечены неблагоприятные температурные условия для развития икры щуки, язя и окуня, а также холодолюбивых видов (налима, сиговых и снетка), что приводит к угнетению, либо полному исчезновению последних из рыбных сообществ. По данным О.В. Халатян (1972а, б), у плотвы и окуня из районов теплых вод Конаковской ГРЭС под воздействием повышенной температуры (летом на 4–6, а зимой до 8–10°C) происходят существенные нарушения воспроизводительной системы. Сдвигаются сроки наступления и продолжительность отдельных стадий зрелости. Ооциты старшей генерации вступают в период трофоплазматического роста неодновременно, асинхронность сохраняется и до конца созревания половых желез. Это явление рассматривается как патологическое.

Как правило, в зоне сильного и слабого нагрева вод увеличивается период нагула, рыбы младших возрастных групп растут быстрее, иногда отмечается периодичность в темпе роста на протяжении года – резкие усиления и ослабления роста рыб. В то же время, при температурах воды выше 28°C рост рыб, в частности леща, замедляется (Саппо, 1977). Для плотвы (Филон, 1977) в зоне теплых вод сложились благоприятные условия

для жизнедеятельности. Характер питания и упитанность рыб, обитающих на прогреваемых участках водохранилища, существенно отличаются от таковых у рыб из районов с нормальными температурными условиями. Повышенный температурный режим приводит к резкому усилению заражения рыб различными видами паразитов, в частности лигулой.

Исследованиями А.Г. Поддубного с соавторами (1995 б) было выявлено негативное влияние водозаборов Конаковской ГРЭС на численность молоди различных видов. В основном попаданию в водозаборы подвержена молодь окуневых и карповых рыб с воспроизводственных участков вышерасположенного Шошинского плеса. В район подогретых вод она попадает в результате покатной миграции с июня по октябрь с пиками в начале и конце лета. В урожайный год через створ водозаборов Конаковской ГРЭС проходит около 154 млн. экз. молоди, рыб, а в неурожайный – всего 2.1 млн. экз. (расчетные величины). В первом случае на водозаборах обнаруживается около 2–2.5 млн. экз. погибшей молоди (1.6% от общей численности покатников), во втором – около 0.5 млн. экз. (примерно 24%). Таким образом, при дефиците молоди в водохранилище, т.е. в неурожайный год, ущерб, наносимый водозаборами ГРЭС, существенно возрастает.

При оценке степени влияния тепловых сбросов Конаковской ГРЭС на рыбные популяции следует учитывать тот факт, что Ивановское водохранилище относится к сравнительно небольшим водоемам (площадь его зеркала составляет всего 327 км²), в результате чего при расчете рыбопродуктивности и других общих ихтиологических показателей всегда необходимо учитывать различные аспекты воздействия термального загрязнения. К сожалению, в последние два десятилетия экологический мониторинг Конаковской ГРЭС и ее влияния на экосистему Ивановского водохранилища прерван, а отдельные частные исследования не позволяют восстановить многолетнюю динамику изменений в поведении, распределении и жизнедеятельности рыб, обитающих в измененных температурных условиях уже более 30 лет.

Костромская ГРЭС. одна из крупнейших тепловых электростанций России и Европы, расположена на правом берегу среднего участка Горьковского водохранилища (площадь зеркала 1591 км²), вблизи г. Волгореченска. КГРЭС находится ниже по течению относительно двух крупных промышленных городов – Ярославля и Костромы, в 55 км ниже Костромского расширения, являющегося важным воспроизводственным участком для различных видов рыб.

Общая мощность станции – 3600 МВт. Строительство ее осуществлялось в 3 очереди. С 1969 по 1973 гг. были введены 1-я и 2-я очереди из 8 энергоблоков мощностью по 300 МВт (по два в 1969 и 1970 и по одному в 1971 и в 1973 гг.). Сброс подогретых вод с данных агрегатов осуществляется в устьевую часть р. Шачи, откуда воды с повышенной температурой и большой скоростью течения попадают непосредственно в русло Волги (рис. 9.14).

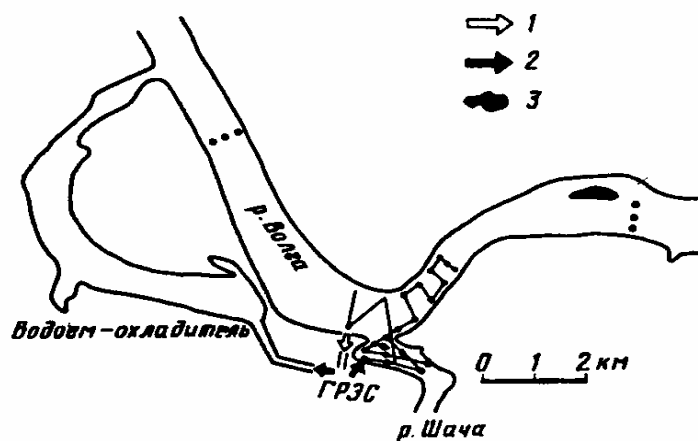


Рис. 9.14. Карта-схема расположения сбросов вод с повышенной температурой в районе Костромской ГРЭС (Поддубный и др., 1995а): 1 – водозабор ГРЭС, 2 – сбросы подогретых вод, 3 – острова

Уникальный головной энергоблок мощностью 1200 МВт (с учетом возможной перегрузки до 1300 МВт) – один из самых мощных в мире – введен в эксплуатацию в декабре 1980 г. Сброс подогретых вод 3-й очереди КГРЭС осуществляется в водоем-охладитель, искусственно сформированный из старицы и устьевого участка р. Кешки, площадью около 520 га, протяженностью около 7 км и шириной 500–800 м, с последующим выходом вод повышенной температуры через узкий канал (шириной всего 20–30 м) в Волгу на участке несколько выше водозабора. С 1975 по 1980 гг. на компенсационной основе введено в строй Волгореченское производственно-экспериментальное рыбоводное хозяйство для выращивания товарной рыбы и рыбопосадочного материала (участок на р. Шача и еще один – на водоеме-охладителе р. Кешка). Забор воды осуществляется с помощью глубинного технического устройства и 3 береговых насосных станций.

Фактически, в районе Костромской ГРЭС существует не один, а два сброса вод повышенной температуры, различающихся по характеру действия и сопутствующим факторам. Система охлаждения агрегатов ГРЭС при максимальной нагрузке обеспечивается забором воды из русла Волги с расходом примерно 120 м³/с. Сбросы распределяются следующим образом: в водоем-охладитель (расход воды 40 м³/с) и в устьевой участок р. Шачи (расход 80 м³/с). Наиболее тщательно влияние теплового загрязнения на гидрологию, гидрохимию и биологию гидробионтов изучалось в период с 1965 по 1973 и с 1976 по 1981 гг. и в отдельные годы до 1991 г. научными коллективами Института биологии внутренних вод АН СССР, Горьковского отделения «Теплопроект» и ГосНИОРХа, что было связано как с проектированием, так и с пуском соответствующих очередей электростанции, а также в связи с возникшей проблемой попадания большого количества молоди и личинок рыб на заградительные решетки водозаборных устройств КГРЭС.

В 1987–1988 гг. силами сотрудников ГосНИОРХа выполнен цикл исследований с целью разработки рекомендаций по повышению рыбопродуктивности водоема-охладителя путем вселения на нагул растительноядных других ценных видов рыб, а также рекомендаций по рациональной эксплуатации его рыбных запасов. В 1992 г. в мае и августе учеными ИБВВ РАН было выполнено комплексное обследование участка Горьковского водохранилища от п. Красный Профинтерн (выше г. Костромы) до г. Плес, включая район воздействия подогретых вод КГРЭС (Комплексная оценка..., 1992 а, б).

Влияние повышенных температур на водную экосистему водохранилища ограничено участком протяженностью от 17 (летом) до 30 км (зимой). В летний период в заливе р. Шачи (район сброса) превышение температуры воды по сравнению с контрольными участками на русле достигает 5–7°C, а в зимний – от 2 до 10°C. Исследования, выполненные различными авторами за период с 1965 по 1992 гг. (Житенева, 1976 б; Кияшко и др., 1985; Комплексная оценка..., 1992 а, б; Поддубный, 1991; Поддубный и др., 1985, 1995а; Сулимов, 1974, 1977; Сулимов, Хижинская, 1977), позволяют сделать некоторые выводы о степени влияния подогретых вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну, видовой состав, распределение, численность и поведение рыб, а также об особенностях их нереста, роста и питания.

1. Соотношение взрослых рыб в зоне теплых вод, как и в районе Конаковской ГРЭС, изменилось в сторону увеличения численности теплолюбивых (уклейка, густера, красноперка) и эвритермных (лещ, плотва) видов, в первую очередь, благодаря привлечению указанных видов из неотепляемых участков водохранилища. Кроме того, соотношение видов рыб в подогретых водах изменялось и по сезонам года: летом, в период максимальных температур, резко увеличивалась численность малоценных теплолюбивых видов, например, уклейки (первое место по численности в уловах), плотвы (второе место), лещ (третье), а также густеры и окуня. На участках водохранилища вне зоны теплового воздействия в летний и осенний периоды в уловах преобладал лещ. Значение доминирующих по численности видов рыб – леща, плотвы, окуня, ерша и уклейки – составляло в 1982 г.: в районе Костромской ГРЭС (р. Шача) – 89%; в районе подводного канала – 91%; на сетях насосных сооружений – 73%.

Промысловая рыбопродуктивность формируется в основном за счет рыб-бентофагов, доля которых в уловах составляет до 80%.

Судя по траловым (Базаров, Голованов, в печати), сетным и неводным уловам в зонах, прилегающих непосредственно к участкам сброса теплых вод, в зоне подогретых вод уменьшения численности рыб не происходит, напротив, концентрация рыб здесь довольно высока. Так, в 1982 г. плотности рыбных скоплений в районе Костромской ГРЭС (Кияшко и др., 1985; Поддубный и др., 1985) достигали 172 кг/га, в том числе 164 кг/га у донных рыб. Вместе с тем, весной и летом 1992 г. расчетные плотности рыб придонного комплекса не превышали величины в 24 кг/га. Следует также отметить более высокие плотности рыбных скоплений на участках несколько выше и ниже Костромской ГРЭС (Базаров, Голованов, в печати; Поддубный и др., 1995а).

2. Видовой состав сеголетков рыб в зоне теплых вод в целом сходен с составом сеголетков на неотепляемых участках. Тем не менее, в летние месяцы, при подъеме температур воды до уровня 28–29°C иногда происходит падение численности молоди леща. Одна из очевидных причин этого – падение биомассы и гибель зоопланктона, по аналогии с тем, как это происходило и в зоне действия Конаковской ГРЭС (Ривьер, 1975).

3. Под воздействием повышенной температуры происходит смещение сроков нереста у большинства видов рыб, окончание которого происходит на 1–3 нед раньше, чем на контрольных участках с естественным термическим режимом (Сулимов, 1977).

4. Рост леща в возрасте 2–5 лет в зоне подогретых вод (р. Шача) по сравнению с участками водохранилища вне зоны теплового воздействия замедлен, что объясняется неудовлетворительным состоянием кормовой базы для леща (Житенева Т.С., 1976 б) или сильной зараженностью младших возрастных групп лигулой (до 80%). В то же время, по некоторым данным в зоне влияния сбросных подогретых вод в целом наблюдается более интенсивный рост молоди большинства видов (Сулимов, 1977; Сулимов, Хижинская, 1977). Характерно, что определение возраста лещей из зоны подогретых вод затруднено в результате нарушения структуры чешуи в зимний период и после заболевания лигулой (Житенева, 1976 б).

5. В заливе р. Шача, в водоеме-охладителе р. Кешка и на смежных русловых участках обнаружена высокая интенсивность заражения леща и плотвы лигулезом.

Как и Конаковская ГРЭС, Костромская тепловая электростанция наносит большой ущерб рыбным запасам в результате попадания молоди и личинок рыб в водозаборные сооружения. По некоторым данным (Поддубный,

1991), на сетках водозабора КГРЭС отмечено более 38 видов рыб, при этом численность погибших особей колеблется от 103 тыс. экз. в 1986 г. до 70 млн. экз. в 1978. Чаше других гибнут судак, окунь, лещ, плотва; реже – снеток, ерш, уклея. В отдельные годы погибает до 9% от общего числа (Сулимов, 1977).

Своеобразный характер распределения неполовозрелых и половозрелых особей леща в районе тепловых сбросов выявлен в результате мечения рыб (Сулимов, 1974, 1977). Взрослые лещи заходят в водоем-охладитель на нерест, после чего скатываются для нагула на близлежащие участки русла Волги. В непосредственной близости от мест сброса обитают группы леща в возрасте до 5 лет. Так, в середине мая 1992 г. в траловых уловах на русле Волги у Костромской ГРЭС при температуре воды около 10°C (на 5–6°C ниже, чем в водоем-охладителе) преобладали уже отнерестившиеся самцы и самки (Базаров, Голованов, в печати). Следует отметить особую роль сбросов подогретой воды в формировании локальных популяций леща и плотвы аналогично тому, как это происходит в теплых водах Литовской ГРЭС и Игналинской АЭС в Литве (Вирбицкас, 1988) и, очевидно, вблизи Конаковской ГРЭС в Ивановском водохранилище.

Если отловы сетями, неводом и мальковой волокушей дают представление о характере распределения рыб и видовом составе рыбных популяций, то применение современных гидроакустических методов позволяет получать точные количественные характеристики плотности популяций и картину распределения рыб (рис. 9.15, 9.16).

Подробные гидротермические исследования района Костромской ГРЭС (Поддубный и др., 1995а) показали, что наибольшее тепловое влияние на речной участок Горьковского водохранилища оказывает сброс теплых вод в устье р. Шачи. В летний сезон распространение подогретых вод по руслу Волги прослеживается на расстоянии до 6 км вниз по течению. Ширина шлейфа достигает 500 м, наибольшие горизонтальные перепады температур наблюдаются в мае и составляют 7.3°C.

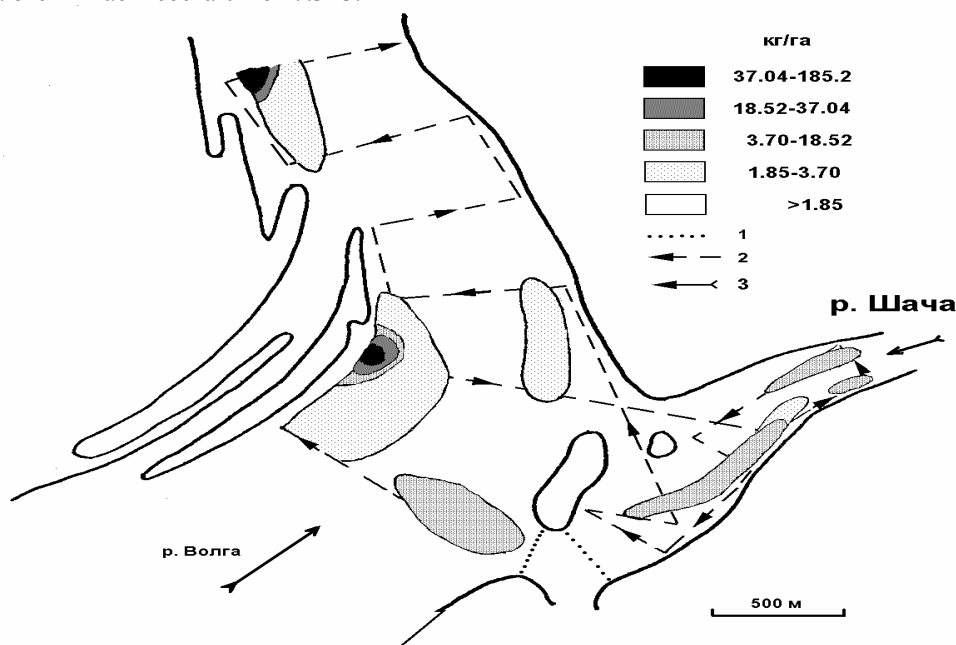


Рис. 9.15. Карта-схема распределения крупных эхомишеней (от рыб) на участке р. Волги у Костромской ГРЭС (Базаров, Голованов, в печати): 1 – плавающие мосты, 2 – трансекты эхолотной съемки, 3 – направление течения рек

При комплексном гидроакустическом и траловом обследовании (Базаров, Голованов, в печати) русловой части средней зоны Горьковского водохранилища (от Костромского расширения до г. Плес) установлено, что для стрежневой части обследованной зоны характерны очень низкие плотности рыб пелагического комплекса, менее 2 кг/га. Высокие скорости течения воды на стрежне и смежных с ним участков русла р. Волги образуют зону транзитного переноса, определяя характерные особенности распределения рыб пелагического комплекса.

Плотности рыб придонного комплекса (биомасса на единицу площади) на обследованном участке на один-два порядка выше, чем плотности пелагических рыб. Основу придонного комплекса составляет лещ. В зоне влияния стока подогретых вод в р. Шаче плотность рыб в толще воды оказалась значительно выше, чем на русловой части смежных районов Горьковского водохранилища.

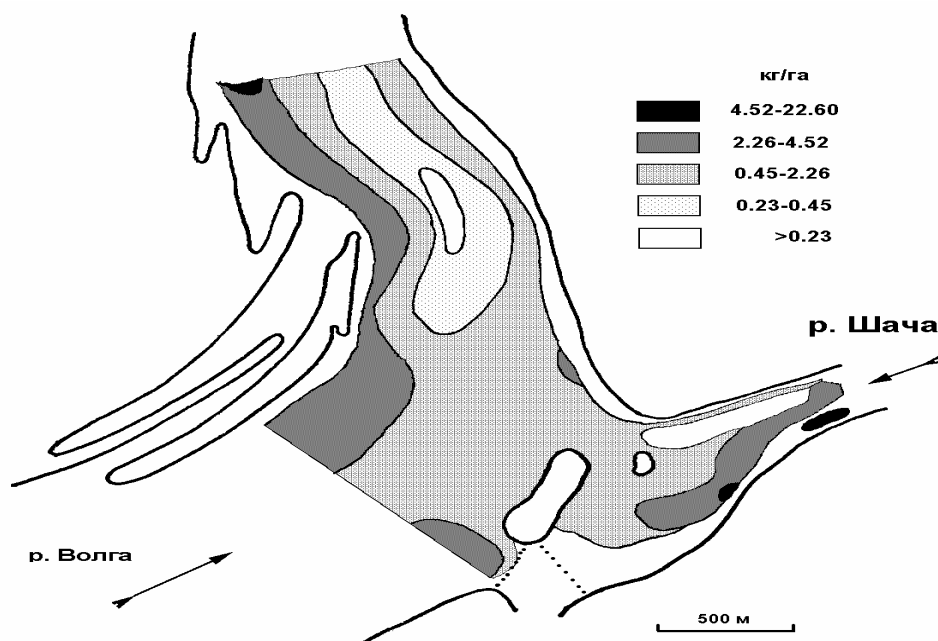


Рис. 9.16. Карта-схема распределения мелких эхомишеней (от рыб) на участке р. Волги у Костромской ГРЭС. (Базаров, Голованов, в печати). Условные обозначения те же, что и на рис. 9.15

В целом характер распределения скоплений рыб на русле и в районах сбросов различен: на русле наблюдается увеличение плотностей скоплений вдоль берегов, в зонах сбросов – привлечение рыб, особенно более мелких особей, в водоеме-охладителе распределение более равномерно по сравнению с аналогичным в устьевой части р. Шачи и на русле. На участках термальных сбросов с высокими скоростями течения распределение привлеченных на температурный фактор скоплений рыб (например, на устьевом участке р. Шачи и смежном русловом участке р. Волги) приобретает мозаичный характер в виде отдельных пятен с высокой плотностью, чередующихся с соседними пустыми участками.

Половозрелые и созревающие лещи, выловленные в русле водохранилища на участке влияния подогретых вод, существенно отличались от лещей, выловленных на выше- и нижерасположенных участках по ряду биологических показателей (соотношение числа самцов и самок; длина тела, жирность и упитанность одновозрастных особей; зависимость упитанности от возраста рыб).

Разница температур воды в 5–8°C, существующая между русловыми участками, прилегающими к Костромской ГРЭС и зонами непосредственных тепловых сбросов, создает условия для привлечения (по градиенту фактора) в водоем-охладитель р. Кешка и устьевой участок р. Шачи, молоди и неполовозрелых особей рыб. Взрослые лещи в весенний период года используют водоем-охладитель в качестве воспроизводственного для более раннего нереста в сравнении с другими участками. В целом, сброс подогретых вод Костромской ГРЭС не оказывает негативного воздействия на условия обитания рыб в смежных русловых участках Волги.

В последние годы систематических исследований влияния подогретых вод на рыбные популяции Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС не проводилось. Вместе с тем, существенное потепление климата, ряд жарких лет и теплых зим, а также изменение температурного режима в весенне-осенние периоды года в ряде случаев приводят к критическим ситуациям в районе КГРЭС. Так, например, в 2001 г. после продолжительного стояния жары в августе (температура воды в садках рыбоводного хозяйства на уровне 31–33°C) и дальнейшего подъема температуры произошла массовая гибель маточного стада осетровых (Голованов, Васюра, в печати). В 1992 г. в осенний период при резком снижении температуры воды с 11 до 2°C в садках рыбоводного хозяйства отмечена гибель карпа.

В связи с проникновением видов-вселенцев, в частности каспийской тюльки, в водоемы Верхней Волги представляет существенный интерес оценка возможной роли сбросов тепловых станций, как возможных биотопов-резерватов для обитания теплолюбивых и эвритермных видов, а также районов формирования внутривидовых группировок рыб. В силу того, что практически в каждом крупном городе, расположенном на берегах Волги и верхневолжских водохранилищах, присутствуют слабо изученные «точечные» участки термального загрязнения (районы ТЭЦ и крупных промышленных предприятий), можно говорить о наличии в бассейне Верхней Волги целого ряда объектов для дальнейших исследований по указанной проблеме.

Участки теплых сбросов и прилегающие к ним районы вносят большой вклад в разнообразие рыбных сообществ, обеспечивая «резервное» сохранение тех видов, оптимальные зоны жизнедеятельности которых расположены в диапазоне температур от 23 до 28–30°C. К ним в первую очередь относится большая группа карпо-

вых и окуневых видов рыб – основных обитателей верхневолжских водоемов. Кроме того, следует учитывать характер распределения рыб по градиенту температур, а также возможность использования ими (за счет нагульных и нерестовых миграций) всего богатства термальных биотопов, существующих в районах действия подогретых вод ГРЭС и АЭС (Голованов, 1996; Голованов и др., 1997). Таким образом, несмотря на локальный характер действия на экосистемы, подогретые воды вносят весомый вклад в формирование численности популяций массовых видов рыб, обитающих в водохранилищах.

3.4.4. Паразиты рыб

Термальное загрязнение водоемов оказывает большое влияние на популяции паразитов рыб как пойкилотермных организмов. В ходе исследований, проведенных на подтопляемом участке Ивановского водохранилища (Мошковичский залив, около д. Корчева) было замечено, что моногеней из этого района значительно мельче паразитов из других зон водохранилища. Специально проведенные промеры восьми параметров хитиноидных структур прикрепительного диска паразитов позволили выявить статистически достоверное уменьшение размеров у четырех видов моногеней рода *Dactylogyrus* (*D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *D. zandti*) из Мошковичского района по сравнению с другими участками Ивановского водохранилища (Жарикова, Степанова, 1998).

В качестве примера морфологической изменчивости в ответ на термальное загрязнение можно рассматривать своеобразную реакцию у копепоид *Ergasilus sieboldi*, обнаруженных на леще и густере Ивановского водохранилища. Рачки из районов с разным термальным режимом отличались по форме и степени зрелости яйцевых мешков. У копепоид из термальной зоны хорошо развитые яйцевые мешки с плотно лежащими в них яйцами находились в основном на IV стадии развития. Яйцевые мешки у *E. sieboldi* из других участков водохранилища были мельче и находились на II–III стадиях развития (яичники наполнены яйцами, но яйцевые мешки отсутствуют).

По всей видимости, у моногеней и копепоид адаптация к термальному загрязнению происходит путем ускорения цикла развития. Моногеней становятся половозрелыми, не достигнув размеров, характерных для взрослых особей в нормальных условиях. У копепоид в условиях повышенных температур происходит ускоренное созревание половых желез.

3.5. Закисление

Среди водоемов бассейна верхней Волги существенное воздействие антропогенного закисления испытывают небольшие озера, расположенные в верховьях р. Суды и на полуострове между Моложским и Шекнинским плесами Рыбинского водохранилища. В этом районе сильно закисленные озера с pH воды ниже 5 составляют более 10% от общего количества водоемов (Комов и др., 1997). В настоящем сообщении использованы материалы исследований 1989–1995 гг. по двум группам озер этого района (24 водоема), описание которых приведено в табл. 9.25. Наиболее подробно исследованы озера Дарвинского заповедника, на водоемах верховьев р. Суды изучали только химический состав воды, зоопланктон и рыб.

Влияние закисления на круговорот органического вещества и трофическую сеть озер. Разрушение гидрокарбонатов в воде при pH ниже 5.3 представляет собой важнейшее следствие закисления водоемов, вызывающее каскадные эффекты во всех водных сообществах (Лазарева и др., 1998 а, б; 2000а). При этом происходит снижение концентрации неорганического углерода и фотосинтетической активности водной растительности. В ограничение фотосинтеза свой вклад вносит также сокращение притока фосфора и азота с водосбора вследствие низкой скорости минерализации органического вещества в закисленных почвах (Лазарева и др., 1999, 2000 а, б). В сильно закисленных озерах Верхне-Волжского региона отмечены низкое содержание фотосинтетического пигмента (1–6 мкг/л) и максимальная скорость фотосинтеза фитопланктона 0.4–0.5 мг O₂/(л·сут), что характеризует их как олиготрофные (Минеева, 1994). В то же время, нейтральные озера (pH > 6.5) по этим показателям классифицируются как мезотрофные и эвтрофные (19–77 мкг/л и 1.7–5.8 мгO₂/(л·сут) соответственно). Таким образом, при закислении происходит снижение трофического статуса водоемов.

Аэробная деструкция, отражающая суммарное дыхание планктонного сообщества, в закисленных водоемах представлена повышенными значениями, соизмеримыми со скоростью фотосинтеза или превышающими ее. Высокая интенсивность дыхания планктона определяется бактериальной деструкцией, которая составляет 87% от общей (Лаптева, Гаврилова, 1994). При закислении происходит изменение баланса важнейших экосистемных процессов продуцирования и деструкции органического вещества. Разрушение органического вещества начинает преобладать над его образованием, что усиливает зависимость экосистем озер от притока вещества с водосбора и роль сообществ гетеротрофных организмов. Эти воздействия, которые обычно называют эффектами «снизу», имеют преобладающее значение в изменении состава и структуры биотических сообществ закисленных озер (Лазарева и др., 1998а, 2000а).

Таблица 9.25

Описание озер

Озеро	Площадь, км ²	Гидрологический	pH	Содержание РОВ,	Индекс
-------	--------------------------	-----------------	----	-----------------	--------

		режим		мгС/л	эвтрофирования (E)
Озера верховьев р. Суды					
1. Саргозеро	0.1	Сточное	7.2	21	0.07
2. Кодозеро	0.5	Проточное	6.5	16	0.42
3. Нажмозеро	2.0	Проточное	5.9	8	0.07
4. Чаймозеро	0.5	Сточное	5.3	34	0.02
5. Чернозеро	0.4	Сточное	5.1	16	0.09
6. Кленозеро	0.6	Сточное	5.0	8	0.08
7. Малое	0.04	Сточное	5.0	6	0.08
8. Пяжозеро	10.0	Проточное	4.8	7	0.17
9. Черное	0.2	Замкнутое	4.7	16	0.02
10. Шамшозеро	0.3	Замкнутое	4.1	21	0.01
Озера Молого-Шекснинской низины (Дарвинский заповедник)					
1. Хотавец	1.6	Сточное	5.6–10.0	8–33	1.45
2. Изможевское	0.6	Проточное	6.3–7.6	28–29	2.29
3. Кривое	0.05	Сточное	5.2–7.3	22–83	2.76
4. Высоцкое	0.08	Сточное	6.3–7.0	46–60	0.25
5. Мороцкое	6.4	Проточное	5.8–7.0	14–27	3.00
6. Святое	0.14	Сточное	4.4–6.9	32–51	1.23
7. Долгое	0.48	Сточное	4.8–6.8	20–36	0.15
8. Островское	0.16	Сточное	4.3–6.0	19–42	0.27
9. Мотыкино	0.02	Замкнутое	3.8–5.0	1–12	0.23
10. Дубровское	0.19	Замкнутое	3.5–5.0	16–35	0.17
11. Змеиное	0.005	Замкнутое	4.1–5.0	11–28	0.31
12. Дорожив	2.0	Замкнутое	4.1–4.8	2–11	0.09
13. Утешково	0.04	Замкнутое	4.0–4.8	16–31	0.15
14. Темное	0.2	Замкнутое	3.9–4.7	4–22	0.06

При закислении наблюдается обеднение видового состава рыб. Так, в озерах бассейна Верхней Волги с рН воды ниже 5 остаются только окунь и щука. Это обусловлено совместным влиянием высокой концентрации ионов водорода, ионной формы алюминия и дефицитом кальция в воде на физиологические процессы ионного обмена у рыб закисленных озера (Комов, 1999). Исчезновение большинства видов рыб – хищников высшего трофического уровня – приводит к изменению структуры остальных сообществ. Это воздействие можно рассматривать как эффекты «сверху». В малых озерах региона они выражены слабее, чем эффекты «снизу» вследствие перехода рыбацких окуня и щуки на питание организмами планктона и бентоса (Жгарева, Комов, 2000). При этом указанные виды замещают исчезнувших карповых рыб в трофической сети.

Влияние закисления на состав видов и видовое богатство флоры и фауны. В сильно закисленных озерах (рН < 5) обнаружено 165 видов фитопланктона (Корнева, 1994), 92 – зоопланктона (Лазарева, 1994), 79 – мейобентоса (Гусаков, 2000 б), 44 – макрозообентоса (Иванов, 1996), 30 – фауны обрастаний твердых субстратов (Скальская, 1994) и 91 – литоральной макрофауны зарослей водных растений (Н.Н. Жгарева, устн. сообщ.). Это составляет 67–118% от суммарных списков видов флоры и фауны незакисленных водоемов и свидетельствует о значительном видовом разнообразии населения озер, подверженных влиянию закисления вод. Наиболее богаты видами в закисленных озерах оказались пограничные фауны (экотоны) мейобентоса и обрастаний, число видов в них превышало отмеченное для нейтральных водоемов. Это, очевидно, связано с характерным для закисленных водоемов относительно высоким содержанием кислорода у дна и в верхнем горизонте илов, способствующим распространению оксифильных видов (Лазарева и др., 1998 б).

Наименьшее сходство состава видов закисленных и незакисленных озера (не более 40%) отмечено для флоры фитопланктона, фауны бентоса (30%) и обрастаний (30–40%). Индексы сходства макрофауны зарослей превышают 50%, а для фауны зоопланктона достигают 88%. Макрофауна бентоса, обрастаний и зарослей закисленных озера представлена в основном (85%) вторичноводными видами (насекомые). Эти виды в экстремальных условиях имеют преимущества для расселения и поддержания высокой численности по сравнению с первичноводными, поскольку их взрослые формы обитают в воздушной среде, что резко увеличивает возможность миграции от водоема к водоему и повторного их заселения. Таким образом, наибольшие трансформации видового состава при закислении происходят во флоре фитопланктона, фауне обрастаний, а также фаунах макро- и мейобентоса. Менее всего изменяется фауна зоопланктона, что вызвано преобладанием в малых озерах широко распространенных эврибионтных видов, устойчивых ко многим факторам среды (Лазарева, 1994).

Направление изменений состава видов флоры и фауны определяется преимущественно снижением трофического статуса закисленных водоемов. Наиболее отчетливо это прослеживается в планктоне. В закисленных озерах увеличивается доля олигосапробных видов фитопланктона, характерных для низкопродуктивных озера, а также специфических видов (ацидофилов и ацидобионтов), свойственных исключительно закисленным биотопам. В нейтральных водоемах фитопланктон представлен β-мезосапробными формами (Корнева, 1994). В со-

обществах зоопланктона закисленных озер увеличивается встречаемость видов-индикаторов олиготрофии, для индикаторов эвтрофии этот показатель снижается. Трофический индекс E , отражающий соотношение индикаторов эвтрофии и олиготрофии при $pH < 6.5$ переходит от значений, характерных для эвтрофных вод ($E > 1.5$), к значениям ($E < 0.5$), свойственным олиготрофным и слабо мезотрофным (см. табл. 9.25).

Доминирующие таксономические и трофические группы сообществ. Помимо изменения встречаемости ряда индикаторных видов, при закислении водоемов наблюдается перераспределение обилия между видами в сообществах, которое приводит к частичному или полному замещению одних доминантных форм другими. Иными словами, происходит изменение состава наиболее многочисленных видов, а также таксонов более высокого порядка (родов, отрядов и т.п.) и даже целых трофических групп. В сообществах фитопланктона закисленных озер синезеленые и диатомовые водоросли замещаются зелеными, золотистыми и криптофитовыми (табл. 9.26). В сообществах зоопланктона этих водоемов доминируют клadoцеры и диаптомиды (80–90% от суммарной численности), тогда как в нейтральных водоемах по численности преобладают коловратки (60–85%) (Lazareva, 1995). Состав доминантных видов внутри таксономических групп зоопланктона также меняется. Из табл. 9.27 следует, что в сильно закисленных озерах в качестве доминантов наиболее часто встречаются первые пять видов рачков и первые два вида коловраток. Остальные доминируют в слабо закисленных и нейтральных озерах с pH воды выше 6.5. Основная трофическая группа зоопланктона в закисленных озерах представлена фильтраторами. Хищные клadoцеры и, особенно, пелагические копеподы подотряда *Cyclopoida* отсутствуют или немногочисленны. В нейтральных водоемах хищные циклопы родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops* входят в число доминантов (см. табл. 9.27).

Таблица 9.26

Средняя относительная биомасса (%) различных отделов водорослей в закисленных и незакисленных озерах (Корнева, 1994)

Отдел водорослей	Закисленные озера ($pH < 7$)	Незакисленные озера ($pH > 7$)	Уровень значимости
Зеленые	46.7±5.9	12.7±4.8	< 0.05
Золотистые	17.2±4.7	2.9±1.7	< 0.05
Криптофитовые	16.1±3.8	3.8±1.6	< 0.05
Диатомовые	9.3±3.0	19.8±5.2	< 0.10
Синезеленые	2.4±1.5	39.1±9.1	< 0.05

Таблица 9.27

Доминирование видов зоопланктона при различном уровне pH воды

Доминантный вид (относительная численность > 5%)	Суммарное число встреч	Встречаемость с учетом числа наблюдений, %		
		pH < 5.3	pH 5.4–6.4	pH > 5.6
Ракообразные				
1. <i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin*	47	90	10	0
2. <i>Holopedium gibberum</i> Zaddach*	37	72	0	28
3. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> O.F. Müller*	54	65	21	15
4. <i>Bosmina longispina obtusirostris</i> Sars*	63	75	19	6
5. <i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg*	155	65	24	6
6. <i>Eudiaptomus gracilis</i> G.O. Sars*	32	5	39	56
7. <i>Daphnia cristata</i> G.O. Sars*	32	2	34	64
8. <i>Daphnia galeata</i> G.O. Sars	5	0	0	100
9. <i>Chydorus sphaericus</i> O.F. Müller	13	0	0	100
10. <i>Bosmina coregoni coregoni</i> Baird	15	0	0	100
11. <i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus*	35	2	26	72
12. <i>Thermocyclops oithonoides</i> G.O. Sars*	34	5	37	58
Коловратки				
1. <i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin*	83	73	15	12
2. <i>Conochilus hippocrepis</i> Schrank	12	50	25	25
3. <i>Polyarthra minor</i> Voigt	15	12	38	50
4. <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse*	39	27	27	46
5. <i>Keratella cochlearis</i> Gosse*	73	3	35	62
6. <i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	16	17	29	54
Число проб	240	63%	12%	25%

Примечание. * – для отмеченных видов достоверно ($P < 0.05$) изменение численности по градиенту pH (Лазарева, 1998).

Макробентос водоемов с низким уровнем pH воды отличается от незакисленных высокой долей в суммарной биомассе оксифильных ручейников-детритофагов, обитающих на поверхности грунта (табл. 9.28). В сообществах мейобентоса этих озер преобладают оксифильные рачки *Acantholeberis curvirostris* O.F. Müller и *Diacyclops nanus* Sars (56–80% суммарной биомассы). В нейтральных озерах основную биомассу мейобентоса

образуют копеподиты циклопов (роды *Cyclops*, *Thermocyclops*) в стадии диапаузы (Гусаков, 2000), что характерно для мезотрофных и эвтрофных водоемов, в которых у дна формируется зона с дефицитом кислорода.

Таблица 9.28

Доминантные виды и трофические группы макробентоса и сообществ зарослей

Уровень закисления	Трофические группы	Доминантные таксономические группы	Относительная биомасса, %
Макрофауна зарослей			
pH > 7	Фитофаги	бабочки-огневки, минирующие хирономиды	1.5
	Фильтраторы сестона	хирономиды	2.0
	Соскребатели	брюхоногие моллюски, хирономиды	65.0
	Детритофаги	олигохеты	14.7
	Хищники	пиявки	16.8
pH < 7	Фитофаги	жуки сем. Chrysomelidae	16.0
	Фильтраторы сестона	хирономиды	0.1
	Соскребатели	ручейники	19.5
	Детритофаги	нематоды, мокрецы, поденки	45.6
	Хищники	клопы, жуки, стрекозы, вислоккрылки, ручейники р. <i>Cyrtus</i>	18.8
Макрозообентос			
pH > 7	Фитодетритофаги-фильтраторы и собиратели	хирономиды р. <i>Chironomus</i>	69.6
	Собиратели детрита	ручейники	0.8
	Хищники	пиявки, хирономиды р. <i>Procladius</i>	25.8
pH < 7	Фитодетритофаги-фильтраторы и собиратели	хирономиды р. <i>Chironomus</i>	32.9
	Собиратели детрита	ручейники р. <i>Limnephilus</i>	24.3
	Хищники	хирономиды р. <i>Procladius</i> , ручейники р. <i>Cyrtus</i> , вислоккрылки, стрекозы	25.6

В сообществах обрастаний олигохеты рода *Ripistes* и хирономиды родов *Cricotopus*, *Glyptotendipes*, массовые в незакисленных озерах, при закислении замещаются мелкими видами олигохет родов *Nais*, *Aelosoma*, личинками мокрецов и хищными хирономидами рода *Psectrocladius* (Скальская, 1994). Основную биомассу в сообществах обрастаний закисленных озер образуют немногочисленные, но крупные ручейники рода *Cyrtus*, тогда как в нейтральных – хирономиды и олигохеты. В сообществах зарослей при закислении снижается доля фильтраторов и соскребателей, при этом увеличивается значение фито- и детритофагов (см. табл. 9.28). В большинстве трофических групп меняется состав доминантных таксонов, практически во всех трофических группах доминантами становятся насекомые. Это указывает на формирование в процессе закисления экстремальных условий обитания для биоты, при которых первичноводные, аборигенные таксоны резко снижают численность (олигохеты, пиявки) или вообще исчезают из состава фауны (моллюски). В целом, в сильно закисленных водоемах доминирование переходит к видам, характерным для низкопродуктивных (олиготрофных) вод, или к широко распространенным эврибионтным формам.

Видовая, размерно-весовая структура и обилие сообществ. Понятие видовой (таксономической) структуры включает некоторый, свойственный конкретному сообществу набор видов и их соотношение по обилию. Наборы видов, характерные для закисленных водоемов, рассмотрены ранее. Распределение обилия между видами в сообществе отражают индексы доминирования, показатели разнообразия и число видов в пробе. При закислении в сообществах планктона, бентоса и обрастаний возрастает уровень доминирования, что указывает на преобладание немногих, как правило одного–двух, видов (Корнева, 1994; Лазарева, 1994). Эти немногие виды определяют более 50% численности и почти всю (до 90%) биомассу, тогда как численность других видов оказывается значительно ниже, в планктоне – зачастую на 1–2 порядка. Это приводит к снижению числа обнаруживаемых в пробе видов и показателей видового разнообразия в 1.5–2.0 раза (табл. 9.29). Наиболее заметные изменения видовой структуры сообществ происходят в диапазоне pH воды 5–6 (Корнева, 1996; Лазарева, 1995). Формирование сообществ с высоким уровнем доминирования и низким видовым разнообразием считается признаком экстремальности условий обитания (Андроникова, 1996; Джиллер, 1988). В закисленных водоемах такие условия обитания вызваны главным образом снижением трофического статуса и трансформацией трофических отношений в биоте, в свою очередь, связанных с изменением химического состава воды, поступающей в водоемы с водосбора (Лазарева и др., 1998 б).

Таблица 9.29

Показатели обилия и структуры сообществ в озерах с различным уровнем pH воды

Показатель	pH < 5	pH 5.4–6.9	pH > 7	Уровень значимости
------------	--------	------------	--------	--------------------

Сообщества фитопланктона

1. Индекс доминирования Симпсона (по биомассе)	0.54±0.03	–	0.37±0.05	< 0.05
2. Индекс видового разнообразия Шеннона (по биомассе)	1.28±0.11	–	2.25±0.22	< 0.05
3. Число видов в пробе	11±2.5	26±2.3	34±3.4	< 0.05
4. Объем клеток, мкм ³	4901±901	2557±48	1157±14	< 0.05
5. Численность, тыс. кл./дм ³	1378±306	–	196714±68233	< 0.05
6. Биомасса, г/м ³	0.59±0.18	–	6.36±4.2	< 0.05

Сообщества зоопланктона

1. Индекс доминирования Симпсона (по биомассе)	0.55±0.1	–	0.39±0.06	< 0.05
2. Индекс видового разнообразия Шеннона (по биомассе)	1.31±0.07	1.83±0.14	2.69±0.2	< 0.001
3. Число видов в пробе	8±0.3	10±0.8	16±1.1	< 0.001
4. Средний вес особи, мкг	19±1.7	5±1.1	5±1.0	< 0.001
5. Численность, тыс. экз./м ³	166±34	938±212	856±247	< 0.001
6. Биомасса, г/м ³	1.5±0.1	1.8±0.4	1.8±0.3	0.24*

Сообщества макрозообентоса

1. Число видов в пробе	7±1	–	13±3	< 0.05
2. Численность, экз./м ²	404±107	–	626±128	< 0.05
3. Биомасса, г/м ²	4.7±0.8	–	17.6±1.6	< 0.05

Сообщества зарослей

1. Число видов в пробе	24±3	–	23±5	*
2. Биомасса, г/кг растений	11.3±1.8	–	29.1±6.3	< 0.05

Сообщества обрастаний

1. Число видов в пробе	8±0.9	12±0.6	12±0.7	< 0.10
2. Индекс видового разнообразия Кабэ	8.6±0.9	12.2±1.6	12.3±0.7	< 0.10
3. Средний вес особи, мкг	398±89	475±248	62±16	< 0.05
4. Численность, тыс. экз./м ²	2.2±0.7	4.4±0.8	16.0±2.4	< 0.05
5. Биомасса, г/м ²	0.8±0.4	1.4±0.5	0.8±0.1	*

Примечание. * – различия сравниваемых средних значений недостоверны.

Различные виды гидробионтов значительно отличаются по линейным размерам и массе. Например, взрослые особи наиболее распространенных в водоемах бассейна Верхней Волги ракообразных по своей массе на 3–4 порядка больше, чем мелкие виды коловраток. Для характеристики размерно-весовой структуры сообществ часто используют отношение общей биомассы к общей численности, служащее статистическим показателем средней массы организмов в сообществе (Андроникова, 1996). При закислении этот индекс увеличивается в 4–6 раз (табл. 9.29). Рост этого показателя в основном связан со снижением численности наиболее мелких видов в сообществах и, соответственно, с увеличением значения крупных форм.

Описанные трансформации видовой структуры приводят к тому, что в закисленных водоемах наблюдается снижение численности, а часто и биомассы большинства сообществ (см. табл. 9.29). Однако замещение мелких видов более крупными в сообществах зоопланктона и обрастаний практически полностью компенсирует снижение численности, и биомасса остается неизменной.

Таким образом, важнейшим следствием закисления вод служит снижение трофического статуса водоемов, которое приводит к трансформации состава, структуры и обилия биотических сообществ и способствует процветанию видов, выживающих при низкой концентрации пищи. Значительный вклад в изменение состава и структуры сообществ закисленных озер вносит обеднение состава рыб – консументов верхнего трофического уровня. Этот фактор способствует увеличению разнообразия беспозвоночных хищников и снижению численности мелких видов, которыми эти хищники питаются. В закисленных озерах формируются экстремальные для биоты условия обитания, что приводит к доминированию в сообществах немногих видов, снижению показателей видового разнообразия и усилению роли вторичноводных таксонов, способных к многократной реколонизации местообитаний.

3.6. Дноуглубительные работы и добыча нерудных ископаемых

В местах углубления дна и добычи песчано-гравийных смесей (ПГС) повышается мутность воды в результате попадания в нее детритных и минеральных частиц. Прозрачность воды вблизи земснарядов снижается со 140–160 см (естественный уровень) до 10–20 см, а затем мутная вода распространяется вниз по течению в зависимости от его скорости и характера взвешенных частиц. Среди зоопланктонных форм в наибольшей степени страдают ветвистоусые рачки и колонии коловраток рода *Conochilus*. Частицы взвеси прилипают к поверхности колоний, которые оседают на дно. Детритные и минеральные частицы также заполняют кишечники и забивают фильтрующий аппарат рачков, что приводит к их гибели. Численность рачков в толще воды вблизи земснаряда уменьшается в 2–3 раза, но увеличивается у дна (Столбунова, 1985). Летние наблюдения 1995 г. на Иванов-

ском водохранилище (в устье р. Созь, у д. Городищи) показали, что в замутненной зоне снижается разнообразие зоопланктона, уменьшается их численность, нарушается вертикальное распределение (Столбунова, 1999).

Грунтовые разработки оказывают также отрицательное действие на сообщество мейобентоса. В Ивановском водохранилище численность и биомасса мейобентоса в районе разработок заметно ниже, чем в среднем по водоему. Так, непосредственно в месте добычи песка численность составляла 5.6 тыс. экз./м², биомасса – 0.2 г/м². По мере удаления от места проведения работ показатели обилия возрастали и на расстоянии 1 км достигали 61.2 тыс. экз./м² и 0.5 г/м². На контрольной станции, расположенной выше по течению (1 км), плотность мейофауны была равна 69.7 тыс. экз./м², а биомасса – 1.0 г/м² (Величко, 1985).

Наибольшее влияние грунтовые разработки оказывают на организмы, питающиеся мелким детритом, прежде всего, на многих ветвистоусых рачков-фильтраторов и некоторых нематод. В зоне разработок и в непосредственной близости к ним эти животные встречаются единично. Очевидно, взмученность и присутствие в воде во взвешенном состоянии песка и грубодетритных частиц оказывают угнетающее действие на развитие их популяций. Воздействие грунтовых разработок, как правило, носит локальный характер; мейобентос остальной части водохранилища при этом не страдает (Величко, 1985).

Влияние дноуглубительных работ на сообщество зообентоса изучали в 1982 и 1984 гг. в Ивановском водохранилище в районе о. Низовка, а влияние добычи песка – в 1982 и 1983 гг. в районе д. Городище (Гурова, 1987). Пробы бентоса отбирались в районе работы земснаряда, а также в 100 и 500 м ниже по течению, контрольным считался участок, расположенный выше по течению от места работ.

Четкой зависимости биомассы бентоса от места сбора проб не выявлено. Л.А. Гурова (1987) отмечает, что при выемке грунта часть донных животных успевает покинуть ковш дночерпателя, осесть на грунте и даже накопиться в его углублениях во время перерыва в работе земснаряда. Поэтому возле земснаряда биомасса животных иногда оказывается даже выше, чем на других участках. Основу бентоса в районе исследований составляли личинки хирономид *Chironomus dorsalis*, *Ch. pilicornis*, *Camptochironomus tentans*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Einfeldia carbonaria*, *Procladius ferrugineus*, *P. choreus*. На определенном этапе жизненного цикла хирономиды вылетают из водоема. После их вылета работа земснаряда уже не влияет на популяцию.

На первом этапе работ закономерных изменений видового состава бентоса не обнаружено, но в 1984 г., когда дно было углублено до 5 м, характер бентоса здесь изменился. В придонном слое содержание кислорода упало до 1–1.5 мг/л, бентос практически исчез – остались лишь личинки комаров р. *Chaoborus*, которые способны совершать вертикальные миграции в более богатые кислородом слои воды, биомасса их не превышала 0.4 г/м². Бентос нижележащих участков также заметно обеднел.

На Рыбинском водохранилище исследования проводились А.И. Бакановым в 1988–1990 гг. Предварительно было проведено изучение состояния бентоса в запланированных местах строительства двух песчаных карьеров – около д. Вздыхалово в Волжском плесе водохранилища и в устье р. Согожи. Было установлено, что в первом случае биомасса бентоса не превышала 1.4 г/м², во втором – 0.6 г/м², и, следовательно, добыча грунта на этих участках не нанесет непосредственного ущерба кормовой базе рыб-бентофагов. Однако на прилегающих русловых участках рек Волги и Согожи бентос богат – свыше 10 г/м², и эти участки нагула рыб должны быть защищены от негативного влияния разработок.

Отмечалось скопление бентосных организмов вблизи места работы земснаряда в устье р. Согожи на глубине 2.5 м, причем особенно много было крупных моллюсков – *Dreissena polymorpha*, *Anodonta sp.*, *Viviparus viviparus*. На центральном полигоне в районе затопленного села Всехсвятское обнаружено скопление нового для Рыбинского водохранилища организма – байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus*, вселившегося сюда из нижерасположенного Горьковского. Поэтому на данном участке не рекомендовано проводить разработки грунта. На центральном полигоне земснаряд производил выемку грунта с глубины 8 м на правобережной пойме р. Шексны. Повышенного обилия бентоса в зоне его работы не наблюдалось. Напротив, биомасса донных животных здесь была примерно в 3 раза меньше, чем на соседней станции, расположенной на глубине 10 м, где она составляла 19.9 г/м². На русловых же участках полигона биомасса бентоса достигала 73.4 г/м², причем свыше 90% ее составляли хирономиды, в основном мотыль *Chironomus f. l. plumosus*. Такая высокая биомасса бентоса нехарактерна для русловых биотопов центральной части Главного плеса. Возможно, на русловые участки сносились организмы с мест добычи грунта, расположенных по соседству на прирусловой пойме.

Время, необходимое для восстановления сообществ зообентоса после прекращения дноуглубительных работ, на различных биотопах водоема неодинаково. На участках речного русла с песчаными грунтами и быстрым течением донное население представлено псаммореофильными организмами – мелкими личинками хирономид *Cryptochironomus demijerei* и *C. monstrosus*, а также ручейниками, адаптированными к неустойчивости субстрата, благодаря чему восстановление обилия организмов происходит достаточно быстро.

Если углубления, формирующиеся в результате выемки грунта, имеют крутые стенки и замедленный водообмен, то образуется заморная зона с крайне бедным по видовому составу и обилию бентосом, и восстановление исходных биоценозов не происходит. При достаточно пологих стенках, обеспечивающих нужный водообмен, сочетание удовлетворительных кислородных условий с заилением выемки, напротив, приводит к замене бедного псаммореофильного биоценоза более богатым пелореофильным.

В дальнейшем было проведено районирование Рыбинского водохранилища по состоянию сообществ зообентоса и выделены районы с максимальным видовым богатством и видовым разнообразием (Баканов и др.,

1999). На основании проведенных исследований было рекомендовано выбирать места для добычи песка с учетом мнения экологов и на основе схемы районирования водоема.

По данным Г.Х. Щербины, добыча ПГС может оказывать различное воздействие на донное население, причем особое значение имеет местоположение карьера. Если шлейф взвеси простирается над биотопом дрейссены (над глубинами 4–4.5 м), то регистрируется гибель моллюсков. Это наносит ущерб кормовой базе рыб и снижает способность рассматриваемых участков водоема к самоочищению. Более тяжелые минеральные частицы выпадают ближе к месту добычи и засыпают биоценозы донных животных, где более всего страдают моллюски, в том числе шаровки (*Sphaeriidae*), а также донные ракообразные. Далее по продвижению шлейфа мутности оседают более легкие (детритные) частицы, которые служат дополнительной пищей донным потребителям детрита – хирономидам и олигохетам.

Кроме того, в прежних местах добычи ПГС, при углублении дна и разбрасывании крупных кусков известняка или суглинка создаются дополнительные пространственные ниши для бокоплавов, количество которых многократно увеличивается. В Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 50 м от земснаряда количество бентосных организмов было в 2–3 раза выше, чем в контрольной пробе, причем почти 98% биомассы бентоса составляли олигохеты – потребители детрита.

3.7. Влияние электромагнитных полей

Электромагнитное поле (ЭМП) является важным экологическим фактором, в присутствии которого протекала эволюция органического мира. Все живые организмы исторически приспособлены к определенным фоновым характеристикам ЭМП. Однако в последние десятилетия, в связи с появлением в ходе научно-технической революции мощных антропогенных источников электромагнитного излучения, естественный фон испытывает резкие изменения. На повестку дня встает вопрос об угрозе своеобразного «электромагнитного загрязнения среды» (Сидякин, 1986; Судаков, Антимоний, 1973; Холодов, 1982). Не составляет здесь исключения и водная среда. Значительные по величине электромагнитные поля возникают при электролове рыбы, работе электрорыбозаградителей, в процессе морской геофизической разведки методами электроразведки, а также при эксплуатации подводных переходов нефтегазотрубопроводов, оборудованных системами катодной защиты. Кроме того, сильные поля наводятся в воде под высоковольтными линиями электропередач (ЛЭП), при работе мощных радиостанций, радиолокаторов и других источников или преобразователей электрической энергии (Войтович и др., 1998а; Данилов и др., 1991; Мессерман и др., 1986; Протасов, 1972, 1982; Протасов и др., 1982).

В связи с этим неотложной задачей становится оценка воздействия на фауну водоемов электрических полей антропогенного происхождения, которые не только превышают естественные фоновые поля по интенсивности, но и зачастую отличаются от них по своему спектральному составу (Воронин и др., 1989; Протасов и др., 1982). Вопросами первоочередной важности являются установление новых и уточнение существующих экологических нормативов, определяющих допустимые уровни искусственных электромагнитных полей (Акоев, 1986; Сердюк, 1977; Шандала и др., 1983), а также разработка способов, позволяющих свести к минимуму опасное воздействие используемых в промышленности и рыбном хозяйстве агрегатов на ихтиофауну (Воронин и др., 1989).

При анализе воздействия электрических полей на ихтиофауну следует иметь в виду, что отдельные виды рыб существенно различаются по степени электрочувствительности. У подавляющего большинства рыб нет особых морфологических структур для восприятия электрического тока, и поэтому они способны реагировать только на воздействие полей с напряженностью порядка нескольких единиц или десятков милливольт на сантиметр (по некоторым данным – от долей милливольт). Наряду с ними имеются и высокочувствительные виды рыб, обладающие специализированными электрорецепторами, которые предназначены для восприятия чрезвычайно слабых электрических полей природного происхождения напряженностью от сотых долей до единиц микровольт на сантиметр (Протасов и др., 1982). Это позволяет электрочувствительным животным ориентироваться в пространстве, находить добычу, общаться друг с другом, заблаговременно уходить из опасной зоны при событиях катастрофического характера. В то же время, данная группа гидробионтов, включающая ряд ценных промысловых видов рыб (осетровые, сомовые), становится одним из наиболее уязвимых звеньев водной экосистемы в условиях электромагнитного загрязнения среды, при котором невозможна их нормальная жизнедеятельность (Воронин и др., 1989).

Электролов рыбы. Наиболее значительные по величине электромагнитные поля возникают при электролове рыбы. Самыми производительными орудиями электролова (и в силу этого способными оказывать наиболее существенное влияние на пресноводные экосистемы) являются электрифицированные тралы. Лов рыбы с применением электротралов систематически ведется на некоторых водоемах западной Сибири и европейской части России, в том числе на верхневолжских водохранилищах, включая Горьковское и, до недавнего времени, Рыбинское. На Горьковском водохранилище траловый лов с использованием электрических полей импульсного тока проводится с 1993 г. В Костромской области электролов осуществляется местным рыбозаводом. Промысловый участок тянется вдоль русла Волги от с. Ульяново до о. Сунгуровский. На территории Ивановской области вблизи г. Кинешмы применение электротрала начато осенью 1998 г. ассоциацией «Костромское рыбное хозяйство». Рыболовный участок простирается от границы Костромской и Ивановской областей (в районе г. Плес) до п. Жажлево.

На обоих участках лов рыбы производится с помощью электроловильного комплекса ЭЛУ-6М (рис. 9.17). Установка ЭЛУ-6М представляет собой электрифицированный близнецовый трал, который буксируется двумя катерами-водометами. Вдоль верхней и нижней подбор трала проходят параллельные электроды. На них от специального подводного генератора подается импульсный электрический ток напряжением 450 В и частотой от 20 до 70 Гц. Электрические импульсы имеют экспоненциальную форму, т.е. крутой передний фронт и пологий спад (Асланов, 1996).

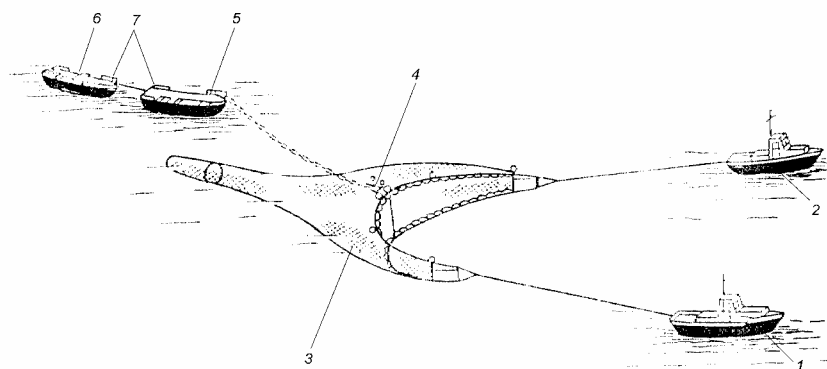


Рис. 9.17. Промысловая схема электроловильного комплекса ЭЛУ-6 (Асланов, 1996): 1, 2 - буксирные суда БМК-130; 3 - близнецовый трал с электрооснасткой; 4 - импульсный подводный генератор; 5 - блок управления с электролебедкой для подъема трала; 6 - бензогенератор; 7 - лодки ЛПХ – 5.5

Как известно, внедрению электролова в практику предшествовали обширные научные исследования по воздействию электромагнитных полей на рыб, их потомство и кормовые организмы. Согласно результатам многочисленных исследований, средства электролова не оказывают вредного влияния на производителей, икру и молодь рыб, а также на водных беспозвоночных и растительный мир водоемов (Майзелис, Мишелович, 1989; Последствие..., 1977; Стернин и др., 1972; Rümmler et al., 1998). И все же, имеющихся данных пока недостаточно, чтобы сделать категорический вывод о полном отсутствии опасных последствий электротока для гидробионтов (Протасов и др., 1982; Яковлев, 1985; Dwyer, Erdahl, 1995; Dwyer et al., 1993; McMichael, 1993; Sharber, Carothers, 1990). Поэтому во всем мире продолжают как экспериментальное изучение воздействия электрических полей на биоту, так и испытания реальных устройств электролова, особенно в условиях, неблагоприятных с точки зрения последствий электрического поля (Стернин и др., 1972).

Центральное место в экспертизе орудий электролова занимает оценка эффективности промысла и структуры уловов (видовой и размерно-массовой). Если электроловильный комплекс не дает существенного повышения вылова рыбы, то фактически становятся бессмысленными производство дорогостоящего оборудования, дополнительные затраты топлива, расходы на повышение квалификации персонала, а главное, экологический риск, связанный с воздействием электрического поля на водную экосистему. Наносимый рыбному сообществу ущерб может существенно возрасти в том случае, когда используемые средства электролова оказывают одностороннее влияние на облавливаемые популяции, селективно изымая отдельные виды рыб. Это определяет необходимость анализа видовой структуры уловов. Кроме того, одной из основных проблем является обеспечение преимущественного отлова рыб промысловой длины при сохранении неполовозрелых особей и молоди. Соответственно, особую актуальность приобретает рассмотрение размерно-массового состава уловов и, в первую очередь, степени прилова молоди. Не менее важным компонентом анализа экологической безопасности электроловильного оборудования является оценка выживаемости и функционального состояния рыб, оказавшихся в зоне его воздействия. В ходе экологической экспертизы, как правило, рассматривается влияние электрического поля не только на ихтиофауну, но также на зоопланктон и макрозообентос, составляющие основу кормовой базы рыб. И наконец, большое значение для анализа экологических последствий электролова имеет изучение напряженности и пространственной структуры электромагнитных полей, возникающих при этом способе добычи рыбы. Зная картину поля и пороговые значения ответных реакций рыб, можно оценить вероятность летального исхода, а в более широком плане – определить границы зон характерного поведения рыб в околэлектродном пространстве (в зонах градиентной ориентации, иммобилизации и т.п.). Такое сопоставление помогает понять, насколько параметры используемого оборудования соответствуют оптимальным значениям, которые необходимы для эффективного и безопасного лова рыбы.

Ввиду неполноты имеющейся информации о воздействии антропогенных электрических полей на пресноводные экосистемы, сотрудниками ИБВВ РАН при участии представителей Геофизической обсерватории ИФЗ РАН и бассейнового управления Верхневолжрыбвод осенью 1998 г. были проведены комплексные исследования экологических последствий применения установки ЭЛУ-6М на Горьковском водохранилище (на территории Костромской и Ивановской областей). В ходе экспедиционных работ были измерены реальные значения напряженности электрического поля, создаваемого электротралом в водной среде. Проведен анализ эффективности тралового электролова и его влияния на видовую, размерно-массовую структуру уловов и состояние выловленных рыб. И наконец, была выполнена оценка действия электрического трала на кормовую базу рыб – представителей зоопланктона и макрозообентоса.

Отличительной особенностью проведенных исследований является комбинированное использование двух различных подходов к получению информации об уловах рыбы. Значительная часть данных была собрана в ходе обычной работы электрифицированного трала. При этом в течение всего промыслового дня трал эксплуатировался либо со включенными, либо с выключенными электроподборами. Кроме того, для определения эффек-

тивности тралового электролова были проведены серии чередующихся непродолжительных тралений (20–55 мин) с током (опытных) и без тока (контрольных). В последнем случае на полученных результатах меньше сказываются такие факторы, как неравномерная концентрация промысловых объектов в различных районах, сезонная и суточная динамика гидрофизических параметров, изменчивость распределения и поведения рыб.

Структура электрического поля трала. Регистрацию напряженности электрического поля в горизонтальной и вертикальной плоскостях проводили непосредственно во время движения судов в 60 точках, различающихся по глубине и удалению от электроподбор. Поскольку прямые измерения не могут быть выполнены в каждой точке околоэлектродного пространства, было применено сочетание натурных съемок с построением математических и компьютерных моделей (Извеков, Зотов, 2001), что позволило получить более детализированную картину электрического поля трала (табл. 9.30, 9.31).

Таблица 9.30

Распределение значений напряженности (мВ/см) в электрическом поле установки ЭЛУ-6М
(вертикальная компонента)

Глубина, см	Расстояние от электрода по горизонтали, см										
	0	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200
0	263	176	82	37	16	5	2	5	8	9	10
10	404	192	65	23	5	3	7	10	11	12	12
20	828	149	29	3	7	11	13	14	15	15	15
30	2851	84	37	28	25	23	21	20	19	19	18
40	871	191	71	44	34	29	26	24	22	21	19
50	447	234	107	64	46	37	32	28	26	23	22
60	306	219	125	79	57	45	37	32	29	26	24
70	236	193	129	88	65	51	42	36	32	29	26
80	194	171	127	93	71	56	47	40	35	31	28
90	166	152	123	95	75	60	50	43	38	34	30
100	147	138	117	95	77	63	54	46	40	36	32
110	133	126	111	94	78	66	56	48	42	38	34
120	122	117	106	92	78	67	58	50	44	39	35
130	113	110	101	90	78	68	59	52	46	41	37
140	106	104	97	88	78	68	60	53	47	42	38
150	101	99	93	86	77	69	61	54	48	43	39
160	97	95	90	84	76	69	62	55	49	44	40
170	93	92	88	82	76	69	62	56	50	45	40

Эквипотенциальные линии поля по форме напоминают окружности. В непосредственной близости от электродов поле электрического тока достигает максимальной величины (порядка 3000 мВ/см). По мере удаления от траловых подбор электрическое поле быстро ослабевает – как в вертикальной плоскости (по направлению к центру трала), так и в горизонтальной плоскости. На расстоянии 2 м от электродов вертикальная компонента напряженности электрического поля не превышает 40, а горизонтальная – 34 мВ/см. Приведенные в табл. 9.30 и 9.31 значения напряженности охватывают диапазон глубин от поверхности воды до середины вертикального раскрытия трала. В более глубоких слоях воды картина электрического поля представляет собой зеркальное отражение верхней части. Аналогичным образом можно найти величины напряженности поля перед тралом и после него. Таким образом, представленные таблицы могут служить своеобразными картами пространственного распределения напряженности электрического поля в трале.

Таблица 9.31

Распределение значений напряженности (мВ/см) в электрическом поле установки ЭЛУ-6М
(горизонтальная компонента)

Глубина, см	Расстояние от электрода по горизонтали, см										
	0	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200
0	0	130	134	110	89	74	61	52	45	39	34
10	0	211	168	124	96	77	63	53	46	39	34
20	0	339	198	135	101	79	65	54	46	39	34
30	0	414	209	138	102	80	65	54	46	39	34
40	0	338	198	134	100	79	64	53	45	39	33
50	0	211	167	124	95	76	62	52	44	38	33
60	0	129	133	110	88	72	60	50	43	37	32
70	0	84	104	94	80	67	57	48	41	36	31
80	0	57	80	79	71	61	53	45	39	34	29
90	0	41	62	66	62	56	49	42	37	32	28
100	0	30	49	55	54	50	45	39	34	30	26
110	0	23	39	46	47	44	40	36	32	28	25
120	0	18	32	38	40	39	36	33	29	26	23
130	0	14	26	32	34	34	32	29	26	24	21
140	0	12	21	27	29	29	28	26	24	21	19
150	0	9	17	22	25	25	24	23	21	19	17
160	0	7	14	18	21	21	21	20	18	16	15
170	0	6	11	15	17	18	18	17	15	14	13

Комбинация фактических измерений и компьютерного моделирования открывает перспективу аналитического расчета картины электрического поля при изменении размеров трала и электропроводности среды, а также дает возможность сопоставления характеристик электрического поля установки ЭЛУ-6М с порогами ответных реакций рыб (Асланов и др., 1980; Извеков, 1995, 1996; Лапкин и др., 1987; Майзелис, Мишелович, 1989; Стернин и др., 1972). Сравнительный анализ показывает, что опасная для рыб наркотизирующая зона располагается только в непосредственной близости от электродов (на расстоянии 0.3–0.8 м), а время нахождения особей в этой зоне (при скорости траления до 3.5 км/ч) не превышает 1 с, что не должно вызвать у них вредных последствий. Следует учитывать, что зона эффективного воздействия электрического поля сужается с уменьшением размера рыб, вследствие чего крупные экземпляры привлекаются к аноду с расстояния 5–7 м, а мелкие – только с 20–30 см. Поэтому лишь незначительная доля молоди, попавшей в трал, подвергается воздействию электротока и, как правило, остается живой. Напряженность поля в кутке ничтожно мала и не ощущается рыбами, поскольку расстояние между электродами и кутком трала составляет 20–30 м.

Эффективность электролова. Экспериментальные траления с включенными и выключенными электроподборами, проведенные в различных частях Горьковского водохранилища, продемонстрировали значительно более высокую эффективность электротралового лова рыбы в сравнении с обычным (табл. 9.32).

Таблица 9.32

Средний улов комплекса ЭЛУ-6М на Горьковском водохранилище за 1 ч траления со включенными и выключенными электроподборами (исключены резко отклоняющиеся значения уловов ≤ 7.2 и ≥ 600 кг/ч)

Род трала	Число тралений	Средний улов, кг/ч (± ошибка средней)	Разница, % к контролю	Достоверность различий
г. Кинешма				
Электротрал	5	33.0±9.95	73	не достоверно
Обычный трал	5	19.1±3.50		
г. Кострома				
Электротрал	23	96.9±9.98	143	P < 0.05
Обычный трал	4	39.9±5.88		
Объединенные нормированные данные по гг. Кинешме и Костроме				
Электротрал	5	0.658±0.0169 *	92	P < 0.001
Обычный трал	5	0.342±0.0169 *		

Примечание. * – относительный вклад электрифицированного и обычного тралов в совместный часовой улов, принятый за 1 (оценка по методу парных сравнений).

Средняя уловистость электроловильного комплекса ЭЛУ-6М при облове разреженных группировок рыб составляла от 33 кг/ч в районе г. Кинешмы до 97 кг/ч вблизи г. Костромы, достигая 600 кг/ч при облове плотных скоплений рыбы. Судя по суммарным данным за весь период наблюдений, разница в уловистости электрифицированного трала по отношению к тралению без тока в районе г. Кинешмы равна 73% (не достоверно), а в районе г. Костромы – 143% (P < 0.05).

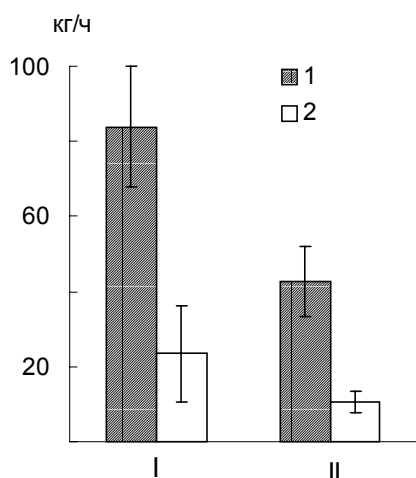
Наряду с обработкой объединенных массивов данных проведено попарное сравнение результатов, полученных при чередовании непродолжительных тралений с включенными и выключенными электроподборами в одни и те же дни (табл. 9.32). При использовании этого способа обработки данных разница в уловистости обычного и электрифицированного тралов была несколько меньше по абсолютной величине (92%), однако достоверность различий повышалась, достигая уровня P < 0.001. Таким образом, статистический анализ уловов доказывает, что близнецовые электротралы могут служить высокоэффективными орудиями лова, причем их производительность возрастает за счет электрификации подбор приблизительно в два раза.

Как свидетельствует мировой опыт эксплуатации систем электролова в морях и пресных водах, электрическое поле обычно повышает уловистость трала на 2–70% (в ряде случаев > 200%), а также оказывает положительное влияние на размерный состав пойманных рыб, увеличивая их среднюю длину и снижая прилов молоди (Асланов и др., 1980; Лукашов, Усачев, 1963, 1966; Максимов и др., 1987; Малькявичюс, 1961; Сечин, 1980; Стернин и др., 1972; Шентяков, 1964; Шентякова и др., 1970; Kanlin, Horn, 1970). Главный эффект от электрификации тралов обеспечивается за счет дезориентации, снижения подвижности и угнетения рыбы в предустьевой зоне трала, сгона рыб со дна, спугивания маломерных особей, а также удерживания пойманных экземпляров в трале и кутке (Стернин и др., 1972).

Анализ производственно-экономических показателей электролова (Асланов, 1996; Майзелис, Мишелович, 1989; Извеков, Асланов, 2000) также показывает, что при использовании орудий электролова, и в частности близнецовых электротралов, в сравнении с традиционными способами лова возрастает вылов рыбы на одного рыбака (в среднем в 2.2–3 раза) и одновременно снижается себестоимость добычи рыбы (на 30–40% и более). Кроме того, при ведении электролова значительно повышается коэффициент освоения площади водоема, поскольку электроловильные агрегаты позволяют вылавливать рыбу на участках, труднодоступных для обычных орудий (Майзелис, Мишелович, 1989).

Суточные изменения уловистости. Во время исследований на Горьковском водохранилище на обоих промысловых участках отмечались существенные вариации уловов рыбы в течение суток. В вечернее и ночное время уловы, как правило, были значительно выше, чем в дневное (рис. 9.18). По данным всех тралений, сред-

нечасовые уловы ночью составили 83.9 ± 16.0 , днем – 23.4 ± 12.7 кг/ч ($P < 0.05$). Особый интерес представляют те случаи, когда в один и тот же день проводились траления в светлое и темное время суток (1, 9 и 17 октября 1998 г. у г. Кинешма). Например, 1 октября уловистость близнецового трала в вечерне-ночные часы была выше по сравнению с дневными на 296% при включенных подборах и на 369% – при выключенных.



Суточные колебания уловистости обусловлены обширным комплексом причин: периодическими изменениями плотности распределения рыб, их горизонтальными и вертикальными миграциями (Денисов, 1969; Sanders, 1992), а также ухудшением условий для зрительной ориентации рыб в ночное время. Эти факторы следует учитывать при организации промысла на Горьковском водохранилище, где более предпочтительным представляется электролов рыбы в вечерние и ночные часы. Прежде всего, производительность тралений в темное время суток увеличивается почти вдвое. Кроме того, при ночном лове, когда чайки неактивны, сокращается причиняемый ими ущерб. А главное, это снижает вероятность заражения карповых рыб лигулой, которая распространяется птицами, поедающими больную рыбу.

Рис. 9.18. Средние уловы близнецовым электротралом в темное (1) и светлое (2) время суток: I – данные по всем районам, II – данные по г. Кинешме для 3 промысловых суток (лов велся в дневные и ночные часы)

Видовая структура уловов. Видовой состав уловов при использовании электрифицированного и обычного тралов не имел принципиальных различий (табл. 9.33). Хотя общее число видов рыб в уловах при включении электроподбор достигало 14, а при их отключении – только 11, три вида рыб (белоглазка, берш и уклейка) встречались при электротралениях лишь в единичных экземплярах. На различных участках Горьковского водохранилища в уловах всегда преобладал лещ, биомасса которого превышала 2/3 как в опытных, так и в контрольных уловах. Ощутимую долю в уловах электрифицированным тралом (1.75–9.00%), составляли также густера, судак, щука, жерех, язь, плотва и налим, приблизительно в тех же пропорциях представленные и в уловах обычным тралом. При этом относительная масса судаков, пойманных с применением электролова, была всего на 1% выше по сравнению с уловом контрольных тралений. Доля каждого из остальных видов рыб в уловах электротралом (синец, чехонь, серебряный карась, белоглазка, берш и уклейка) не превышала 0.9% по биомассе и 2.1% по численности. Характерно, что серебряный карась заметно чаще встречался в обычном трале, чем в электрифицированном.

Для количественной оценки видового разнообразия уловов применены информационные показатели (энтропия, абсолютная и относительная организация), рассчитанные по биомассе особей. При этом величина индекса Шеннона (H) в случае опытных уловов составила 1.85, что несколько выше по сравнению с уловами контрольных тралений ($H = 1.68$). В то же время, значения показателя относительной организации Ферстера (R) фактически не различались при использовании электрифицированного ($R = 0.51$) и обычного ($R = 0.52$) тралов. Следовательно, доли доминирующих и менее обильных видов рыб распределены в опытных и контрольных уловах сходным образом.

Таблица 9.33

Видовой состав уловов при использовании электрифицированного и обычного тралов

Виды рыб	Доля в улове, %			
	по массе		по числу экземпляров	
	электротрал	обычный трал	электротрал	обычный трал
Лещ <i>Abramis brama</i> (L.)	67.53	71.97	74.99	77.40
Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	9.03	6.17	12.73	8.33
Судак <i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)	5.78	4.85	2.03	2.24
Щука <i>Esox lucius</i> L.	4.58	3.78	1.07	1.20
Жерех <i>Aspius aspius</i> (L.)	4.57	5.18	1.51	3.25
Язь <i>Leuciscus idus</i> (L.)	2.85	1.03	1.60	1.02
Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	1.81	1.48	2.18	2.03
Налим <i>Lota lota</i> (L.)	1.75	1.07	0.81	0.41
Синец <i>Abramis ballerus</i> (L.)	0.90	0.29	2.06	0.81
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (L.)	0.68	0.90	0.67	1.02
Карась <i>Carassius auratus</i> (L.)	0.43	3.29	0.23	2.24
Белоглазка <i>Abramis sapa</i> (Pall.)	0.06	–	0.06	–
Берш <i>Stizostedion volgense</i> (Gmelin)	0.03	–	0.02	–
Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	0.01	–	0.02	–

Процент прилова молоди охраняемых видов рыб. Согласно результатам проведенных массовых промеров, прилов молоди охраняемых видов рыб на Горьковском водохранилище в обоих регионах оказался весьма высоким как в опыте, так и в контроле. Для всей совокупности охраняемых видов рыб в Костромской и Ивановской областях (лещ, щука, судак, жерех) общий процент прилова молоди достигал 77–83% по числу и 48–58% по массе рыб. При этом доля рыб промыслового размера в уловах электрифицированным и обычным тралами принципиальным образом не различалась (табл. 9.34). При использовании электрического поля относительная численность особей ниже промысловой меры среди хищных видов рыб (щука, судак и жерех) не превышала лимитов, установленных правилами рыболовства. Более того, для жереха из опытных тралений с электроток средний процент прилова молоди составил 42.3%, тогда как при контрольных тралениях без электрооснастки в трал попадало большое количество маломерного жереха – до 75%.

Таблица 9.34

Прилов молоди охраняемых рыб при использовании электрифицированного и обычного тралов
(объединенные данные по Костромской и Ивановской областям)

Виды рыб	Прилов молоди, %			
	по количеству		по массе	
	электротрал	обычный трал	электротрал	обычный трал
Лещ	87.0	79.8	69.0	51.6
Щука	2.7	0	0.3	0
Судак	12.9	11.1	3.6	3.1
Жерех	42.3	75.0	20.5	62.3
Всего	83.1	77.1	57.9	48.1

В обоих исследованных районах высокий процент суммарного прилова молоди рыб в уловах установки ЭЛУ-6М с включенными и выключенными электроподборами определяется численностью среднего и мелкого леща в уловах, поскольку именно этот вид рыб является доминирующим на Горьковском водохранилище, составляя до 68–77% от общей массы пойманной рыбы. В связи с этим следует подробнее рассмотреть складывающуюся промысловую ситуацию именно на примере леща (табл. 9.35).

Таблица 9.35

Прилов молоди леща в уловах электрифицированным и обычным тралами

Район лова	Прилов молоди, %			
	по количеству		по массе	
	электротрал	обычный трал	электротрал	обычный трал
1. Расчет по общей сумме численности и массы рыб во всех уловах				
г. Кинешма	63.6	56.6	40.7	31.8
г. Кострома	88.5	92.4	72.1	78.7
По всем районам	87.0	79.8	69.0	51.6
2. Средний процент прилова				
г. Кинешма	60.6±9.3	62.6±9.0	40.8±9.0	44.7±8.3
г. Кострома	87.7±2.8	91.5±6.0	72.8±3.7	85.4±10.3

Примечание. Достоверность различий $P > 0.05$.

В районе г. Кинешмы ситуация с приловом молоди леща обстоит несколько благополучнее, чем в районе г. Костромы. В Ивановской области доля маломерных особей леща как в опытных, так и в контрольных уловах не превышала 57–64% по численности и 32–41% по массе, тогда как в Костромской области эти показатели составили соответственно 89–92 и 72–79%.

Необходимо отметить, что незначительные различия в уровне прилова молоди леща между опытными и контрольными тралениями, наблюдавшиеся на обоих промысловых участках, оказались статистически недостоверными. При этом в разных районах и при различных способах обработки материала направленность этих различий была противоположной. Так, если в Ивановской области электротрал захватывал несколько больше молоди, чем обычный трал, то в Костромской области картина была обратной. Здесь доля маломерных особей в уловах электротралом была ниже по сравнению с обычным тралом на 4% по счету и на 6.6% по массе (см. табл. 9.35).

В табл. 9.35 представлены результаты еще одного метода обсчета собранных данных. В этом варианте процент прилова рыб с длиной ниже промысловой меры определяли для каждого отдельного траления, а затем

рассчитывали средний процент прилова по всем тралениям и его статистические характеристики. По обоим регионам степень прилова молоди в опытных тралениях с электротоком в данном варианте расчетов была немного ниже, чем в контрольных, однако все различия также оказались недостоверными ($P > 0.05$).

Анализ размерных рядов. Об отсутствии существенного отрицательного влияния электрического поля установки ЭЛУ-6М на популяции промысловых рыб Горьковского водохранилища свидетельствует и анализ размерных рядов леща (рис. 9.19).

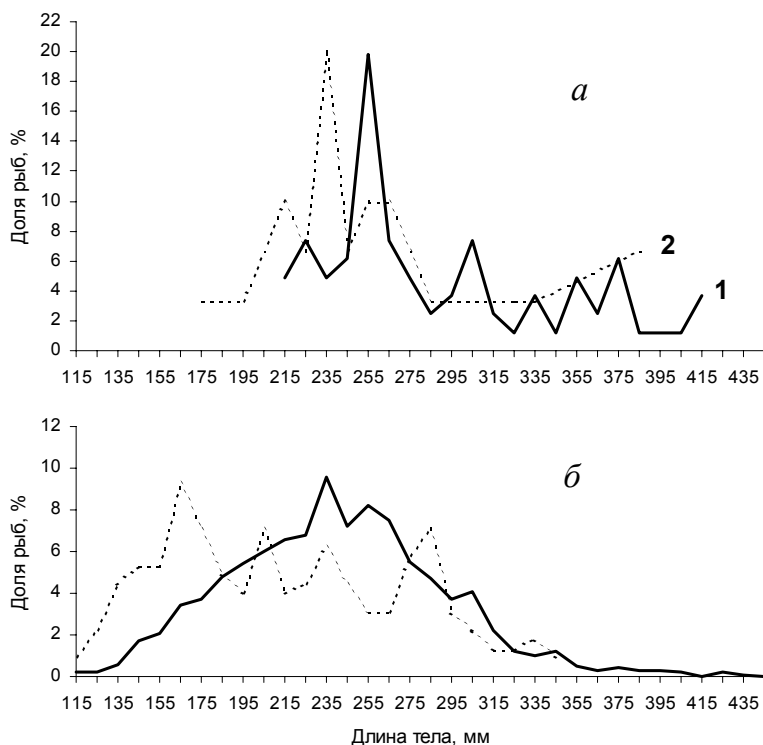


Рис. 9.19. Размерный состав уловов леща вблизи городов Кинешмы (а) и Костромы (б) при тралениях со включенными (1) и выключенными (2) электроподборами

В обоих обследованных районах при электрификации трала наблюдался небольшой сдвиг размерного состава выловленных рыб в сторону увеличения по сравнению с обычным тралом. Так, в районе г. Кинешмы в уловах обычным тралом преобладали лещи с длиной тела 235 мм, при этом довольно часто встречались мелкие особи размером 175–225 мм. В уловах электротралом наиболее многочисленной оказалась размерная группа 255 мм, а сам размерный ряд начинался лишь с 215 мм. Как в опытных, так и в контрольных уловах были широко представлены лещи крупного размера. В районе г. Костромы при электрификации подборы преобладающая длина особей увеличивалась со 155 до 235 мм. При этом размерный ряд для контрольных тралений заканчивался при длине 345 мм, тогда как в электротрал нередко попадали и крупные экземпляры размером более 400 мм.

Как видно из кривых распределения рыб по длине тела, высокий прилов молоди леща в уловах обычным и электрифицированным тралами имеет различную природу. Если в уловах электротралом повышенный прилов маломерных особей обусловлен выловом леща среднего размера (235–255 мм), приближающегося к промысловому, то в контрольных уловах прилов молоди определяется обилием мелкого леща размером менее 200 мм. Эта закономерность, особенно наглядно прослеживающаяся в костромских уловах, отражена в табл. 9.36, где приведены проценты прилова мелкого (< 200 мм), среднего (200–300 мм) и крупного (> 300 мм) леща.

Таблица 9.36

Вылов крупного, среднего и мелкого леща в опытных и контрольных тралениях

Род трала	Процентное соотношение в улове					
	по количеству			по массе		
	крупный	средний	мелкий	крупный	средний	мелкий
г. Кинешма						
Электротрал	34.4	65.6	0	57.4	42.6	0
Обычный трал	37.7	58.2	4.1	63.0	36.0	1.0
г. Кострома						
Электротрал	11.5	67.2	21.3	27.9	65.0	7.1

Обычный трал	7.5	50.7	41.8	21.3	64.0	14.7
--------------	-----	------	------	------	------	------

Средняя масса рыб. Об отсутствии отрицательного влияния электрификации трала на размерно-массовый состав уловов свидетельствуют и данные по расчету средней навески рыб в опытных и контрольных тралениях (табл. 9.37). При обработке суммарных данных по всем районам достоверные различия по массе тела были обнаружены только у трех из 11 исследованных видов. При этом у густеры средняя масса тела достоверно выше в обычном трале, а у жереха, наоборот, – в электрифицированном. Средняя навеска леща в уловах электротралом составила 394 ± 5 г, что с высокой достоверностью ($P < 0.001$) превышает показатели обычных тралений – 326 ± 17 г (на 68 г или 21%).

Таблица 9.37

Средняя масса рыб (г) в уловах электрифицированным и обычным тралами
(объединенные данные по Костромской и Ивановской областям)

Виды рыб	Электротрал		Обычный трал		Достоверность различий
	число рыб	средняя масса	число рыб	средняя масса	
Густера	438	314 ± 5	41	367 ± 14	$P < 0.01$
Жерех	51	1314 ± 111	9	734 ± 103	$P < 0.05$
Карась	8	826 ± 164	6	729 ± 3	не достоверно
Лещ	2490	394 ± 5	255	326 ± 17	$P < 0.001$
Налим	28	954 ± 85	2	1275 ± 53	не достоверно
Плотва	75	367 ± 7	10	363 ± 12	не достоверно
Синец	71	193 ± 14	4	164 ± 43	не достоверно
Судак	69	1256 ± 125	6	1215 ± 262	не достоверно
Чехонь	23	444 ± 34	5	439 ± 104	не достоверно
Язь	55	788 ± 62	5	503 ± 3	не достоверно

Таким образом, значительный прилов молоди леща в уловах комплекса ЭЛУ-6М на Горьковском водохранилище не является следствием электрификации трала. Он обусловлен особенностями популяционной структуры леща в конкретном водоеме и является отражением общей промысловой ситуации.

В то же время необходимо отметить, что на некоторых внутренних водоемах, где эксплуатировались близнецовые электротралы, показатели их работы в отношении прилова молоди охраняемых видов рыб оказались менее благополучными (Денисов, 1985; Яковлев, 1985). В целом анализ литературных данных по результатам исследовательского электротрального лова (Романенко, Сечин, 1969; Сечин, 1980; Шентяков, 1964; Шентякова и др., 1970) показывает, что говорить о росте размерной селективности орудий электролова можно только применительно к конкретным ситуациям и классам устройств. В частности, избирательность электротрала по отношению к лещу в наибольшей степени проявляется в том случае, когда в облавливаемом стаде значительна численность леща длиной более 40 см. При облове стада леща, в котором основную массу составляют особи длиной от 20 до 35 см, существенной избирательности электротрала не выявлено (Сечин, 1980).

Выживаемость и плавательная способность рыб. В ходе дневных и ночных визуальных наблюдений за поверхностью воды в Горьковском водохранилище на трассе протяженностью 15.6 километров позади электрифицированного трала погибшей рыбы не замечено. Небольшая часть рыб, оказавшихся в непосредственной близости от электрифицированной подборы, всплывает на поверхность в состоянии электронаркоза. В основном это некрупные особи жереха, а также чехонь и уклейка. Их количество не превышает 4 экземпляров за 1 ч траления (2.6% от общего числа пойманных рыб, или 2.8% от массы улова), причем почти половину из них удается поймать сачком.

Для определения выживаемости и функционального состояния рыб, попадающих непосредственно в куток электрифицированного трала, по 10 особей различных видов помещали в емкости с водой (объемом 30–150 л) и в течение 30–40 мин наблюдали за их поведением. Ни в одном случае гибели рыбы не обнаружено. Большинство особей (за исключением 3 экземпляров) не имело механических повреждений. Как правило, во время посадки в опытные емкости рыбы чувствовали себя нормально, проявляя активную плавательную реакцию. При этом полное восстановление плавательной способности у рыб из электротрала и обычного трала происходило мгновенно или в пределах нескольких минут, но только в том случае, если перед этим рыбы находились в кутке не более 10 мин. При увеличении времени пребывания рыб в трале (как электрифицированном, так и обычном) до 20 и, особенно, до 30 мин, почти у всех особей усиливалось покраснение кожных покровов.

Кроме того, с увеличением продолжительности пребывания рыб в кутке трала (как электрифицированного, так и обычного) резко возрастало среднее время восстановления их плавательных способностей. Например, у лещей, находившихся в кутке менее 23 мин, среднее время возвращения к норме составляло 7.6 мин, а при более длительном пребывании в трале – 22.5 мин (различия достоверны при $P < 0.01$). Увеличение среднего времени восстановления в основном обусловлено ростом процента особей, не успевающих восстановить нормаль-

ную координацию движений за 30–40 минут наблюдения. Доля таких особей возрастала с 4.7% при коротких до 15% при длительных тралениях, если рассматривать данные по всем видам рыб без разбивки на электрические и обычные траления. При этом электротралы с включенными и выключенными электроподборами незначительно отличались по степени воздействия на плавательные способности пойманных рыб (табл. 9.38). Восстановление двигательной активности после воздействия электрического поля быстрее протекало у более мелких рыб. Так, восстановление подвижности у особей жереха длиной 300–305 мм, взятых из уловов получасовых тралений, занимало несколько секунд, а у крупных особей размерами 430–470 мм – 6–8 мин.

Таблица 9.38

Восстановление двигательной активности у рыб из уловов электрифицированного и обычного тралов

Виды рыб	Электротрал			Обычный трал		
	число особей	T_6 , мин	N_{130} , %	число особей	T_6 , мин	N_{130} , %
Лещ	28	13.4	14.3	20	13.6	10
Жерех	6	12.4	20.0	5	10.7	0
Густера	10	6	0	3	10	0

Примечание. T_6 – время восстановления плавательных способностей, N_{130} – доля рыб со временем восстановления > 30 мин.

Большинство имеющихся литературных данных также свидетельствует о том, что при соблюдении правил рыболовства и требований инструкций по эксплуатации электрическое поле промышленных электроловильных установок оказывает на рыб преимущественно дезориентирующее действие и не приводит к гибели или длительному нарушению плавательных способностей ни в процессе лова, ни в последующий период (Веткасов, Сахаров, 1989; Шентякова и др., 1970; Hudy, 1988; Maxfield et al., 1971; McCrimmon, Bidgood, 1965; Pratt, 1955). Соответственно, ущерб от чаек и хищников, поедающих обездвиженную рыбу, не попавшую в электротрал, не превышает аналогичных потерь при траловом или неводном лове и значительно ниже, чем при сетном (Майзелис, Мишелович, 1989). В то же время, в отдельных публикациях отмечены случаи снижения жизнеспособности молоди рыб после ее выпуска из электроловильной установки обратно в водоем, как правило, при неоправданных отступлениях от рекомендуемой промысловой схемы комплектации и применения электроловильного комплекса (Денисов, 1985; Яковлев, 1985).

Влияние электрического тока на водных беспозвоночных. В ходе исследований на Горьковском водохранилище были взяты пробы зоопланктона и зообентоса непосредственно после прохождения близнецового трала ЭЛУ-6М с включенными и выключенными электроподборами (Извеков, Лазарева, 2001). Анализ проб показал отсутствие явных отрицательных последствий воздействия электрического поля на водных беспозвоночных. Веслоногие рачки, коловратки и большая часть ветвистоусых ракообразных были живыми во всех контрольных и опытных пробах. Доля мертвых рачков-босмин за электротралом не превышала 1% от общего их количества, что не выходит за рамки естественной убыли популяции (табл. 9.39).

Таблица 9.39

Видовой состав гидробионтов и доля погибших планктонных организмов при работе комплекса ЭЛУ-6М со включенными и выключенными электродами (Извеков, Лазарева, 2001)

Виды организмов	После обычного трала			После электротрала		
	количество, экз./м ²		смертность, %	количество, экз./м ²		смертность, %
	живые	мертвые		живые	мертвые	
Ветвистоусые рачки						
1. <i>Bosmina longispina</i>	183	0	0	1133	14	1
2. <i>Bosmina crassicornis</i>	5	0	0	—	—	—
3. <i>Chydorus sphaericus</i>	—	—	0	5	0	0
4. <i>Daphnia galeata</i>	—	—	0	5	0	0
5. <i>Daphnia cristata</i>	5	0	0	5	0	0
6. <i>Pleuroxus sp.</i>	5	0	0	—	—	—
7. <i>Ilyocriptus acutifrons</i>	7	0	0	—	—	—
8. <i>Alonella exigua</i>	7	0	0	—	—	—
Веслоногие рачки						
1. <i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	—	—	9	0	0
2. <i>Mesocyclops leuckarti</i>	14	0	0	—	—	0
3. <i>Thermocyclops oithonoides</i>	7	0	0	—	—	0
4. <i>Eucyclops serrulatus</i>	7	0	0	—	—	0
5. <i>Acanthocyclops viridis</i>	7	0	0	7	0	0
6. <i>Acanthocyclops americanus</i>	7	0	0	7	0	0
7. <i>Cyclopoida copepoditi</i>	14	0	0	37	0	0

Коловратки

1. <i>Keratella quadrata</i>	7	0	0	–	–	–
2. <i>Asplanchna priodonta</i>	7	0	0	–	–	–

Большинство донных организмов сохраняло жизнеспособность во всех пробах спустя 7 дней после извлечения их из водоема (табл. 9.40). Высокая доля мертвых особей в опытных и контрольных пробах была отмечена только среди личинок хирономид. При этом в пробах, взятых после прохождения электротрала, смертность личинок комаров оказалась даже ниже (17%), чем за обычным тралом (41%), и несомненно была связана с естественными факторами, а именно с дефицитом растворенного кислорода в пробах ила при их экспонировании после изъятия из водоема.

Таблица 9.40

Видовой состав гидробионтов и доля погибших бентосных организмов при работе комплекса ЭЛУ-6М со включенными и выключенными электродами (Извеков, Лазарева, 2001)

Виды организмов	После обычного трала			После электротрала		
	количество, экз./м ²		смертность, %	количество, экз./м ²		смертность, %
	живые	мертвые		живые	мертвые	
Моллюски						
1. <i>Dreissena polymorpha</i>	40	0	0	—	—	—
2. <i>Viviparus sp.</i>	—	—	—	27	0	0
3. <i>Valvata sp.</i>	—	—	—	27	0	0
Черви						
Tubificidae <i>gen. sp.</i>	74	0	0	240	0	0
Личинки насекомых						
1. Chironomidae <i>gen.sp.</i> larvae	57	40	41	133	27	17
2. Ceratopogonidae <i>gen. sp.</i> larvae	67	0	0	160	0	0

Многочисленные экспериментальные и полевые исследования по воздействию электрических полей импульсного, переменного и постоянного тока на представителей различных групп водных беспозвоночных, также показывают, что пороги их гибели сравнительно высоки, особенно для видов, живущих в пресной воде. При этом летальные дозы воздействия на водных беспозвоночных превышают шоковые (т.е. применяемые в практике промышленного электролова) по силе воздействия в 15–50 раз (до 126), а по экспозиции – в 20–30 раз (Вирбицкас и др., 1983; Извеков, Асланов, 2000; Кирпиченко и др., 1963; Мажилис, 1977; Рачюнас, 1977; Рачюнас, Климинскас, 1977; Сподобина, 1983; Стернин и др., 1972; Шентяков, 1961; Шентякова и др., 1970; Riedel, 1954, 1955). Соответственно, используемые в промышленных орудиях электролова параметры электрических полей и реальные экспозиции их действия, по-видимому, не оказывают существенного вредного воздействия на кормовую базу рыб.

Линии электропередач. В связи с бурным развитием энергетики получили повсеместное распространение высоковольтные линии электропередачи (ЛЭП), и в особенности – высоковольтные линии переменного тока напряжением 500 кВ (ЛЭП-500). Повышенный электромагнитный фон в зоне линии электропередачи является частью антропогенного давления на естественную фауну и флору и тем самым – одним из факторов, формирующих экологическую обстановку в данной зоне. В связи с этим становится очевидной необходимость экологического нормирования полей ЛЭП (Акоев, 1983, 1986; Бондарь, Частокленко, 1988; Львов и др., 1984; Плеханов и др., 1988; Raj et al., 1984).

Напряженность электрического поля непосредственно под линиями электропередач может достигать у поверхности земли нескольких сотен В/см, например, в случае ЛЭП-500 – около 100–150 В/см (Бондарь, Частокленко, 1988; Карташев, Плеханов, 1982; Плеханов и др., 1988; Сердюк, 1977). Нередко высоковольтные линии проходят рядом с жилой застройкой и даже пересекают ее. В связи с проектированием, строительством и эксплуатацией ЛЭП в последние десятилетия выполнены многочисленные работы по оценке влияния создаваемых ими полей на организм человека и животных, проведены полигонные исследования и экологические наблюдения под линиями электропередач.

Как выяснилось, воздействие электромагнитных полей ЛЭП на наземные экосистемы неоднозначно и во многом зависит от биологического объекта и уровня его организации (Акоев, 1986; Банкоске и др., 1980; Сарма Маравата и др., 1979; Шандала, 1986). Так, в ряде работ, посвященных проблеме влияния ЛЭП на природу, отмечается высокая резистентность почв, многих беспозвоночных и растений (Абрамова, 1980; Бельский, 1977; Кравцов, Кравцова, 1971; Лазаренко, Горбатовская, 1966; Плеханов и др., 1988; Трофимова и др., 1980; Lee, 1978). Аналогичным образом, наблюдения, проводившиеся при 2-часовой экспозиции в течение 1–2 месяцев с целью установления допустимых уровней воздействия полей от электролиний с ультравысоким напряжением

постоянного тока, не выявили неблагоприятного действия полей напряженностью 200–300 В/см на людей. Определенное влияние на человека оказывали лишь поля с напряженностью 600 В/см и выше (Якубенко и др., 1972).

В то же время, в наземных полигонных исследованиях при напряженности электрического поля промышленной частоты 150–600 В/см обнаружено уменьшение общей численности беспозвоночных под ЛЭП, а при 600 В/см – разрежение травостоя и замедление темпов развития растений на 10–20% (Акоев, 1983; Карташев, Плеханов, 1982). У летающих насекомых в зоне действия ЛЭП выявлены нарушения способности к полету (Орлов и др., 1984), которые, по-видимому, могут влиять на их опылительную активность (Плеханов и др., 1988). Исследования, проведенные в зоне ЛЭП-500 после ее десятилетней эксплуатации, продемонстрировали изменение формы индивидуальных участков обитания мелких млекопитающих вдоль линии, повышение частоты aberrаций у некоторых видов растений (до 20%), зависимость высоты вегетативных побегов травостоя от напряженности электрического поля, тератологические нарушения у двух видов растений (Карташев, Плеханов, 1982). Под влиянием электромагнитного поля ЛЭП-500 у мышиного горошка *Vicia cracca* L. увеличивается число стерильных и полустерильных бутонов и цветков, приводящее к изменению генетического статуса популяции (Бондарь, Частокотенко, 1988). Согласно данным ряда авторов (см. Сердюк, 1977), электрические поля напряженностью 300–1000 В/см способны оказывать неблагоприятное действие на организм, а при 5000–10000 В/см вызывают гибель животных. Таким образом, имеющиеся на сегодняшний день разноречивые данные не позволяют прийти к окончательному заключению о степени влияния линий электропередач на наземные природные комплексы.

Еще менее изучен вопрос о действии ЛЭП на водные экосистемы. В настоящее время показано, что высоковольтные линии, пересекая реки и другие водоемы, в том числе богатые рыбой, наводят в водной среде электрические поля различной величины (Мессерман и др., 1986; Протасов, 1982; Протасова, Саблин-Яворский, 1986; Протасов и др., 1982). Для передачи электроэнергии используются как воздушные линии электропередачи (ВЛ), так и подводные кабельные линии (КЛ) высокого напряжения (Войтович и др., 1998а). В последнем случае различают траншейный и бестраншейный способы прокладки кабеля. Как правило, при подводной прокладке используют защищенные броней маслonaполненные кабели. Разрабатываются также кабели подводного исполнения с пластмассовой изоляцией, причем основное внимание уделяется повышению срока их службы, определяемого долговечностью изолирующего слоя (Данилов и др., 1991).

Точное вычисление напряженности полей, создаваемых ЛЭП, с учетом всех сопутствующих факторов, представляет собой сложную задачу. В частности, результирующая величина напряженности зависит от характера экранирования, электропроводности и скорости течения воды, силы и частоты распространяющегося в ней электрического тока, а также от конструктивных особенностей ЛЭП, уменьшаясь с увеличением высоты проводов и сокращением расстояния между фазами (Мессерман и др., 1986; Протасов и др., 1982). Поэтому неудивительно, что приводимые разными авторами цифры, характеризующие возможные величины полей, создаваемых ЛЭП в водоемах, существенно расходятся.

По оценке В.Р. Протасова (1982), напряженность электрических полей переменного тока, образуемых воздушными переходами ЛЭП, может составлять около 50 мВ/см, а подводными переходами – более 50 мВ/см, причем плотность тока в воде может превышать 10 мкА/мм². Такие значительные градиенты потенциала приближаются к величине порога реакции возбуждения большинства видов неэлектрических рыб и могут создавать неприемлемый для них абиотический фон, вызывая пространственное перераспределение рыб в водоеме (Протасов, 1982; Протасов и др., 1982). Следует также отметить, что подобные уровни электрического фона могут влиять на процессы развития и морфогенеза гидробионтов. Например, при длительном воздействии слабого постоянного тока на пресноводную гидру *Hydra oligastis* при плотности 0.01–2.0 мкА/мм² (что соответствует напряженности порядка нескольких десятков–сотен мВ/см) наблюдается целый ряд морфологических изменений организма. К их числу относятся вильчатые щупальца, смещение щупалец вдоль продольной оси, появление однощупальцевых, двухголовых и редуцированных форм (Протасова, Саблин-Яворский, 1986; Саблин-Яворский, Протасова, 1984). Увеличение плотности тока до 8–14 мкА/мм² при 10–11-часовой экспозиции вызывает полный распад тела гидры (Протасов, 1982).

Вместе с тем, расчеты, выполненные ленинградскими исследователями (Мессерман и др., 1986), дают более низкие значения напряженности и плотности тока в местах прохождения ЛЭП напряжением 330–1150 кВ/м над пресными водоемами (табл. 9.41).

Таблица 9.41

Характеристики продольных электрических полей, создаваемых линиями электропередач различной мощности в поверхностном слое воды при удельном сопротивлении водной среды 10000 Ом × см (Мессерман и др., 1986)

Параметры ЛЭП					Напряженность,	Плотность тока
Напряжение,	Мощность,	Сила тока,	Высота	Расстояние		
кВ	гВт	кА	проводов,	между фазами,	мВ/см	мкА/мм ²
			м	м		
330	0.35	0.6	15	12	0.2	2 × 10 ⁻⁴
500	1.1	1.2	20	14	0.4	4 × 10 ⁻⁴
750	2.1	1.6	25	18	0.6	6 × 10 ⁻⁴

Согласно этим вычислениям, даже для ЛЭП напряжением 1150 кВ градиент потенциала в водной среде не превышает 1.5 мВ/см, а плотность тока – 1.5×10^{-3} мкА/мм². По данным отдельных авторов, значения напряженности ниже 1.5 мВ/см могут восприниматься неэлектрическими рыбами (Данюлите и др., 1983; Гроня и др., 1988; Миронов, 1948; Муравейко, Степанюк, 1985; Тальберг и др., 1983; Солуха, 1985; Enger et al., 1976; Rommel, McCleave, 1972, 1973). И все же, трудно ожидать при этих уровнях ярко выраженных негативных эффектов поведенческого плана (Протасов и др., 1982). Не вызывает сомнений лишь тот факт, что поля, создаваемые ЛЭП, сопоставимы по величине с порогами чувствительности рыб, снабженных специализированными электрорецепторами. Среди типичных представителей пресноводной ихтиофауны средней полосы России соответствующим уровнем электрочувствительности обладает, в частности, обыкновенный сом (Bretschneider, 1974).

Известно, что обыкновенный сом, как и многие другие представители отряда сомообразных (Siluriformes), имеет высокочувствительную электрорецептивную систему, воспринимающую низкочастотные электрические колебания. Так, некоторые ветви нерва, идущего от боковой линии сома, реагируют изменением импульсной активности на синусоидальное электрическое поле частотой от нескольких единиц до 25 Гц при плотности тока, составляющей всего лишь 10^{-10} А/мм² (Bretschneider, 1974). Однако, учитывая оседлый образ жизни сома (Никольский, 1971), а также быстрое ослабление напряженности электрического поля по мере удаления от линий электропередачи (Мессерман и др., 1986; Сердюк, 1977) можно полагать, что если ЛЭП оказывают какое-либо отрицательное влияние на популяции сомовых, то оно, скорее всего, ограничивается вытеснением этих рыб из узкой зоны действия ЛЭП на соседние участки акватории.

Более серьезную проблему представляет возможность действия полей ЛЭП на проходные и полупроходные виды электрочувствительных рыб, и в первую очередь – осетровых. Как известно, эти ценные промысловые рыбы совершают нерестовые миграции протяженностью в несколько сотен километров и более (Малинин, Протасов, 1986). Во время миграции они следуют на глубине 2–4 м от дна (Гайдук и др., 1971) или в поверхностном горизонте (McCleave et al., 1977), где напряженность электрического поля ЛЭП наиболее высока (Мессерман и др., 1986). Известно, что на воздействие сильных электрических полей осетровые, подобно большинству рыб, отвечают реакцией возбуждения (Веселов и др., 1990; Пономаренко и др., 1992). Однако, как показали исследования последних лет, осетровые рыбы обладают особой системой ампуляроподобных рецепторов, сходных с ампулами Лоренцини пластиножаберных (Никольская, 1978, 1983). Изучение тонкой структуры сенсорного эпителия и особенностей его возбудимости позволило установить электрорецепторную функцию ампулярных органов осетровых (Jorgensen, 1980; Jorgensen et al., 1972; Teeter et al., 1980). В ряде работ (Бойко, Григорьян, 1981, 1984; и др.) была показана также высокая чувствительность связанных с электрорецепторами центральных структур системы боковой линии осетровых рыб: продолговатого мозга, мозжечка, торуса среднего мозга. Так, в среднем мозге этих животных Н.Е. Бойко (1979) были выделены группы нейронов, реагирующих на внешнее электрическое поле с градиентом потенциала 0.1–0.3 мВ/см. Последующие эксперименты продемонстрировали еще более высокую чувствительность мозговых структур осетровых. Например, в электрофизиологических опытах В.М. Муравейко (1987, 1988) на русском осетре пороги импульсной реакции одиночных нейронов торуса составили 14 мкВ/см. У гибрида белуги и стерляди изменения импульсной активности нейронов среднемозгового отдела в ответ на прямоугольные электрические импульсы были зарегистрированы при плотности тока порядка 1×10^{-9} – 1.5×10^{-8} А/мм² (Бойко, 1983 а), а в отдельных случаях даже при 0.4 – 2.0×10^{-11} А/мм² (Бойко, Григорьян, 1984, 1989).

Способность осетровых к восприятию слабых электрических полей была доказана и в ряде поведенческих опытов. В частности, стерлядь и русский осетр отвечали на электрические поля в диапазоне частот от 0.1 до 50 Гц, проявляя три характерных типа поведенческих реакций: 1) ориентировка и поиск рыбой источника поля, 2) активное пищедобывательное поведение в зоне действия поля, 3) избегание зоны электродов. Первые два типа реакций наблюдались только в двух диапазонах частот – 1.0–4.0 Гц и 16–18 Гц при напряженности 0.2–3 и 0.2–6 мВ/см соответственно. Воздействие электрического поля промышленной частоты вызывало первый из указанных типов ответа при напряженности 0.2–0.5 мВ/см и третий тип при 0.6 мВ/см и более (Басов, 1989, 1999).

В экспериментах Р.А. Григорьяна и Н.Е. Бойко (1984) молодь осетровых (осетра, белуги и бестера) демонстрировала активизацию поведения вблизи металлических предметов. При этом «точечные» электроды вызывали интенсивную пищевую реакцию рыб, а металлические пластины, превышающие размеры их тела, – оборонительную. В случае подачи на точечный электрод импульсного тока пищевая реакция сохранялась при частоте стимуляции 0.1–10 Гц, сменяясь оборонительной при повышении частоты до 20 Гц.

У белуги и ее гибрида со стерлядью были также определены пороги пищевых условных рефлексов на импульсную стимуляцию, составившие 6×10^{-11} А/мм² (2 мкВ/см) при длительности импульсов 1000 мс. С уменьшением длительности импульсов до 2 мс порог условного рефлекса возрастает, становясь равным 2×10^{-9} А/мм² (Бойко, 1983 б; Бойко, Григорьян, 1982; Григорьян, Бойко, 1984, 1985). Методы, основанные на измерении общей двигательной активности, дали близкие результаты и продемонстрировали, что абсолютная электрочувствительность мальков осетровых рыб (русского осетра и бестера) заключена в пределах пороговой зоны

10^{-2} – 1 мкВ/см (Солуха и др., 1989). Поэтому при напряженности электрического поля в 15 мкВ/см осетровые уже проявляют реакцию избегания, что убедительно показано на примере веслоноса *Polyodon spathula* (Kalmijn, 1974).

В свете полученных данных находят объяснение результаты биотелеметрических наблюдений за перемещением меченых осетров в районах ЛЭП (Малинин, Протасов, 1986; Поддубный, 1971). Было обнаружено, что вблизи ЛЭП некоторые особи снижают скорость своего движения и меняют его направление. После временной задержки рыбы пересекают трассу ЛЭП и возобновляют движение с прежней скоростью. Таким образом, линии электропередач в ряде случаев, по-видимому, могут становиться искусственными барьерами на пути мигрирующих осетровых.

Детальный анализ параметров электрических полей, создаваемых линиями электропередач, и возможного их влияния на ихтиофауну проводится на Кафедре техники и электрофизики высоких напряжений Новосибирского государственного технического университета (Войтович, Кадомская, 1997; Войтович и др., 1998 а, б; Данилов и др., 1991; Danilov et al., 1997). Сотрудниками кафедры разработана методика расчета основных характеристик электромагнитного поля, генерируемого воздушными и подводными линиями электропередачи высокого напряжения в водоемах. При этом учитываются не только ситуации, связанные с нормальной работой ЛЭП, но и экстремальные режимы, возникающие при однофазном коротком замыкании (КЗ).

В качестве основной характеристики электромагнитного поля в водной среде при анализе его влияния на ихтиофауну авторы избрали плотность продольного тока по трассам КЛ или ВЛ. Выбор плотности тока в качестве основной характеристики связан с относительно медленным ее убыванием при удалении от источника электромагнитного поля в радиальном направлении. Пороговыми значениями плотности тока для рыб, не имеющих специализированных электрорецепторов, считались $\delta_{\text{возб}} = 0.01$ – 0.13 А/м² (реакция возбуждения) и $\delta_{\text{им}} = 0.05$ – 0.25 А/м² (иммобилизация).

Согласно расчетам новосибирских исследователей, при нормальном режиме эксплуатации **воздушных линий** электропередачи плотность тока в пресной воде может превысить пороговые значения реакции возбуждения рыб лишь в водоемах, пересекаемых ВЛ напряжением свыше 750 кВ (Войтович и др., 1998). Наиболее интенсивное поле по трассе ВЛ возникает в водной среде при однофазном КЗ, характеризующемся существенной асимметрией токов в фазах ВЛ. В случае короткого замыкания интенсивность поля возрастает в 18–73 раза и может превысить допустимые значения уже при напряжениях, начиная со 110 кВ. Не следует, однако, забывать, что время экспозиции сильного поля при КЗ ограничено временем действия релейной защиты, т.е. составит 0.12–2.0 с. Вопрос об опасности таких режимов для ихтиофауны остается открытым ввиду недостатка сведений о влиянии продолжительности экспозиции сильных электромагнитных полей на состояние гидробионтов.

Как показывают расчеты по **кабельным линиям** электропередачи (Войтович, Кадомская, 1997; Войтович и др., 1998а; Данилов и др., 1991; Danilov et al., 1997), интенсивность электромагнитного поля зависит от тока нагрузки КЛ, проводимости водной среды, конструктивных особенностей линии и взаимного расположения ее фаз. Поскольку интенсивность электромагнитного поля снижается при увеличении суммарной проводимости экрана и брони, наибольшее влияние на ихтиофауну способны оказывать КЛ средних классов напряжения (например, 35 кВ), конструкция экрана и брони которых характеризуется меньшим объемом металла. При траншейной прокладке фаз напряженность магнитного поля существенно превышает напряженность при их бестраншейной прокладке, в то время как плотность тока несущественно зависит от способа прокладки кабеля. Вместе с тем, при траншейном способе прокладки наблюдается более интенсивное снижение плотности тока при удалении от КЛ. Наиболее благоприятной с точки зрения снижения электромагнитного фона является прокладка фаз КЛ в треугольник в траншее, вырытой на дне водоема. Расчеты показали, что в нормальном режиме эксплуатации напряженность электрического поля при любых условиях прокладки оказывается существенно ниже порога возбуждения рыб (примерно на два порядка). Наиболее сильное поле антропогенного происхождения наблюдается в водоемах с повышенной электропроводностью воды при прокладке фаз КЛ на значительном расстоянии друг от друга, а также при прокладке трех фаз КЛ в одной траншее и выходе из строя хотя бы одной из фаз КЛ (подключаемая резервная фаза вместо вышедшей из строя расположена в специальной траншее на определенном расстоянии от аварийной цепи КЛ). В этих условиях значения плотности тока оказываются соизмеримыми с порогом реакции возбуждения рыб (Данилов и др., 1991).

По мнению новосибирских специалистов, для предотвращения негативного воздействия электромагнитных полей, генерируемых в водоемах ВЛ и КЛ, могут быть предприняты следующие меры:

- снижение мощности, передаваемой по ВЛ и КЛ, в ключевые периоды жизненного цикла рыб, а именно во время их миграции и нереста;
- увеличение толщины экрана и брони КЛ триаксиального исполнения и изготовление их из материала с высокой электропроводностью, например, меди (подводные кабельные линии с броней, выполненной из плоских медных проволок в виде двойной спирали, накладываемой в противоположных направлениях, предложены, в частности, в Канаде);
- применение специальных аппаратных мер для ограничения токов короткого замыкания на ВЛ или КЛ, а также в примыкающих системах.

Таким образом, изучение взаимодействия электромагнитных полей как естественного, так и искусственного генезиса с организмом гидробионтов, безусловно, представляет актуальную в научном и практическом отно-

шении проблему. Этот сравнительно молодой раздел биологии и прикладной экологии привлекает все большее внимание исследователей, поскольку с каждым годом растут число и мощность созданных человеком электромагнитных устройств, оказывающих комплексное воздействие на ихтиофауну (Александров, 1991; Протасов и др., 1982). Среди них наибольшую потенциальную опасность для пресноводных организмов представляют электрические поля орудий электролова, а также высоковольтных линий электропередачи.

Опыт применения электролова в нашей стране и за рубежом, безусловно, свидетельствует о более высокой эффективности электрифицированных орудий лова по сравнению с традиционными, а также об отсутствии их существенного влияния на воспроизводство рыбных запасов и кормовую базу рыб при надлежащей эксплуатации устройств. В этом плане имеется принципиальное различие между запрещенным правилами рыболовства браконьерским способом глушения рыбы с помощью электрического тока и разработанными на научной основе промышленными орудиями электролова, прошедшими необходимую экспертизу (Майзелис, Мишелович, 1989).

По данным мировой литературы, летальные дозы тока для рыб в сотни и тысячи раз превышают дозы, получаемые рыбами при электролове (Зонов, Сподобина, 1980; Сподобина, 1983; Толпыго, Парфенова, 1986). Травмирование рыб, их гибель и другие нежелательные явления, как правило, являются следствием нарушения технологического режима, произвольного изменения параметров и конструкции оборудования, а также ведения работы неисправными или самодельными установками, неквалифицированным или неподготовленным персоналом. Практика также показывает, что ущерб от съеденной хищниками или чайками наркотизированной в электрическом поле рыбы обычно не превышает потерь при траловом или неводном лове и значительно ниже, чем при сетном лове (Майзелис, Мишелович, 1989).

Согласно результатам широкомасштабных исследований, проведенных в нашей стране и за рубежом, параметры применяемых при электролове импульсных полей в большинстве случаев не оказывают необратимого вредного влияния на физиологическое состояние рыб. Воздействие на производителей рыб и их половые продукты электрическим полем со значениями интенсивности и экспозиции, в несколько раз превышающими параметры основных реакций рыб, обычно не сказывается на эмбриональном и постэмбриональном развитии потомства (Астраускас, 1977; Вирбицкас, Синявичене, 1977; Майзелис, Мишелович, 1989; Майзелис, Шабанов, 1975; Петров, Ващинников, 1982; Толпыго, Парфенова, 1984; Хакимуллин, Парфенова, 1984; Шентякова и др., 1970; Riedel, 1954).

Аналогичные параметры электротока не вызывают также отрицательных изменений физиологических показателей рыб, таких как газообмен, уровень гликемии, количество эритроцитов, величина РОЭ (Краюхин, Смирнова, 1966 а, б; Кузьмина, 1971; Шентякова и др., 1970). Как правило, уже на следующий день после электрического воздействия состояние рыб близко к нормальному. При многократном (еженедельном) раздражении, в зависимости от индивидуальных особенностей рыб, изменения поведенческих реакций проявляются после нескольких, а у некоторых особей только после 13–18 воздействий. Вероятность повторного попадания одной и той же рыбы в зону действия электрического тока невысока, даже при облове мелких пресноводных водоемов, причем кумулятивный эффект может возникнуть только при достаточно малых промежутках времени между воздействиями (Траakis, Данюлите, 1977). Используемые в промышленных орудиях электролова параметры электрических полей в воде и реальные экспозиции их действия не оказывают также вредного воздействия на кормовую базу и растительный мир водоемов, не вызывают нарушений донных биоценозов.

Однако, несмотря на многочисленные инспекторские проверки и дополнительные исследования по оценке воздействия электрических полей на рыб и их потомство, внедрение орудий промышленного электролова в практику рыбного хозяйства до сих пор продолжает вызывать настороженность и возражения среди общественности и многих работников рыбного хозяйства. Сомнения в безвредности электрифицированных орудий нередко возникают из-за недостаточной осведомленности населения в вопросах электролова (в частности, наркотизированную рыбу легко принять за мертвую). Кроме того, многие рыбаки и официальные лица, справедливо указывающие на уменьшение вылова рыбы в последние годы, связывают этот негативный процесс исключительно с ведением электролова, оставляя вне поля зрения такие факторы, как загрязнение водоемов промышленными стоками и сельскохозяйственными удобрениями, пресс любительского и браконьерского рыболовства, растущее потребление воды для энергетики, орошения и других хозяйственных нужд (Асланов, 1996; Майзелис, Мишелович, 1989; Извеков, Асланов, 2000).

Вместе с тем, нельзя не отметить, что в ряде случаев воздействие электромагнитного поля орудий электролова может вызывать у рыб негативные побочные эффекты, начиная от физиологических изменений в составе крови или снижения выживаемости оплодотворенной икры, вплоть до травмирования и гибели взрослых особей и молоди (Ainslie et al., 1998; Gatz et al., 1986; Godfrey, 1957; Habera et al., 1999; Hauck, 1949; Horak, Klein, 1967; Marriott, 1973; McMichael, 1993; McMichael et al., 1998; Reynolds, Kolz, 1988; Roach, 1999; Rugh, 1962; Schreck et al., 1976; Sharber, 1986; Sharber, Carothers, 1988, 1990). В частности, при использовании близнецовых электротралов на некоторых водоемах отмечены факты значительного прилова молоди охраняемых видов рыб и снижения ее выживаемости после выпуска из электроловильной установки обратно в водоем (Денисов, 1985; Яковлев, 1985).

Приведенные аргументы доказывают целесообразность применения электрифицированных орудий лова во внутренних водоемах при строгом соблюдении определенных правил ведения промысла, обеспечивающих эко-

логическую безопасность электролова, а также при продолжении экспериментальных и полевых исследований в этой области:

1. Промышленное применение электролова невозможно без организационно-правового регулирования принципов хозяйственного использования оборудования и организации работ, контроля за техническим состоянием разрешаемых к эксплуатации и используемых средств, для чего необходимы эффективные механизмы учета орудий и отчетности о применении электролова. При этом следует разрешить использование в промысле только электрических агрегатов производственного изготовления без изменения их паспортных характеристик.
2. Электролов должен проводиться с безусловным соблюдением рекомендуемых технологических требований, таких как промысловый сезон, разрешенные для промысла виды и размерные группы рыб, длительность их нахождения в электрическом поле. В частности, при использовании близнецовых электротралов типа ЭЛУ-6 или ЭЛУ-4 скорость их буксировки не должна превышать 3–4.5 км/час, а расстояние сетной части залавливающего устройства от дна должно составлять не менее 30 см. Подъем кутка трала должен производиться через такие промежутки времени, чтобы в кутке скапливалось не более 20 кг рыбы, однако это время не должно превышать 10 мин. При нарушении этих условий увеличивается процент травмированных и обьяченных особей, замедляется восстановление их плавательных способностей, повышается вероятность нарушения субстратов и нормального развития кормовых организмов.
3. При использовании близнецовых электротралов более предпочтительным является лов рыбы в вечерние и ночные часы. Производительность тралений в темное время суток увеличивается почти вдвое. Кроме того, при ночном лове сокращается ущерб, причиняемый чайками. А главное, это снижает вероятность заражения карповых рыб лигулой, которая распространяется птицами, поедающими больную рыбу.
4. Следует отметить также, что при использовании электроловильных комплексов типа ЭЛУ-4 и ЭЛУ-6 вполне реально поднятие улова малыми порциями, снижающее степень травмирования рыбы. Поэтому существует принципиальная возможность сортировки уловов и выпуска молоди охраняемых видов рыб в живом виде в водоем, особенно для таких видов как судак, щука и жерех. Однако целесообразность применения этой меры в конкретных водоемах, особенно в случае отлова леща, должны оценивать бассейновые управления и научно-промысловые советы, учитывая величину реального изъятия молоди рыб относительно имеющегося промыслового запаса. Если доля вылавливаемых особей мала в сравнении с продукционными возможностями популяции, то возвращение в водоем выловленной рыбы теряет смысл. Кроме того, согласно современным научным данным, рыбы, пойманные с помощью электроловильных агрегатов, могут иметь ряд скрытых повреждений, которые не проявляются при визуальном осмотре улова и не приводят к немедленной гибели животных. Тем не менее, подобные травмы могут отразиться на последующей выживаемости и репродуктивной способности выпущенных особей (Ainslie et al., 1998; Gatz et al., 1986; McMichael, 1993; McMichael et al., 1998; Sharber, Carothers, 1988, 1990). По этой причине выпуск молоди, подвергшейся комплексному стрессорному воздействию электрического поля и механических факторов, не всегда представляется целесообразным. Следует также учитывать, что выпуск маломерных рыб на некоторых промысловых участках, так же как и использование трала с более крупной ячеей, может привести к снижению экономической эффективности тралового электролова и утрате его преимуществ перед сетным и неводным промыслом.
5. Многие вопросы экологической безопасности электролова до сих пор остаются недостаточно ясными. Поэтому в перспективе необходимы дальнейшие исследования по таким аспектам электролова, как эффект многократно повторяющегося раздражения; отсроченная смертность; отдаленные последствия длительного применения электролова для популяций рыб, обитающих на облавливаемой акватории (включая возможные изменения их генофонда); влияние на репродуктивный успех рыб, их воспроизводительную систему и ранние стадии эмбрионального развития; воздействие тока на невыловленных особей, а также на те виды рыб, которые не являются непосредственными объектами промысла.
6. Особое беспокойство вызывают практически не изученные возможные последствия сильных электрических полей трала на представителей сомовых и осетровых рыб, обладающих высокочувствительными электрорецепторами, в частности на стерлядь, которая нередко встречается в уловах на некоторых волжских водохранилищах, например Горьковском и Чебоксарском. Еще более разрушительным может оказаться действие сильных полей на осетровых при использовании электроловильных установок в рыбоводных хозяйствах.
7. Необходимо продолжать разработку новых, усовершенствованных орудий электролова, в частности аппаратов постоянного тока, не вызывающих у рыб сильного возбуждения и тетануса, и, как следствие, отличающихся наименьшим травмирующим и летальным воздействием на гидробионтов (Rümmeler et al., 1998).
8. Поскольку электротралы и другие электрифицированные орудия являются высокопроизводительными устройствами, во избежание быстрого истощения рыбных запасов требуется как можно точнее устанавливать квоты вылова рыбы в районах электролова в соответствии с рыбопродуктивностью водоема. Кроме того, необходим инспекторский надзор со стороны органов рыбоохраны за режимом эксплуатации орудий электролова и количеством пойманной рыбы.

9. Оптимальный с точки зрения экологических последствий режим электролова должен подбираться для каждого конкретного водоема или группы водоемов, сходных по своему рыбохозяйственному значению и другим признакам. Поэтому в период внедрения электролова на новых промысловых участках необходимо обеспечить широкое участие научных организаций в сборе материалов по проблеме воздействия электролова на рыбные запасы.

Наряду с продолжением исследований по оценке экологических последствий электролова следует вплотную приступить к изучению воздействия других антропогенных источников электромагнитного излучения, в первую очередь, воздушных и подводных линий электропередач, а также подводных переходов нефте- и газотрубопроводов, оборудованных системой катодной защиты от коррозии. В связи с постоянным присутствием электромагнитных полей, создаваемых этими источниками на некоторых участках акватории, они становятся одними из новых экологических факторов среды (Протасов и др., 1982). Вопрос о возможном влиянии линий электропередачи на водные экосистемы пока остается открытым ввиду значительного разброса фактических данных по электрочувствительности рыб (особенно не обладающих специализированными электрорецепторами), а также из-за существенных расхождений в оценках величины электромагнитного поля ЛЭП. Поэтому необходимы дальнейшие полевые и лабораторные исследования в этом направлении, включающие расчеты и непосредственные измерения напряженности электрических полей, создаваемых ЛЭП в водоемах; установление особенностей распределения и миграционного поведения рыб в районах прохождения высоковольтных линий; оценку влияния электромагнитных полей соответствующей амплитуды на процессы развития, роста и регенерации гидробионтов. В свою очередь, проекты подводных и надводных переходов ЛЭП обязательно должны содержать разделы по оценке основных характеристик генерируемых ими электромагнитных полей с точки зрения их потенциального влияния на условия жизни организмов, которые обитают, мигрируют или нерестятся в рассматриваемом водоеме (Войтович и др., 1998а; Данилов и др., 1991).

Решение приоритетных задач охраны окружающей среды в бассейне Верхней Волги на примере Ярославской области

В настоящее время в Российской Федерации реализуется Проект по управлению окружающей средой, осуществляемый в соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 30 августа 1995 г. № 808 «О мерах по выполнению Соглашения между Российской Федерацией и Международным банком реконструкции и развития о займе для финансирования Проекта по управлению окружающей средой» (ПУОС).

На территории Верхне-Волжского региона реализуются следующие компоненты проекта:

- «Управление качеством вод и водными ресурсами»
- «Экологическая политика и регулирование».

Основные эколого-экономические и социальные проблемы Верхне-Волжского региона

Верхне-Волжский регион относится к экономически развитой части России. К Верхне-Волжскому региону обычно относят Вологодскую, Ивановскую, Костромскую, Тверскую и Ярославскую области. Территория Верхневолжского региона равна 264 тыс. км², а население составляет приблизительно 5 млн. человек. По площади регион можно сравнить с такими европейскими странами, как Польша, Италия, Норвегия, Великобритания.

Средняя плотность населения составляет 19 человек на квадратный километр, причем выделяются две совершенно разные зоны: в Вологодской и Костромской областях показатель плотности населения равен соответственно 9 и 13, а в Ивановской и Ярославской областях – соответственно 40 и 58.

С начала 90-х годов Верхне-Волжский регион, как и вся Россия, вступил в период трансформации экономики. Продолжаются спад промышленного производства и дестабилизация остальных отраслей экономики (сельского и лесного хозяйства, транспорта, коммунального хозяйства), что влияет на природоохранную политику и ее результативность и, как следствие, на состояние окружающей среды.

Природоохранная политика в Верхне-Волжском регионе основана на таких принципах, как устойчивость развития, правило «загрязнитель платит», регламентирование государством допустимых выбросов и сбросов загрязняющих веществ, существенная роль органов самоуправления и общественности в принятии решений по охране окружающей среды и ряде других. Однако эффективность этой политики пока незначительна, главным образом, по трем причинам:

- кризисный недостаток финансовых средств в органах государственного аппарата (в том числе и на охрану окружающей среды);
- крайне слабое финансовое положение предприятий в большинстве отраслей, не позволяющее полностью реализовать правило «загрязнитель платит»;
- сложность и громоздкость административных структур в целом и, в частности, в области охраны окружающей среды, затрудняющие координацию и прямые действия.

Компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами»

Составной частью Проекта по управлению окружающей средой в РФ является компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами». Цель компонента состоит в повышении эффективности деятельности существующих органов управления качеством вод и водными ресурсами на местном, региональном и федеральном уровнях.

В рамках концепции реализации компонента руководящими принципами управления качеством вод и водными ресурсами являются:

1. Устойчивость – водохозяйственная деятельность должна быть направлена на удовлетворение потребностей нынешнего поколения без ущерба для будущих поколений.
2. Экосистемный подход в водохозяйственной деятельности.
3. Непрерывность вод речного бассейна в пространстве и во времени, бассейновая интеграция и территориальная координация.
4. Относительность
 - а) экономическая оправданность,
 - б) техническая соразмерность,
 - в) специфическая бассейновая и территориальная совместимость;
5. Предусмотрительность – должно быть обеспечено как можно меньшее воздействие хозяйственной деятельности на состояние вод;
6. Предосторожность – меры по предупреждению вредного воздействия хозяйственной деятельности на состояние вод не должны откладываться на том основании, что исследования не установили в полной мере причинно-следственной связи между этими воздействиями, с одной стороны, и их влиянием на состояние вод – с другой стороны.
7. Правило «водопользователь платит».
8. Превентивность – предупредить вредное воздействие хозяйственной деятельности на состояние вод легче, чем бороться с последствиями этого воздействия.

Подкомпонент «Политика и стратегия комплексного регионального управления окружающей средой и водными ресурсами в бассейне Верхней Волги» является составной частью **компонента** «Управление качеством вод и водными ресурсами», который реализуется в рамках Проекта по управлению окружающей средой в РФ в трех пилотных регионах: Верхняя Волга, Северный Кавказ и Урал. Основной целью **подкомпонента** является усовершенствование системы управления качеством вод и водными ресурсами в Верхне-Волжском регионе, включая ее административные, нормативные, правовые, экономические, технические и контрольные составляющие. Реализация **подкомпонента** осуществляется в рамках концепции, главные положения которой основаны на бассейновом принципе управления. Решение задач, вытекающих из концептуального замысла, выполняется в пределах трех различных категорий территориального деления: Екатеринбург (город), Ростовская обл. (область), Верхняя Волга (регион, включающий Тверскую, Ярославскую, Вологодскую, Костромскую и Ивановскую области). Полученные при этом результаты будут дополнять друг друга и позволят не только определить наиболее эффективные пути усовершенствования системы управления качеством вод и водными ресурсами, но и продемонстрировать механизмы их распространения на территории Российской Федерации.

Верхне-Волжский регион выбран в качестве пилотного не случайно. Здесь, в центре России, наиболее ярко выражены социальные, демографические, экономические и экологические проблемы, характерные для всей страны. Это касается и проблем, связанных с использованием водных ресурсов.

Протяженность р. Волги в пределах региона составляет 1280 км, количество малых и средних рек превышает 12 тыс., озер – 4 тыс. На территории региона располагается 5 крупных водохранилищ (Верхневолжское, Иваньковское, Угличское, Рыбинское и Горьковское).

Большинство водных объектов испытывает значительное антропогенное воздействие, приводящее к постепенной деградации водных экосистем и ухудшению качества поверхностных вод.

В ходе реализации **подкомпонента** выполнено подробное описание состояния экосистемы бассейна Верхней Волги. Проведен подробный анализ различных аспектов существующей системы управления качеством вод и водными ресурсами: административных, нормативно-правовых, экономических, социальных, технических и других.

В результате выявлены основные региональные проблемы:

- громоздкость и низкая эффективность системы управления окружающей средой; низкое качество питьевой воды и, как следствие, неудовлетворительное состояние здоровья населения;
- значительная роль сточных вод промышленных предприятий в ухудшении качества поверхностных вод;
- отсутствие региональной системы сбора, обработки, анализа, хранения и распространения информации, способствующей принятию управленческих решений в области охраны окружающей среды.

В связи с этим, на основе рекомендаций российских и зарубежных специалистов, консультаций с представителями администраций, организациями эколого-ресурсного блока сформулированы следующие цели и задачи **подкомпонента**.

Целями **подкомпонента** являются поддержка и консолидация усилий и средств областей Верхней Волги, Межрегионального Верхне-Волжского Экологического Совета, муниципалитетов и предприятий в разработке, демонстрации эффективности и внедрении усовершенствованной региональной системы управления качеством вод и водными ресурсами, а также региональных программ восстановления и сохранения качества вод, улучшения питьевого водоснабжения, выявления стратегических направлений приоритетного инвестирования.

Для достижения этих целей планируется решение следующих задач:

1. Разработка альтернатив региональной системы управления качеством вод и водными ресурсами, включая стратегии инвестирования, организационные мероприятия и реформы.
2. Оценка состояния систем питьевого водоснабжения в регионе, определение путей их усовершенствования.
3. Анализ систем охраны водных объектов от загрязнения сточными водами.
4. Аналитическое описание региональных экосистем, создание прототипа региональной объединенной информационной системы для управления качеством вод и водными ресурсами.

В результате реализации **подкомпонента** планируется достижение следующих результатов:

1. Разработка стратегии управления качеством вод и водными ресурсами в Верхне-Волжском регионе, направленной на рациональное использование природных вод без риска для настоящего и без ущерба для будущих поколений людей, и плана ее реализации.
2. Создание региональной программы поэтапного улучшения питьевого водоснабжения в бассейне Верхней Волги и механизмов ее реализации.
3. Формирование пакета региональных программ уменьшения нагрузки загрязнений на водные объекты бассейна и механизма их реализации.
4. Создание регионального информационно-аналитического Центра поддержки принятия управленческих решений в области управления качеством вод и водными ресурсами.

Результаты работы **подкомпонента** будут использоваться администрациями, организациями эколого-ресурсного блока, промышленными и муниципальными предприятиями Верхне-Волжского региона для объединения усилий по усовершенствованию системы управления качеством вод и водными ресурсами.

Компонент «Экологическая политика и регулирование»

В начале XXI века экологическая политика является необходимой частью политики государства. Поскольку экологические проблемы порождены социально-экономическим развитием и связаны практически со всеми аспектами жизни современного общества, постольку и экологическая политика должна тесно координироваться с социальной, экономической, демографической, научно-технической и культурной политикой. При этом по отношению к другим частным направлениям государственной политики экологическая политика, как показывает опыт развитых стран, все более выступает в качестве целеполагающей.

Главная цель экологической политики состоит в том, чтобы нормализовать воздействие общества на окружающую среду. Достижение этой цели – весьма долгосрочная глобальная задача, поэтому на обозримый период времени принимается редуцированная цель, состоящая в обеспечении достижимого снижения воздействия с учетом социально-экономического положения страны.

Чтобы обеспечить разработку эффективной экологической политики и ее успешное осуществление, в Российской Федерации необходимы дальнейшее совершенствование структуры природоохранной системы и ее приведение в соответствие со сложившейся мировой практикой.

Согласно Концепции экологической безопасности Российской Федерации, рассматривавшейся экологической комиссией Совета Безопасности Российской Федерации в 1995 г., «обеспечение экологической безопасности – это реализация системы мер и действий, направленных на обеспечение устойчивого развития природных систем в интересах личности, общества и государства и состоящих в минимизации ущерба, наносимого природным системам деятельностью человека».

Для реализации ПУОС региональный аспект является основным. Поэтому цели экологической политики в рамках этого проекта могут быть сформулированы следующим образом:

- минимизация или значительное сокращение ущерба, наносимого природным ресурсам в результате строительства или функционирования объектов хозяйственного комплекса регионов;
- улучшение качества природных ресурсов;
- сокращение имеющихся очагов экологических кризисов.

В рамках реализации **компонента** «Экологическая политика и регулирование» ПУОС разработан Верхне-Волжский план действий по охране окружающей среды (далее «План действий» или «РПДООС»).

Принципиальное отличие настоящего Плана действий от традиционно разрабатываемых территориальных (областных) планов по охране окружающей среды заключается в следующих положениях:

- внедрение в практику управления охраной окружающей среды в Верхне-Волжском регионе передового опыта высокоразвитых стран, в том числе в области нормирования хозяйственной деятельности, воздействующей на окружающую среду;
- осуществление мероприятий Плана действий обеспечит коренное улучшение экологической обстановки в регионе и будет способствовать более эффективному выполнению федеральных целевых программ «Возрождение Волги», «Оздоровление окружающей среды и населения г. Череповца» и «Отходы», а также областных программ по охране окружающей среды;
- уменьшение ущерба здоровью населения является главным приоритетом в перечне целей и мероприятий Плана действий, который определен в соответствии с принятыми критериями выбора приоритетов природоохранной политики;
- улучшение экологической ситуации в 13 городах региона с неблагоприятной обстановкой и уменьшение нагрузки на окружающую среду со стороны 48 самых крупных загрязнителей путем концентрации усилий на оздоровлении экологической обстановки в этих «горячих точках» Верхне-Волжского региона, в которых проживает около 60% его населения;
- при выборе мероприятий, направленных на уменьшение нагрузки на окружающую среду, преимущество отдается превентивным мерам в промышленности и других отраслях;
- план действий должен стимулировать благоприятные для окружающей среды формы поведения производителей и потребителей;
- план действий не носит директивного характера, он является открытым и будет периодически пересматриваться и обновляться в процессе его выполнения;
- план действий стимулирует привлечение международных финансовых организаций и иностранных инвесторов к решению проблем охраны окружающей среды в Верхне-Волжском регионе.

Реализация Плана действий осуществляется в три этапа:

Первый этап (1997–2000 гг.) – создание организационной и нормативно-правовой базы для совместной деятельности 4 областей региона, введение новых экономических и внеэкономических механизмов в виде эксперимента. Ограничение нагрузки на окружающую среду на 10%.

Второй этап (2000–2005 гг.) – выполнение среднесрочных мероприятий по охране окружающей среды с целью ограничения нагрузки на окружающую среду на 20–25%.

Третий этап (2005–2010 гг.) – внедрение в природоохранную политику областей Верхне-Волжского региона европейских стандартов управления окружающей средой, выполнение долгосрочных мероприятий и уменьшение нагрузки на окружающую среду на 30–50% (по некоторым **компонентам**), улучшение экологической обстановки во всем Верхне-Волжском регионе.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Н.В. Изучение действия электрофизических факторов на биологические объекты // Электронная обработка материалов. 1980. № 5. С.57–59.
- Авакян А.Б., Ривьер И.К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ // Водн. ресурсы. 2000. Т.27. №4. С.389–399.
- Авакян А.Б., Широков В.М. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во «Виктор», 1994. 320 с.
- Авакян А.Б., Веницианов Е.В., Кочарян А.Г., Сафонова К. Современное состояние и проблемы охраны качества воды в бассейне Волги // Водные ресурсы. 1994. № 4. С. 471–479.
- Акоев И.Г. Некоторые итоги и очередные задачи электромагнитобиологии // Проблемы экспериментальной и практической электромагнитобиологии. Пушино, 1983. С. 3–34.
- Акоев И.Г. Принципиальные особенности изучения биологической опасности и нормирования электромагнитных излучений // Биологические эффекты электромагнитных полей. Вопросы их использования и нормирования. Пушино, 1986. С. 129–135.
- Алекин О.А. Общая гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1948. 203 с.
- Александров В.В. Поведенческие и ориентационные физиологические реакции высших гидробионтов в условиях изменения фоновых электромагнитных характеристик среды обитания // Экология моря. 1991. Вып.37. С.64–73.
- Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных. Эколого-физиологические аспекты. М.: Наука, 1990. 144 с.
- Амбразене Ж.П. Классифицирование речных вод по степени загрязненности на основе микробиологических показателей // Водные ресурсы. 1974. № 5. С. 102–110.
- Американо-российский симпозиум по инвазионным видам. Тез. докл. Борок. Россия, 27-31 августа 2001 г. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 274 с.
- Аминова И.М. Влияние нефтепромыслов на зообентос прибрежной зоны Северного Каспия в условиях подъема уровня моря // Экосистемы водоемов Казахстана и их рыбные ресурсы. Алма-Ата, 1997. С. 160–170.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
- Антипова О.П. Рыбинское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С. 31–50.
- Архипова Н.Р. Олигохеты глубоководной зоны Иваньковского и Угличского водохранилищ / ИБВВ АН СССР. Борок, 1984. 17 с. Деп. в ВИНТИ 26.12.84, № 8372–84.
- Асланов Г.А. Облов малых водоемов с помощью орудий электролова // ВНИЭРХ. Сер. Актуальные научно-технические проблемы отрасли. 1996. Вып. 1. С. 1–39.
- Асланов Г.А., Мишелович Г.М., Сафонов И.М., Шаурин Я.П. Техника промышленного электролова. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 216 с.
- Астраускас А. Радужная форель и серебряный карась // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С. 28–36.
- Базаров М.И., Голованов В.К. Распределение рыб в Горьковском водохранилище на участке от Костромского расширения до г. Плес в разные сезоны года (в печати).
- Баканов А.И. О мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 53. С.12–17.
- Баканов А.И. О бентосе Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1984 б. № 63. С. 57–60.
- Баканов А.И. Количественное развитие зообентоса в водохранилищах Советского Союза / ИБВВ АН СССР. Борок, 1985. 84 с. Деп. в ВИНТИ 5.05.85, № 2968.
- Баканов А.И. Бентос русловой части Волжских водохранилищ // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 74. С.28–31.
- Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdellea, Herpobdelidae) в Волжских водохранилищах // Зоол. журн. 1993. Т.72, вып. 6. С. 135–137.
- Баканов А.И. Современное состояние зообентоса Верхней Волги // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль. Российская экологическая академия. 1998. Вып. 1. С. 44–50.
- Баканов А.И., Гапеева М.В., Томилина И.И. Оценка качества донных отложений с использованием элементов триадного подхода (на примере оз. Плещеево) // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 148–160.
- Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 211–228.
- Баканов А.И., Гапеева М.В., Томилина И.И. Оценка качества донных отложений водохранилищ Верхней Волги с использованием элементов триадного подхода // Биол. внутр. вод. 2000а. №1. С. 102–110.
- Баканов А.И., Гапеева М.В., Гребенюк Л.П. и др. Оценка качества донных отложений Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биол. внутр. вод. 2001 б. №4. С. 163–174.

- Баканов А.И., Щербина Г.Х., Перова С.Н. Районирование Рыбинского водохранилища по состоянию сообществ донных организмов // Водн. ресурсы. 1999. Т.26. С.221–230.
- 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.
- Балабанова Л.В. Изменения гранулоцитов карпа под влиянием аммонийного загрязнения // V Всесоюз. конф. по водной токсикологии: Тез. докл. М., 1988. С.100.
- Балабанова Л.В. Морфо-функциональные изменения гранулоцитов карпа в бескальциевой среде // VII Всесоюз. конф. по экол. физиол. и биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1989. С.24–25.
- Балабанова Л.В. Влияние кадмия на ультраструктуру иммунокомпетентных клеток мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* // Цитология. 1997. Т.39. №8. С. 677–680.
- Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. Ультраструктура клеток иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* в норме и при иммунизации // Цитология. 1988. Т.30, № 6. С. 657–661.
- Балабанова Л.В., Лапирова Т.Б. Иммунологические характеристики окуня озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб., 1994. С.229–236.
- Балахнин И.А., Куровская Л.Я. Активность комплемента и гидролитических ферментов в сыворотке крови карпа при воздействии аэромонад // Доповиди НАН України. 1995. Т. 1. С. 113–115.
- Балонов И.М. Виды рода *Chrysosphaerella* Laut. из Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1972. Т.VIII, вып.3. С. 80–82.
- Балонов И.М. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976а. С. 61–81.
- Балонов И.М. Виды рода *Synuraceae* Lemm. (Chrysophyta) Волги и ее бассейна (Волга-2) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976 б. № 29. С. 16–19.
- Балонов И.М. Виды рода *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyta) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 34. С. 11–14.
- Балонов И.М. Виды рода *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) в водоемах бассейна Волги // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978. С. 76–102.
- Балонов И.М. Новый для флоры СССР вид рода *Chrysosphaerella* Laut. (Chrysophyta) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1980а. № 45. С.28–31.
- Балонов И.М. О новом виде рода *Chrysosphaerella* (Chrysophyta) // Бот. журн. 1980 б. Т.65, № 8. С. 1190–1192.
- Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Виды рода *Synura* Ehr.(Chrysophyta) в водохранилищах Волжского каскада // Бот. журн. 1974. Т.59, № 11. С. 1675–1686.
- Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Электронно-микроскопическое изучение видов р. *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада II. Series Planae Harris et Bradley // Бот. журн. 1975. Т.60, № 9. С. 1289–1296.
- Балушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы качества воды // Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. С. 146–168.
- Банкоске И.В., Познаньяк Д.Т., Макки Г.В. Биологическое влияние электрических полей // Влияние электроустановок высокого напряжения на окружающую среду (СИГРЕ-78). М.: Энергия, 1980. С. 85–101.
- Баранов И.В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 279–322.
- Бармин А.Н., Кузьмина Е.В. *Pistia stratioides* L. (Araceae) в водоемах г. Астрахани // Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод: Материалы III конф. (Петрозаводск, сент. 1992). Петрозаводск, 1993. С. 25–26.
- Басов Б.М. Влияние электрического поля низких частот на поведение осетровых рыб // Поведение рыб: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 147.
- Басов Б.М. Поведение стерляди *Acipenser ruthenus* и русского осетра *A. gueldenstaedtii* в электрических полях низких частот // Вопр. ихтиологии. 1999. Т.39, № 6. С. 819–824.
- Басова С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса // Биологическая продуктивность озера Красного. Л.: Наука, 1976. С. 104–120.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Белкина Н.А., Васильева Е.П. Оценка загрязненности донных отложений северной части Ладожского озера // Водн. ресурсы. 1999. Т.26, № 1. С. 112–114.
- Бельский А.И. Влияние ЭМП на рост и развитие растений // Электронная обработка материалов. 1977. № 6. С. 69–71.
- Беляев С.С., Иванов М.В. Радиоизотопный метод определения интенсивности бактериального метанобразования // Микробиология. 1975. Т.44. Вып.1. С.166–168.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1948. Т.1. С.1–468.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1949а. Т.2. С. 469–925.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1949 б. Т.3. С. 930–1370.
- Бергельсон Б.О. Эффективность и экология нереста рыб Иваньковского водохранилища и влияние на них подогретых вод Конаковской ГРЭС // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭС и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 83–93.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.I. 667 с.; Т.II. 477 с.

- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Кинетические закономерности разложения органического вещества в притоках Рыбинского водохранилища // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С.111–149.
- Бикбулатова Е.М. Оценка масштабов седиментации органического вещества фитопланктона Рыбинского водохранилища // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С.16–24.
- Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Бисеров В.И. Зообентос Горьковского водохранилища в первой половине 80-х годов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 77. С.25–28.
- Бисеров В.И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1987 б. № 74. С. 23–27.
- Бисеров В.И., Митропольский В.И. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1982 гг. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 67. С. 14–19.
- Бисеров В.И., Гапеева М.В., Цельмович О.Л., Широкова М.А. Ртуть в донных отложениях и макрозообентосе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 78–83.
- Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999. Т.84, № 1. С. 93–104.
- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища. Изв. ГОСНИОРХ. 1965. Т.60. С.5–110.
- Бойко Н.Е. Чувствительность осетровых к внешним электрическим полям // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 29–30.
- Бойко Н.Е. Ответы нейронов среднемозгового отдела анализатора боковой линии осетровых на электрическое раздражение // Функциональная эволюция центральной нервной системы. Л.: Наука, 1983а. С.18–22.
- Бойко Н.Е. Поведенческие реакции осетровых рыб в слабых электрических полях // Механизмы поведения: Материалы 3 Всес. конф. по поведению животных. М., 1983 б. Т.1. С. 194–195.
- Бойко Н.Е., Григорьян Р.А. Восприятие молодью осетровых рыб слабых электрических полей тока // Сенсорная физиология рыб: Тез. докл. конф. Апатиты, 1984. С. 90–91.
- Бойко Н.Е., Григорьян Р.А. Реакции нейронов «торуса» среднего мозга молоди осетровых на слабые электрические поля // Морфология, экология и поведение осетров. М.: Наука, 1989. С.165–170.
- Бойко Н.Е., Григорьян Р.А. Реакции нейронов мозга осетровых на электрическое раздражение // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1981. Т.17, № 2. С. 213–215.
- Бойко Н.Е., Григорьян Р.А. Условнорефлекторные реакции осетровых рыб в слабых электрических полях / Ин-т эволюц. физиол. и биохимии АН СССР. Л., 1982. 11 с. Деп. в ВИНТИ 11.04.83, № 1905–83 ДЕП.
- Бойцов М.П. Распределение, рост и урожайность молоди рыб Ивановского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 94–107.
- Болдина И.К. Питание густеры волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1960. Вып.3(6). С. 158–169.
- Болдина И.К. Некоторые особенности биологии стерляди в Куйбышевском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 119–130.
- Болотова Н.Л. Изменение структуры рыбного населения в крупных мелководных северных озерах // Первый конгр. ихтиол. России: Тез. докл. М.: ВНИРО, 1997. С.141.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 51 с.
- Бондарь Л.М., Частокотенко Л.В. Цитогенетический анализ популяций *Vicia cracca* L. в зоне действия линии высокого напряжения // Экология. 1988. № 6. С. 20–24.
- Бородич Н.Д. Донная фауна осушной зоны Куйбышевского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 125–142.
- Боруцкий Е.В. Нагастисциды пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 426 с.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бурковский И.В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд-во МГУ, 1984. 208 с.
- Буторин А.Н. Бактерии и бактериальные процессы на границе донные отложения – вода в пресных водоемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н. Особенности температурного режима Ивановского водохранилища в условиях искусственного подогрева // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 70–142.
- Буторин Н.В., Литвинов А.С. Особенности термического режима водохранилища-охладителя крупной тепловой электростанции // Гидрология озер и водохранилищ. Ч. 2. Водохранилища. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 134–142.
- Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 306 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982а. 224 с.
- Буторин Н.В., Литвинов А.С., Трифонова Н.А. Абиотические факторы формирования качества воды Верхневолжских водохранилищ // Структура и функционирование пресноводных экосистем: Тр. ИБВВ АН СССР. Вып.55(58). Л.: Наука, 1982 б. С.24–41.

- Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982 в. С. 150–167.
- Буторина Л.Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954–1956 гг. // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1961. Т.4(7). С. 20–33.
- Буторина Л.Г. Фитопланктон Угличского водохранилища в 1954–1956 гг. // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 36–42.
- Бухарин О.В., Васильев Н.В. Лизоцим и его роль в биологии и медицине. Томск: Изд-во ТМИ, 1974. 283 с.
- Былинкина А.А. Особенности круговорота фосфора в водохранилищах Волги и проблема евтрофирования // Водн. ресурсы. 1989. № 6. С. 62–69.
- Былинкина А.А. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 28–41.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Биогенные элементы // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 80–92.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 250–271.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Особенности гидрохимического режима Иваньковского водохранилища в связи с объемом и распределением водного стока // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 3–20.
- Былинкина А.А., Калинина Л.А., Генкал Л.Ф., Петухова Л.А. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища в 1984–1985 гг. // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С.183–204.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. 1982. Т.266, № 1. С. 250–252.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинев А.Г. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). II. Тетраплоидные формы // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30, вып.6. С. 908–919.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». 1950. Вып.1. С. 236–275.
- Васильев Л.И. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции «Борок». 1955. Вып.2. С. 142–168.
- Васильева Е.Д., Осинев А.Г., Васильев В.П. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). I. Диплоидные виды // Вопр. ихтиологии. 1989. Т.29, вып.5. С. 705–717.
- Вайнштейн М.Б. К микробиологической характеристике подогретых вод Конаковской ГРЭС // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. №11. С. 19–22.
- Величко Е.С. Предварительные данные по микробентосу Иваньковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1975. № 28. С. 36–39.
- Величко Е.С. Мейобентос Иваньковского водохранилища в районе грунтовых разработок // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68. С.25–28.
- Веригин Б.В. Змееголов как объект акклиматизации // Рыбн. хоз-во. 1956. № 2. С. 61–62.
- Веселов В.П., Шаломьянская З.Н., Городецкая О.Н. Изучение возбудимости локомоторного аппарата у белуги и шипа, различающихся особенностями плавания // Всесоюзн. школа-семинар «Актуал. вопросы локомоции первично-водных позвоночных». Киев, 1990. С. 12.
- Веткасов С.А., Сахаров М.А. Выживаемость молоди рыб, выловленных электроустановкой ЭЛУ-4М // Рыбн. хоз-во. 1989. № 8. С. 80–81.
- Викторов Л.В. Краткая история изучения фауны, распространения и перспективы фаунистических исследований водных позвоночных Тверского края. Тверь: Тверск. гос. ун-т, 1992. С. 28–56.
- Вилисова И.К. Зоопланктон мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. Т.89. 1974. С. 51–57.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Университетское, 1960. 329 с.
- Виноградов Г.А. Адаптация водных животных с различными типами осморегуляции к понижению рН внешней среды // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 17–25.
- Вирбицкас Ю.Б. Структура и динамика популяций и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1988. 47 с.
- Вирбицкас Ю., Синявичене Д. Ранние этапы онтогенеза рыб // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С. 49–69.
- Вирбицкас И.Б., Восилене М.Е., Данолюте Г.П и др. Последствие импульсного электрического тока на гидробионтов // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С. 51–56.
- Витынь Я. Количество Cl и SO₃, поступающих в почву с атмосферными осадками // Журн. опытно-агрономии. 1911. Кн.1. С. 20–32.

- Вихман А.А. Системный анализ иммунологической реактивности рыб в условиях аквакультуры. М.: Экспедитор, 1996. 176 с.
- Влияние стоков Череповецкого промышленного центра на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. 156 с.
- Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов // Материалы Второго симп., Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок, 1974. 206 с.
- Войтович Р.А., Кадомская К.П. Влияние конструктивных параметров подводных кабельных линий высокого напряжения на электромагнитное поле в водной среде // Электричество. 1997. № 4. С. 15–20.
- Войтович Р.А., Глазер В.Л., Кадомская К.П. Влияние воздушных и подводных линий электропередачи на ихтиофауну пересекаемых водоемов // Изв. АН. Энергетика. 1998а. № 6. С. 74–83.
- Войтович Р.А., Кадомская К.П., Самуилов Д.А. Влияния сопротивления заземления береговых подстанций на интенсивность электромагнитного поля подводной кабельной линии // Электричество. 1998 б. № 10. С. 14–18.
- Волга: два года вместе. Общественный российско–голландский проект «Волга». Нижний Новгород, 1995. 64с.
- Волга и ее жизнь / Ред. Н.В. Буторин, Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Володин В.М. Развитие чехони *Pelecus cultratus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука. 1966а. С. 3–8.
- Володин В.М. Плодовитость чехони *Pelecus cultratus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука. 1966 б. С. 9–20.
- Володин В.М. Нерестилища налима в Рыбинском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966 в. С. 21–28.
- Володин В.М. Плодовитость налима (*Lota lota* L.) в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб: Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1968. С. 222–228.
- Володин В.М. Некоторые особенности формирования структуры популяции леща Рыбинского водохранилища водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 94. С. 73–79.
- Володин В.М. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1982. Т.22, вып.2. С. 246–253.
- Володин В.М. Состояние воспроизводительной системы и плодовитость рыб в Северо-Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 101–122.
- Воронин В.М., Лукашкина В.А., Муравейко В.М. Влияние электрических полей на гидробионтов. Апатиты: Кольский науч. центр АН СССР, 1989. 37 с.
- Воронков П.П. Закономерности процесса формирования и зональности химического состава вод местного стока // Тр. ГГИ. 1963. Вып.102. С.43–119.
- Временные методические указания. Метрологическая аттестация методик выполнения измерений содержания компонентов проб вод. 01.04.86. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 79 с.
- Вуглинский В.С. Водные ресурсы и водный баланс крупных водохранилищ СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1991. 223 с.
- Габайдуллин А.Г., Ильина Е.М., Рыжов В.В., Хамитова Р.Я. Охрана окружающей среды от ртутного загрязнения. Казань: Магриф, 1999. 94 с.
- Гагарин В.Г. Мейобентос Рыбинского водохранилища и его притоков // Фауна и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1985. 24 с. Деп. в ВИНТИ 14.01.86, № 306-В.
- Гагарин В.Г. Некоторые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 71. С. 22–25.
- Гагарин В.Г. Мейобентос Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 72–77.
- Гайдук В.В., Малинин Л.К., Поддубный А.Г. Определение глубины следования рыб в светлое время суток // Вопр. ихтиологии. 1971. Т.11, Вып.1. С. 167–171.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Галактионов В.Г. Графические модели в иммунологии. М.: Медицина, 1986. 240 с.
- Галактионов В.Г. Очерки эволюционной иммунологии. М.: Наука, 1995. 256 с.
- Галактионов В.Г. Иммунология: учебник. М.: МГУ. 1998. 480 с.
- Галина М.С. Рыбы как объект мониторинга закисления пресноводных экосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1993. Вып.15. С. 88–95.
- Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Головчиц В.А. Эколого-биологические основы массового культивирования колостраток. Минск, 1988. 139 с.
- Гапеева М.В. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища.// Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 254 с.
- Гапеева М.В., Законнов В.В., Гапеев А.А. Локализация и распределение тяжелых металлов в донных отложениях водохранилищ Верхней Волги // Водн. ресурсы.1997. Т.24, №2. С. 174–180.
- Гапеева М.В., Груздев Е.С., Лукьяненко В.И., Шувалова А.Б. Межгодовая и сезонная изменчивость содержания тяжелых металлов у рыб верхневолжских водохранилищ //Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль, 1998.145 с.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.

- Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. – новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 1996. № 1. С.92–93.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г. Новые данные для флоры Bacillariophyta волжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 5–11.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г. Новые находки диатомовых водорослей (Centrophycea) из волжских водохранилищ // Альгология. 2001 (в печати).
- Генкал С.И., Кузьмин Г.В. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) // Гидробиол. журн. 1980. Т.16, № 4. С. 25–30.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Новые данные о *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // Альгология. 1999. Т.9, № 4. С. 58–69.
- Герасимов Ю.В. Условия нагула бентосоядных рыб в зоне зарослей макрофитов озер // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 1983. 24 с.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1999. 172 с.
- 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. М.: ВНИРО, 1990. С.177–193.
- Герасимова А.В. О распространении дифиллоботриоза среди населения прибрежных районов Ярославской области // Вопросы краевой паразитологии. Ярославль, 1967. С.3–12.
- Герман А.В., Козловская В.И. Содержание полихлорированных бифенилов в леще (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 39. С.139–142.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 299 с.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение рыб. Тез. 2-го Всерос. совещ. по поведению рыб. Борок, 1996. С.16–17.
- Голованов В.К., Васюра Л.Е. О массовой гибели осетровых видов рыб в результате воздействия подогретых вод (в печати)
- Голованов В.К., Свицкий А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 92–123.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 1989. 156 с.
- Голубцов А.С. Эколого-генетический анализ популяций ротана *Perccottus glenii* Dyb. в естественном и приобретенном ареалах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
- Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев: Наукова думка, 1977. 250 с.
- Гордеев Н.А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга-1: Тез. докл. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1971. С. 244–254.
- Гордеев Н.А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2: Тез. докл. Борок, 1974. С. 65–69.
- ГОСТ 17.1.04.02.-90. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла «а». М.: Изд-во Госстандартов, 1990. 15 с.
- Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1986. Т.1. Ч.1. Вып.23. 628 с.
- Гофман-Кадошников П.Б., Чижова Т.П., Артамошин А.С. Обследование на дифиллоботриоз рыб Угличского водохранилища // Мед. паразитология и паразитарные болезни. 1967. № 5. С. 611–613.
- Гриб А.В., Степанова В.С. Дополнительные исследования Сяберских озер и некоторые данные о характере их рыбного населения // Тр. Ленингр. общ. естествоиспытателей. 1943. Т.63, вып.3. С. 32–38.
- Григорьева Л.В. О санитарно-бактериологическом и вирусологическом контроле водоемов // Гидробиол. журн. 1976. Т.12, № 5. С. 77–80.
- Григорьян Р.А., Бойко Н.Е. Двигательное поведение молоди осетровых рыб в слабых электрических полях // Сенсорная физиология рыб: Тез. докл. конф. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1984. С. 26–28.
- Григорьян Р.А., Бойко Н.Е. Условнорефлекторное двигательное поведение осетровых рыб в слабых электрических полях // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1985. С. 41–46.
- Гриневецкий Б.Б. К вопросу о распространении *Elodea canadensis* Michx. в России // Тр. Бот. сада импер. Юрьев. ун-та. Юрьев, 1910. Т.11. С. 225.
- Гроня Л.И., Коляденко В.Н., Солуха Б.В., Степанова Н.А. К вопросу об обучаемости барбусов *Barbus (Puntius) nigrofasciatus* в квазипостоянном электрическом поле // Вопр. ихтиологии. 1988. Т.28, № 3. С. 516–518.
- Гурвич В.В. Методика количественного изучения микро- и мезобентоса // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1969. № 3. С. 57–63.
- Гурова Л.А., Величко А.Н., Кудинов М.Ю. Кормовая база рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1976–1978 гг. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. № 145. С. 17–32.
- Гурова Л.А. Влияние разработок грунта на состояние бентоса Иваньковского водохранилища // ГосНИОРХ. Ленинград, 1987. 24 с. Деп. в ВИНТИ. 8.06.87, № 6045-B87.

- Гусаков В.А. Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С.74–93.
- Гусаков В.А. Сезонная динамика нематод открытой литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 1997. № 2. С. 32–40.
- Гусаков В.А. Сообщество мейобентоса открытой литорали Рыбинского водохранилища в условиях нестабильного уровня водоема // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем: Тез. докл. XI Всерос. конф. мол. ученых. Борок, 14–16 сент. 1999 г. Борок: ВО РЭА, ИБВВ РАН, 1999. С. 95–97.
- Гусаков В.А. Новые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 83–91.
- Гусаков В.А. Мейобентос озер Дарвинского государственного заповедника // Биология внутр. вод. 2000 б. № 2. С.81–93.
- Гусаков В.А. Влияние гидрологического режима на распределение и динамику донных циклопов в Рыбинском водохранилище // Водн. ресурсы. 2001. Т.28, № 1. С. 99–109
- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Данилов Г.Г., Кадомская К.П., Лавров Ю.А., Чепелюков В.И. Влияние электромагнитного поля подводных кабельных линий на ихтиофауну // Изв. АН СССР. Энергетика и транспорт. 1991. № 2. С. 95–102.
- Данюлите Г.П., Нактинис И.М., Симонавичене Б.И., Швейстите А.И. Пороги чувствительности рыб к электрическому току, определенные разными методами // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С. 7–11.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 520 с.
- Девяткин В.Г. Влияние подогретых вод на фитопланктон Иваньковского водохранилища // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 143–197.
- Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 78–108.
- Девяткин В.Г., Кузьмин Г.В. Фитопланктон // Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 71–85.
- Девяткин В.Г., Пырина И.Л., Клайн Б.И., Вайновский П.А. Геомагнитная активность и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С 28–31.
- Дексбах Н.К. Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Среднем Урале и в Зауралье // Тр. Томск. ун-та. 1956. Т.142. С. 77–82.
- Демин Ю.А., Ахвердиев И.О., Литвинов А.С., Поддубный С.А. О роли бароклиных эффектов в динамике Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы. 1991. № 4. С. 55–65.
- Денисов Л.И. Вертикальные суточные миграции рыб в водохранилищах // Рыбн. хоз-во. 1969. № 11. С. 14–15.
- Денисов Л.И. Причины, сдерживающие развитие электрифицированного тралового лова рыбы // Рыбн. хоз-во. 1985. № 8. С. 51–52.
- Денисов Л.И., Мейсмер Е.В. Иваньковское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С. 19–30.
- Денисова А.И., Нахшина Е.П., Новиков Б.И. и др. Донные отложения водохранилищ и их влияние на качество воды. Киев.: Наукова думка, 1987. 16 с.
- Денисова Б.И., Серебрякова Т.М., Чернявская А.П. и др. Экологическая оценка поверхностных вод Украины (методические аспекты) // Укр. географ. журн. 1996. № 3. С.3–11.
- Державин А.Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку. 1947. 73 с.
- Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоеме. М.: Наука, 1979. С.142–150.
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 60–73.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях озер Северо-Двинской системы и ее роль в круговороте углерода // Водн. ресурсы. 1987. № 2. С. 93–102.
- Дзюбан А.Н. Влияние р. Трубеж на микробиологические процессы в озере Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль, 1992. С. 144–161.
- Дзюбан А.Н. Зональность микробиологических процессов в донных отложениях водохранилищ Волго-Камского каскада // Проблемы биологического разнообразия водных организмов: Материалы конф. Тольятти, 1997. С. 30-35.
- Дзюбан А.Н. Численность бактерий и процессы превращения метана в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы // Микробиология. 1998. Т.67, Вып.4. С. 473–475.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы круговорота органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волго-Камского каскада // Водн. ресурсы. 1999. Т.26, № 4. С. 262–271.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б. Изменения в функционировании бактериобентоса как системы на участках антропогенного воздействия // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. междунар. конф. Тольятти, 1993. С. 69–70.
- Дзюбан А.Н., Кузнецова И.А. Метан и его окисление в поверхностных водах Рыбинского водохранилища, подверженных антропогенному прессу // Палеоэкологические исследования пресноводных экосистем. Тез. междунар. совещ. Апатиты, 1998. С.21–22.

- Дзюбан.Н. А., Слободчиков Н.Б. *Hypania invalida* (Grube, 1860) в Волжских водохранилищах и гидробиологический мониторинг // Гидробиол. журн. 1980. Т.16, № 5. С. 56–59.
- Дикиева Д., Петрова И.А. Химический состав макрофитов и факторы, определяющие концентрацию минеральных веществ в высших водных растениях // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука, 1983. С. 107–213.
- Довбня И.В. Изменение продуктивности Угличского водохранилища за последние три десятилетия // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1996. № 100. С. 18–20.
- Довбня И.В., Экзерцев В.А. Продукция растительности мелководий Иваньковского водохранилища и ее изменение в последнее десятилетие // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 41. С. 35–39.
- Доклад о состоянии окружающей природной среды Ярославской области в 1996 году. Государственный комитет по охране окружающей среды Ярославской области. Ярославль, 1997. 156 с.
- Доклад о состоянии окружающей природной среды Ярославской области в 1998 году. Государственный комитет по охране окружающей среды Ярославской области. Ярославль, 1999. 134 с.
- Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л.: Наука, 1981. 210 с.
- Драчев С.М. Борьба с загрязнениями рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.: Наука, 1964. 274 с.
- Дроздова В.М., Петренчук О.П., Селезнева Е.С., Свистов П.Ф.. Химический состав атмосферных осадков на европейской территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1964. 209 с.
- Дрягин П.А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С. 382–395
- Дьяченко И.П. Фауна зарослей прибрежной зоны Иваньковского и Угличского водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т.67. С.289–298.
- Евланов И.А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1989. Т.23, вып.4. С. 281–287.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Розенберг И.А. Современное состояние рыбного хозяйства Средней Волги. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 24 с.
- Егерева И.В. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Куйбышевском водохранилище // Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1964. Вып.10. С. 142–163.
- Егерева И.В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных // Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1970. Казань. Вып.11. С. 48–50.
- Егерева И.В. Общая оценка условий существования рыб в водохранилище // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972. С. 42–45.
- Единые критерии качества вод // Совещ. руководителей водохоз. органов стран - членов СЭВ. М.: СЭВ, 1982. 69 с.
- Ежегодные данные о качестве поверхностных вод суши. Государственный водный кадастр. Горький. 1985–1986. 291 с.
- Елагина Т.С. Зоопланктон Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 244–258.
- Елагина Т.С. Зоопланктон. Костромская ГРЭС // Науч.-исслед. работы. Горький, 1977. С. 87–100.
- Елизарова В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 12. С. 9–14.
- Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, № 2. С. 23–33.
- Елизарова В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище по наблюдениям 1970 г. // Биология, морфология и систематика организмов. Л.: Наука, 1976. С. 82–90.
- Елизарова В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978. С. 103–124.
- Елизарова В.А. Состав и биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 43–55.
- Елизарова В.А. Экспериментальная оценка влияния стоков г. Череповца на фитопланктон Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1990 а. № 89. С. 9–13.
- Елизарова В.А. Скорость роста фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей в Рыбинском водохранилище // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990 б. С. 200–206.
- Елизарова В.А. Железо и кремний как факторы роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2000а. № 2. С. 77–80.
- Елизарова В.А. Марганец и медь как факторы роста фитопланктона в мезотрофном водоеме (Рыбинское водохранилище) // Биология внутр. вод. 2000 б. № 3. С. 35–41.
- Елизарова В.А., Королева М.Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 189–199.

- Елизарова В.А., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С.133–147.
- Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т.60, № 10. С.1517–1522.
- Ершов Ю.В. Оценка загрязненности воды и грунтов Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища битумоидами и нефтепродуктами // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.12–19.
- Ефимова Т.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на половые циклы рыб Иваньковского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 63–82.
- Ефимова Т.А. Угличское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С. 26–38.
- Ефимова Т.А., Никаноров Ю.И., Санно Б.Г. О критериях роста леща *Abramis brama* (L.) // Биологические и рыбохозяйственные исследования водоемов Верхней Волги: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып.294. С. 71–85.
- ЕЭК (Европейская экономическая комиссия ООН). Положение в области трансграничного загрязнения воздуха. Женева. 1993. 70 с.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1940. 992 с.
- Жариков В.В. Свободноживущие инфузории Волги: состав, динамика и пространственно-временное распределение в условиях полного гидротехнического зарегулирования реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 45 с.
- Жарикова Т.И. Влияние антропогенного загрязнения водоемов на эктопаразитов леща (*Abramis brama*) // Зоол. журн. 1993. Т.72, вып.2. С. 73–83.
- Жарикова Т.И., Степанова М.А. О зараженности эктопаразитами леща (*Abramis brama*) и густеры (*Blicca bjoerkna*) в различных экологических зонах Иваньковского водохранилища // Проблемы систематики и филогении плоских червей. СПб.: Наука, 1998. С. 46–48.
- Жгарева Н.Н., Комов В.Т. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ацидных озерах Дарвинского государственного заповедника // Материалы междунар. конф. «Озера холодных регионов». Доклады. Ч.5. Вопросы ресурсо-ведения, ресурсоиспользования, экологии и охраны. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2000. С. 20–30.
- Животный мир России. Петроград: Изд-во Российской Акад. Наук, 1917. Т. VI, вып.2(В). 150 с.
- Житенева Т.С. Влияние тепловых электростанций на гидробиологический режим и ихтиофауну водоемов // Проблемы развития водного хозяйства и защиты окружающей среды: Тр. Гидропроекта. Сб. 53. Москва, 1976а. С. 144–153.
- Житенева Т.С. О влиянии вод, сбрасываемых Костромской ГРЭС, на ихтиофауну Горьковского водохранилища // Проблемы развития водного хозяйства и защиты окружающей среды: Тр. Гидропроекта. Сб. 53. Москва, 1976 б. С. 154–160.
- Жохов А.Е. Влияние химического загрязнения воды на гельминтологическую ситуацию в водоемах. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1987. 20 с.
- Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1994. Т.34, вып.51. С. 657–661.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Изменение видового состава и численности некоторых гельминтов рыб в Рыбинском водохранилище за 50 лет // Биология внутр. вод. 1996. № 1. С.62–72.
- Жукинский В.Н., Оксик О.П., Олейник Г.Н., Кошелева С.И. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1981. Т.17, № 2. С. 38–49.
- Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, № 6. С. 88–92.
- Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 148–151.
- Жуков Б.Ф. Жгутиковые (Mastigophora) // Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 269–270.
- Жуков Б.Ф. Воротничковые жгутиконосцы внутренних водоемов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 1. С. 15–19.
- Жуков Б.Ф. Гетеротрофные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища в 1988 г. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 86. С. 30–33.
- Жукова Т.В. Роль биоты в выносе биогенных элементов // Гидробиол. журн. 1997. Т.33, № 6. С. 3–14.
- Заботкина Е.А. Структурно-функциональная трансформация иммунокомпетентных клеток рыб при воздействии антигена, карбофоса и закисления среды: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Борок, 1999. 24 с..
- Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51. С. 68–72.
- Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–16.
- Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Водн. ресурсы. 1995. Т.22, № 3. С. 362–371.

- Законнов В.В., Зиминова Н.А. Балансы биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги // Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Л.: Наука, 1984а. С. 114–122.
- Законнов В.В., Зиминова Н.А. Осадконакопление в Горьковском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1984 б. № 63. С. 68–70.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Вып.2. С. 200–265.
- Захарова Л.К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып.3. С. 304–320.
- Земская К.А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменениями его численности // Тр. ВНИРО. 1958. Т.34. С. 63–87.
- Зимбальевская Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1981. 216 с.
- Зимин Н.Л. Иммунофизиологическое состояние карпов при действии полихлоркамфена // Организация мероприятий по борьбе с инфекционными болезнями рыб: Тез. докл. IV Всесоюз. симпози. по инфекц. болезням рыб. М., 1981. С. 21–22.
- 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.
- Зозуля С.С. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 20 с.
- Зонов А.И., Сподобина Л.А. Определение порогов реакции обездвиживания и летальных доз воздействия электрического тока на рыб // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1980. № 151. С. 98–116.
- Иванищев В.В., Михайлов В.В., Решетников Ю.С. и др. Имитационное моделирование природной системы «озеро-водосбор». Л.: ЛИИАН, 1987. 231 с.
- Иванов В.К. Макрозообентос малых озер Дарвинского заповедника, подверженных антропогенной ацидификации // Гидробиологические исследования в заповедниках. М.: Комиссия по заповедному делу РАН, 1996. С.65–86.
- Иванов В.К. Особенности горизонтального распределения макрозообентоса в малых озерах юга Вологодской области // Биол. внутр.вод. 2000. №3. С. 90–95.
- Иванова М.Б. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможность их использования для определения степени загрязнения реки // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Наука, 1976. С. 68–80.
- Иванова М.Н. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб: Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1968. С.180–197.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск, 1982. 145 с.
- Иванова М.Н., Половкова С.Н. Типы нерестилищ и экология нереста снетка в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1972. Т.12, вып.4(75). С. 684–692.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 184 с.
- Иванова Н.Т. Система крови. Материалы к сравнительной морфологии системы крови человека и животных. Ростов-на-Дону, 1995. 156 с.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь / Ред. Н.В. Буторин. Л.: Наука, 1978. 304 с.
- Иватин А.В. Поглощение кислорода и деструкция органических соединений в донных отложениях Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, вып.5. С. 40–43.
- Иватин А.В. Динамика численности бактерий в воде и донных отложениях Куйбышевского водохранилища в 1966 г. // Микробиология. 1969. Т.38, вып.3. С. 525–530.
- Извеков Е.И. Возрастная изменчивость электровосприимчивости пресноводных неэлектрических рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1995. 21 с.
- Извеков Е.И. Методологические аспекты оценки чувствительности рыб к электрическим полям // Поведение и распределение рыб: Докл. 2-го Всеросс. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С. 41–57.
- Извеков Е.И., Асланов Г.А. Экологическая безопасность электролова и эффективность промысла во внутренних водоемах // ВНИЭРХ. Сер. Актуальные научно-технические проблемы отрасли. 2000. Вып. 2. С.1–68.
- Извеков Е.И., Зотов О.Д. Экологические аспекты электролова рыб в водохранилищах: структура электрического поля трала // Биология внутр. вод. 2001. № 3. С. 88–95.
- Извеков Е.И., Лазарева В.И. Экологические аспекты электролова рыб в водохранилищах: влияние электрического тока на водных беспозвоночных // Биология внутр. вод, 2001 (в печати).
- Измestьева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Динамика хлорофилла «а» в сестоне Иркутского водохранилища // Гидробиол. журн. 1990. Т.26, № 1. С. 7–14.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Стабильность морфогенеза и устойчивость леща к лигулидозам // Паразитология. 1981. Т.15. С.174–177.
- Изюмова Н.А. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. Т.2(5). С. 174–190.
- Изюмова Н. А. О лигулезе рыб Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1974. №21. С.55–60.
- Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 282 с.

- Иларионова Е.А., Бойченко В.К., Лахтюк Ф.А., Меденкин А.В., Яшин С.Н. Влияние антропогенных факторов на качество воды Иваньковского водохранилища в период весеннего половодья // Исследование природных комплексов в целях их охраны и рационального использования. Калинин, 1986. С. 43–51.
- Ильина Л. К. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах: Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1968. С. 182–202.
- Ильина Л.К. Влияние высоты уровня на нерест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 году // Бюл. Инст. биологии водохранилищ М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. № 13. С. 26–30.
- Ильина Л.К. О сроках нереста рыб в Рыбинском водохранилище // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.-Л. Изд. АН СССР. 1963. С. 93–94.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1970. Т.10, вып. 3(62). С. 406–409.
- Ильина Л.К., Небольсина Т.К. Изменение условий воспроизводства фитофильных рыб в связи с зарегулированием стока Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 134–143.
- Ильинский А.П. Ареал и его динамика // Советская ботаника. 1933. № 5. С. 3–11.
- Инвентаризация и ранжирование промышленных и муниципальных источников загрязнения: Отчет по теме «Усовершенствование системы охраны водных объектов от загрязнения сточными водами» / Проект по управлению окружающей средой в РФ. Компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами». Рыбинск, 1997. 200 с.
- Инкина Г.А. Бактерии, ассоциированные с частицами взвеси и бактериальные микроколони в воде озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С.?
- Иоффе Ц.И. Обогащение донной фауны Цымлянского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т.45. С. 272–316.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т.67. С. 7–29.
- Иоффе Ц.И. Акклиматизационные фонды беспозвоночных СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1973. Т. 84. С. 18–68.
- Исаев А.И., Карпова Е.И. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 304 с.
- Исаев А.И., Карпова Е.И. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Агропромиздат, 1989. 255 с.
- Калайда М.Л. К вопросу об акклиматизации полихет в Куйбышевском водохранилище // Материалы VII съезда Гидробиол. общества РАН. Казань, 1996. Т.1. С. 189–192.
- Калинина А.В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря // Советская ботаника. 1945. Т.13. № 4. С. 24–38.
- Каменский И.В., Пономарева Э.В. К изучению гельминтофауны рыб Истринского водохранилища // Тр. ВИГИС. 1964. Т.11. С. 71–76.
- Каратаев А.Ю. Структура и функционирование сообществ донных и перифитонных беспозвоночных водоемов-охладителей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск, 1992. 48 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.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Бердичевский Л.С., Луконина Н.К., Малютин В.С. Результаты акклиматизации рыб и кормовых организмов в водоемах СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.103. С. 5–19.
- Карташев А.Г., Плеханов Г.Ф. Экологическая оценка Пе ЭП ЛЭП // Биологическое действие электромагнитных полей: Тез. докл. Всес. симпозиума. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1982. С. 99–100.
- Каспийское море: ихтиофауна и промысловые ресурсы / В.Н.Беляева, Е.Н.Казанчев, В.М.Рапопов и др. М.: Наука, 1989. 236 с.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиологии. 1995. Т.35, № 4. С. 546–548.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С.132–152.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Катрецкий Ю.А. Микробиологическая характеристика донных отложений Цимлянского водохранилища / Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград. 1976. Т.10, вып.2. С. 17–22.
- Кирпиченко М.Я., Михеев В.П., Штерн Е.П. Действие электрического тока на личинок дрейссены и планктонных рачков при малых экспозициях // Сб. материалов по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1963. С. 76–80.
- Киселев И.А. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилищ на Волге // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т.8, вып.3. С. 567–584.
- Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. пробл. и тематич. совещ. Вып.П. Проблемы гидробиологии внутр. вод - 2. М.; Л.: Изд-во Академии Наук, 1954. С. 22–31.
- Кисилевич К.А. Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности. Астрахань, 1926. 48 с.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С.112–125.
- Кияшко В.И., Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плесах водохранилищ Волги и Дона // Водн. ресурсы. 1985. № 3. С. 92–101.

- Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.
- Ковальский В.В. Геохимическая экология: Очерки. М.: Наука, 1974. 300 с.
- Коврижных А.И. Изучение процессов разложения остатков высшей водной растительности // Водн. ресурсы. 1989. № 6. С. 110–115.
- Кожевников Г.П. Промысловые запасы рыб в волжско-камских водохранилищах и их использование // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 210. С. 47–54.
- Кожевников Г.П. Промысловые рыбы Волго-Камских водохранилищ. // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т.138. С. 30–44.
- Кожова О.М., Ижболдина Л.А. Элодея канадская в Байкале // Экол. исслед. Байкала и байкальского региона. Иркутск. 1992. Ч. 1. С.151–165.
- Козиненко И.И., Исаева Н.М., Балахнин И.А. Гуморальные факторы неспецифической защиты рыб // Вопр. ихтиологии. 1999. Т.39, № 3. С. 394–400.
- Козлов В.И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). М.: ВНИРО, 1993. 251 с.
- Козловская В.И. Влияние фосфорорганических пестицидов на рыбопродуктивность водоемов // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 252–266.
- Козловская В.И., Герман А.В. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы. 1997. Т.24, № 5. С. 563–569.
- Козловская В.И., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М. и др. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 123–143.
- Козловский С.В. Экология кильки *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) и ее роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1987. 20 с.
- Колесникова И.Я. Экология и фауна паразитических простейших рыб Рыбинского и Шекснинского водохранилищ: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1996. 266 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Колпакова Е., Лулоф И., Руттемаан Й. Волга: два года вместе // Итоговые материалы российско-голландского Проекта «Волга». Нижний Новгород: Экологический центр «Дронт», 1995. 64 с.
- Колпакова Е., Лулоф И., Руттемаан Й. Проект «Волга» в Череповце. Нижний Новгород: Экологический центр «Дронт», 1996. 21 с.
- Комов В.Т. Природное и антропогенное закисление малых озер северо-запада России: причины, последствия, прогноз. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 46 с.
- Комов В.Т., Лазарева В.И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С.3–30.
- Комов В.Т., Степанова И.К. Гидрохимическая характеристика озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С. 31–42.
- Комов В.Т., Лазарева В.И., Степанова И.К. Антропогенное закисление малых озер на севере европейской территории России // Биология внутр. вод. 1997. № 3. С. 3–15.
- Комплексная оценка влияния Костромской ГРЭС на экосистему Горьковского водохранилища: Отчет за I этап, январь–июнь 1992 г. / ИБВВ РАН. Борок, 1992 а. 73 с.
- Комплексная оценка влияния Костромской ГРЭС на экосистему Горьковского водохранилища: Отчет за II этап, июль–декабрь 1992 г. / ИБВВ РАН. Борок, 1992 б. 183 с.
- Кондрашова М.Н. Градации метаболического состояния митохондрий и реактивность тканей // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М.: Наука, 1971. С.25–40.
- Конобеева В.К., Конобеев А.Г., Поддубный А.Г. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т.20, вып.2(121). С. 258–271.
- Константинова Л.Т., Лаптева Н.А. Электронно-микроскопическое исследование микрофлоры водоемов дельты Амударьи // Микробиология. 1979. Т.43, вып.5. С. 927–932.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 141–173.
- Коргина Е.М. Влияние подогрева вод Костромской ГРЭС на фауну сфериид // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л., 1982. № 56. С. 30–33.
- Корелякова И.Л. Химический состав высшей водной растительности Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6, № 5. С. 20–28.
- Корнева Л.Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С.63–79.
- Корнева Л.Г. Альгофлора планктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем / ИБВВ РАН. Борок. 1989. 70 с. Деп в ВИНТИ 1989, № 5531-в89.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–113.

- Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших кислотных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. Спб.: Наука, 1994. С. 50–113.
- Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона крупного мелководного водохранилища // VII съезд Гидробиол. общества РАН: Материалы съезда. Казань, 1996. Т.1. С. 197–199.
- Корнева Л.Г. Современное состояние фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Тез. докл. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 2», 7–11 сент. 1998. Тольятти, 1998. С. 208–209.
- Корнева Л.Г. Структурные преобразования фитопланктона при эвтрофировании и закислении водоемов бассейна Верхней Волги // Биотехнологические проблемы бассейна Верхней Волги. Ярославль, 1998 б. С.73–80.
- Корнева Л.Г. Современное состояние фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: ЯрГУ, 1999а. С. 81–90.
- Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский научный центр РАН, 1999 б. С. 89–148.
- Корнева Л.Г. О распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. Emend. Genkal et Korneva (Bacillariophyta) в водохранилищах бассейна Волги // Альгология. 2001. Т.10, № 3. С.
- Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 5–112.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 50–53.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Фитопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбохозяйственного использования. Ярославль, 2000. С. 41–65.
- Корнева Л.Г., Генкал С.И., Митропольская И.В. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона Рыбинского водохранилища (1953–1995 гг.) // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти, 1999. С. 239–262.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т.5. С. 7–313.
- Косолапов Д.Б. Анаэробные процессы деструкции органического вещества в донных отложениях Рыбинского водохранилища и оз. Плещеево: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1996. 24 с.
- Косолапов Д.Б., Намсараев Б.Б. Микробиологическое образование метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1995. Т.64, № 3. С. 418–423.
- Костяев В.Я. Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л.: Наука, 1986. 140 с.
- Косытова В.А., Эйнон Л.О. Влияние антропогенных факторов на развитие водорослей перифитона в Ивановском водохранилище // Водн. ресурсы. 1996. Т.3, № 6. С. 732–738.
- Косытова В.А., Левишина Н.А., Эйнон Л.О. Эпифитон макрофитов-эдификаторов Ивановского водохранилища и его влияние на формирование качества природной воды // Водн. ресурсы. 1990. № 3. С. 81–88.
- Кравцов Н.В., Кравцова Л.В. Действие и последствие постоянного электрического тока на развитие и активность азотфиксирующих микроорганизмов // Электронная обработка материалов. 1971. Т.5. С. 70–75.
- Кравченко А.А., Оханкин А.Г., Тарасова Т.Н., Тухсанова Н.Г., Халтурина Г.В., Шахматова Р.А. Гидробиологическая и гидрохимическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Материалы Всесоюз. науч. конф. по пробл. компл. использования и охраны водных ресурсов басс. Волги. Вып. II. Пермь, 1975. С. 53–55.
- Крашенинникова С.А. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Ин-та биол. водохранилищ. Л., 1958. № 2. С. 3–6.
- Краюхин Б.В., Смирнова Л.И. Влияние переменного электрического тока на гематологические показатели рыб // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966 а. С. 278–283.
- Краюхин Б.В., Смирнова Л.И. Влияние переменного электрического тока на красную кровь и интенсивность дыхания рыб // Вопр. ихтиологии. 1966 б. Т.6, вып.1(38). С. 176–179.
- Кудерский Л.А. О биологических основах и эффективности акклиматизационных мероприятий во внутренних водоемах // Изв. ГосНИОРХ. 1973. Т.84. С. 5–17.
- Кудерский Л.А. Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ // Докл. докт. дисс. М., 1992. 85 с.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. 2001. Т.2, № 1(5). С. 6–85.
- Кудрявцев В.М. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и численность бактерий в Волге и ее водохранилищах (июль 1969 г.) // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974а. С. 19–27.
- Кудрявцев В.М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974 б. С. 35–45.
- Кудрявцев В.М. Численность, время генерации и продукция бактерий в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. / Микробиология. 1973. Т.42, № 1. С. 141–146.
- Кудрявцев В.М. Численность бактерий в зарослях и обрастаниях высших водных растений // Гидробиол. журн. 1978. Т.14, вып.6. С. 14–20.
- Кузнецов В.А. Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. С. 23–29.

- Кузнецов С.И. Микробиологическое исследование Горьковского водохранилища // Бюл. Инст. биол. водохранилищ. 1959. № 3. С. 2–4.
- Кузнецов С.И. Метод изготовления препаратов для получения электронно-микроскопических снимков бактерий из воды и озерного ила // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 303–309.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286 с.
- Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М.: Наука, 1985. 212 с.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. // Продуктирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 123–132.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л.: Наука, 1979. С. 5–20.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., Ханайченко Н.А. Микробиологические процессы и водный режим Рыбинского водохранилища в 1976 г. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982а. С. 175–190.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., Романенко В.А. Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. // Гидробиологическая характеристика водохранилищ волжского бассейна. Л.: Наука, 1982 б. С. 3–32.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1972 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977а. С. 114–131.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Саралов А.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества и фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977 б. С. 131–149.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Карпова Н.С. Характеристика микробиологических и гидрологических процессов в Рыбинском водохранилище в 1974 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977 в. С. 149–162.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Бакулина А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 5–18.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Романенко В.А., Карпова Н.С. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1979 г. // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 123–139.
- Кузнецова И.А. Интенсивность микробиологического окисления метана в воде мелководий Рыбинского водохранилища // Современные проблемы естествознания: биология и химия: Тез. конф. мол. уч. Ярославль, 1999. С. 34.
- Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. Киев: Наук. Думка, 1981. 212 с.
- Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976. С. 3–60.
- Кузьмин Г.В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Ивановского водохранилища // Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978а. С. 51–75.
- Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1978 б. С. 3–60.
- Кузьмин Г.В., Девяткин В.Г. Видовой состав фитопланктона Ивановского водохранилища // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л.: Наука, 1975. С. 5–31.
- Кузьмин Г.В., Елизарова В.А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963–1965 гг. // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 104–134.
- Кузьмин Г.В., Макарова И.В., Волошко Л.И. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6, № 3. С. 32–38.
- Кузьмина В.В. Влияние электрического тока на уровень гликемии плотвы // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 9. С. 47–51.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Кулемин А.А. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Яросл. пед. ин-та. 1944. Вып. 2. С. 64–100.
- Купер Э. Сравнительная иммунология. М.: Мир, 1980. 422 с.
- Куперман Б.И. Экологический анализ цестод водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Физиология и паразитология пресноводных животных. Тр. ИБВВ АН СССР. 1979. Т. 38(41). С. 133–159.
- Куперман Б.И. Паразиты рыб как биоиндикаторы загрязнения водоемов // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 479–482.
- Куперман Б.И., Жохов А.Е., Извекова Г.И., Таликина М.Г. Динамика зараженности лигулидами лещей волжских водохранилищ и паразитохозяйственные отношения при лигулезе // Биология внутр. вод. 1997. № 2. С. 41–49.
- Куперман Б.И., Колесникова И.Я., Тютин А.В. *Ambiphrya ameiuri* (Ciliophora: Peritricha): ультраструктура и распределение на теле молоди карповых // Паразитология. 1994. Т. 28, Вып. 3. С. 214–221.

- Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб: Алга-Фонд, 1994. 224 с.
- Курдин В.П. Грунты Иваньковского водохранилища // Труды Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1961. Вып.4(7). С. 328–346.
- Курдин В.П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. 23–42.
- Курдина Т.Н. Акватория и объем подогретых вод в Иваньковском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. № 31. С. 56–59.
- Курдина Т.Н., Буторин Н.В. О влиянии сбросных вод Конаковской ГРЭС на теплосодержание Иваньковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 11. С. 65–68.
- Кутикова Л.А. Коловратки речного планктона как показатели качества воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Наука, 1976. С.80–90.
- Лаврентьева Г.М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т.114. 168 с.
- Лаврентьева Г.М. Некоторые аспекты развития фитопланктона Горьковского водохранилища // Горьковское водохранилище. Л.: ГосНИОРХ, 1979. С. 36–48.
- Лазарева В.И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С.150–169.
- Лазарева В.И. Распределение озерного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 21–28.
- Лазарева В.И., Комов В.Т., Минеева Н.М и др. Региональные и экосистемные аспекты prospects закисления поверхностных вод в бассейне Верхней Волги // Биотехноэкологические проблемы бассейна Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯрГУ. 1998а. С. 86–91.
- Лазарева В.И., Комов В.Т., Степанова И.К. Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления болотных озер // Биология внутр. вод. 1998 б. №3. С.5 2–59.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Лаптева Н.А и др. Особенности продуцирования и деструкции органического вещества в болотных озерах, испытывающих воздействие кислотных атмосферных осадков // Биология внутр. вод. 2000 а. №2. С. 77–80.
- Лазарева В.И., Степанова И.К., Комов В.Т. Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озерах, подверженных влиянию кислотных атмосферных осадков: органическое вещество // Биология внутр. вод. 1999. № 1-3. С. 99–105.
- Лазарева В.И., Степанова И.К., Комов В.Т. Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озерах, подверженных влиянию кислотных атмосферных осадков: азот и фосфор // Биология внутр. вод. 2000 б. №1. С. 118–124.
- Лазаренко Б.Р., Горбатовская И.Б. Электронная защита растений от болезней // Электронная обработка материалов. 1966. № 6. С. 70–81.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. 293 с.
- Ланцова И.В. Отчет по теме «Оценка вклада различных источников загрязнения на качество воды Иваньковского водохранилища» / Проект по управлению окружающей средой в РФ, Компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами». Рыбинск, 1998. 55 с.
- Ланцова И.В., Иларионова Е.А., Тулякова Г.В. Отчет по теме «Оценка различных источников загрязнения на качество поверхностных вод Верхне-Волжского региона» / Проект по управлению окружающей средой в РФ, Компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами». Москва. 1997. 66 с.
- Латинова Т.Б., Микряков В.Р., Маврин А.С., Виноградов Г.А. Влияние сублетальных концентраций солей ртути, кадмия и меди на содержание лизоцима в тканях молоди ленского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) // Журн. эвол. биохим. и физиологии. 2000. Т.35, №1. С. 37–41.
- Латицкий И.И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоград. отд. ГОСНИОРХ. 1970. Т.4. 277 с.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Свицкий А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб: Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып.60(63). С. 37–85.
- Лапкин В.В., Извеков Е.И., Соколов В.А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 232–249.
- Лапкина Л.Н., Комов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в Волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т.17, № 1. С. 70–72.
- Лаптева Н.А. Изучение микрофлоры фенольных садков // Влияние фенолов на гидробионтов. Л.: Наука, 1973. С.152–156.
- Лаптева Н.А. Электронно-микроскопическое изучение микрофлоры Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1976. Т.45, Вып.3. С. 547–551.
- Лаптева Н.А. Экологические особенности распределения бактерий рода *Caulobacter* в пресных водоемах // Микробиология. 1987. Т.56, вып. С. 677–683.
- Лаптева Н.А. Олигокарбофильные бактерии в пресных водоемах // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 42–62.

- Лаптева Н.А., Афанасьев В.А. Микрофлора оз. Байкал: электронно-микроскопические исследования // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1988. №80. С. 5–13.
- Лаптева Н.А., Гаврилова В.А. Микрофлора и микробиологические процессы в кислых озерах Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С. 99–114.
- Лаптева Н.А., Тифенбах О.И. Электронно-микроскопические исследования микрофлоры оз. Севан // Тр. Севанской гидробиол. станции. 1984. Т.19. С. 78–89.
- Ласточкин Д.А. Рыбинское водохранилище // Природа. 1947. № 5. С. 40–44.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 404 с.
- Левшакова В.Д. Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия // Тр. Касп. науч.-иссл. ин-та рыб. хоз-ва. 1967. Т.23. С. 25–58.
- Линник П.Н., Набиванец Б.И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 321 с.
- Лисицына Л.И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С.109–136.
- Лисицына Л.И. К флоре водоемов Костромской области // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1990а. № 88. С.38–42.
- Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990 б. С. 3–49.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
- Лисицына Л.И., Экзерцев В.А. К флоре озер Калининской области // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1987. №76. С. 15–19.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 220 с.
- Литвинов А.С. Влияние Рыбинской ГЭС на режим течений верхнего бьефа // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1970. № 5. С. 77–80.
- Литвинов А.С. О структуре течений в верхневолжских водохранилищах // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Л.: Наука, 1977. С. 18–30.
- Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.
- Литвинов А.С., Роциупко В.Ф. Изменение термического режима р. Волги в условиях зарегулированного стока // Водн. ресурсы. 1992. № 6. С. 44–50.
- Литвинов А.С., Роциупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–24.
- Литвинов А.С., Роциупко В.Ф. Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // Водн. ресурсы. 2000. № 3. С. 424–434.
- Локишина А.Б. Генетические исследования белкового полиморфизма пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и некоторых сиговых рода *Coregonus*: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Л., 1983. 16 с.
- Лузанская Д.И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1965. 600 с.
- Лузанская Д.И. Промышленное рыболовство в озерах реках и водохранилищах СССР // Вопросы экономики государственного и колхозного рыболовства. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1970. С. 3–137.
- Лукашов В.Н., Усачев В.В. Поведение воблы, леща и судака в электрическом поле // Тр. Касп. НИИ мор. рыбн. хоз-ва и океанографии. М.: Пищепромиздат, 1963. Вып.19. С. 3–10.
- Лукашов В.Н., Усачев В.В. Опыт лова рыбы в дельте Волги с помощью электрического поля // Техника промышленного рыболовства и сетеснастное хозяйство: Тр. ВНИРО. 1966. Т.61. С. 159–171.
- Лукин А.В., Иоффе Ц.И., Егерева Н.В. Современное состояние работ по акклиматизации рыб и кормовых животных в Куйбышевском водохранилище // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 143–148.
- Лукьяненко В.И. Иммунобиология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1971. 365 с.
- Лукьяненко В.И. Иммунобиология рыб: врожденный иммунитет. М.: Агропромиздат, 1989. 271 с.
- Лукьяненко В.И., Меркулова Л.К., Бехтер А.К. и др. Санитарно-гигиеническая оценка качества воды основных источников питьевого водоснабжения городского и сельского населения Ярославской области по данным экспедиционного обследования в 1996 году // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль, 1998а. С. 94–100.
- Лукьяненко В.И., Меркулова Л.К., Бехтер А.К. и др. Санитарно-гигиеническая оценка качества воды основных источников питьевого водоснабжения городского и сельского населения Ярославской области по данным экспедиционного обследования в 1997 году // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль, 1998 б. С. 101–112.
- Лукина Е.В. Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища // Волга - 1: Тез. докл. Тольятти, 1968. С.97–99.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г. Растительность мелководий Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьков. ун-та. Сер. биол. Горький, 1968. Вып. 84. С. 279–283.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г., Цивина О.И. К вопросу формирования растительности на побережье Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьков. ун-та. Сер. биол. Горький, 1963. Вып. 63. С. 98–100.
- Лукина Л.Ф. Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев.: Наукова Думка, 1988. 184 с.

- Луферов В.П. О нагоне побережья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л.: Наука, 1965. С.151–154.
- Лысенко Н.Ф. Отчет «Разработать прогноз вылова рыбы и раков в озерах, реках и водохранилищах и производство товарной рыбы в РСФСР на 1991 г. (Горьковское и Чебоксарское водохранилища)» ГосНИОРХ, Горьковская лаборатория. Горький. 1990. 89 с.
- Львов Ю.А., Плеханов Г.Ф., Хахалкин В.В. Влияние строительства и эксплуатации ЛЭП СВН и УВЧ на био- и геосистемы // Комплексное использование природных ресурсов. Томск: Изд-во ТГУ, 1984. С. 99–102.
- Львова А.А. К расчету продукции *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 29. С. 37–40.
- Львова А.А., Палий А.В., Соколова Н.Ю. Понто-каспийские вселенцы в реке Москве в черте г. Москвы // Зоол. журн. 1996. Т.75, вып.8. С. 1273–1274.
- Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище // Гидробиол. журн. 1974. Т.10. № 4. С. 21–23.
- Ляшенко Г.Ф. Классификация и ценотическая характеристика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища / ИБВВ РАН. Борок, 1995а. 53 с. Деп. в ВИНТИ 1995, № 1612-B95.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995а. 24 с.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995 б. 24 с.
- Ляшенко Г.Ф. Заращение мелководной зоны Рыбинского водохранилища и ее геоботаническое районирование // Водн. ресурсы. 1997. Т.24, № 6. С.756–761.
- Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла «а» в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83. С.8–12.
- Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла «а» в Шошинском плесе Ивановского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб, 1996. № 99 С.3–10.
- Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла как показателя трофического статуса Ивановского водохранилища // Водн. ресурсы. 1999. Т.26, № 1. С.81–89.
- Ляшенко О.А. Сезонная динамика и многолетние изменения фитопланктона и содержания хлорофилла в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С.52–61.
- Ляшенко Г.Ф., Довбня И.В. Продукция высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям. Тез. докл. Борок, 1995. С. 56–57.
- Мажилис А. Рост и развитие широкопалых раков // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С.69–81.
- Майзелис М.Р., Мишелович Г.М. Перспективы промышленного электролова // Рыбн. хоз-во. 1989. № 8. С. 77–80.
- Майзелис М.Р., Шабанов В.Н. Исследование реакций производителей кеты на действие переменного тока в связи с применением электрических полей при рыболовных работах // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.96. С. 86–92.
- Макарова И.В. Формирование и родственные связи фитопланктона Черного, Азовского и Каспийского морей // Бот. журн. 1969. Т.54, № 3. С. 389–398.
- Максимов В.Н., Федоров В.Д. Применение методов математического планирования эксперимента. М.: Изд-во МГУ, 1969. 128 с.
- Максимов Ю., Малькявичус С., Юдин В. Селективное действие электрического поля на рыб при электротраловом ловле // Acta hydrobiol. lituanica. 1987. № 6. С. 69–74.
- Максимова Э.А., Максимов В.Н., Колесницкая Г.Н., Максимов В.В., Щетинина Е.В. Микробиологическая индикация и оценка состояния донных отложений Южного Байкала // Микробиология. 1995. Т.64, № 3. С.399–404.
- Максимова Э.А., Сергеева И.А., Максимов В.Н. Микробиоценозы донных отложений Байкала. Иркутск: ИГУ, 1991. 157 с.
- Малахов С.Г., Бобовникова Ц.И., Дибужева А.В., Сиверина А.В. Глобальное загрязнение природной среды и биоты хлорорганическими пестицидами и полихлорбифенилами // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы. Тр. 3 Международн. Симп. СССР. Ташкент: Гидрометеиздат, 1986. С.113–122.
- Малинин Л.К., Литвинов А.С. О вертикальном распределении рыб в глубоководных плесах озер и водохранилищ. // Тр. Всесоюз. совещ. по вопр. поведения рыб. М., 1991. С. 61–74.
- Малинин Л.К., Протасов В.Р. Влияние грозных разрядов на поведение осетровых // Электрические свойства гидробионтов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С. 149–164.
- Малинин Л.К., Стрельников А.С. Состояние ихтиофауны Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1987–1988 г.г. в связи с его загрязнением // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.89–101.
- Малькявичус С.К. Перспективы лова рыбы электротоком // Рыбн. хоз-во. 1961. № 10. С.31–37.
- Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л.: Наука, 1979. 149 с.
- Мамаева Н.В. Планктонные инфузории Ивановского водохранилища // Зоол. журн. 1976. Т.56, вып.5. С. 657–664.
- Мамаева Н.В. Инфузории как индикаторы экологических параметров пелагиали морей и океанов // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших. Вып.13. Л.: Наука, 1990. С. 5–8.
- Марголина Г.Л. Результаты обследования санитарного состояния Волги от Калинина до Ярославля в октябре 1962 г // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1966. С. 187–194.

- Марголина Г.А., Кужлин В.В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 74–83.
- Матвеев В.И., Соловьева В.В. Цицания. Самара: Изд-во СамГПУ, 1977. 96 с.
- Матвеев Н.М., Павловский В.А., Прохорова Н.В. Экологические основы аккумуляции тяжелых металлов сельскохозяйственными растениями в лесостепном и степном Поволжье. Самара: Самарский ун-т, 1997. 215 с.
- Матей В.Е., Комов В.Т. Действие Al и низких значений pH воды на ультраструктуру жабр и содержание электролитов в плазме крови молоди семги *Salmo salar* // Журн. эволюц. биохим. физиологии. 1992. Т. 28, № 5. С. 596–604.
- Материалы к совещанию по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969. С. 101–110.
- Махотин Ю.М., Браславская Л.М., Хузеева Л.М. Эффективность использования искусственных нерестилищ на Куйбышевском водохранилище // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. 1984. Т.217. С. 111–119.
- Махотина М.К. Зоопланктон открытых участков // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972. С.16–24.
- Махотина М.К., Соколова К.Н. Зоопланктон заливов // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972. С.24–32.
- Маянский А.Н., Маянский Д.Н. Очерки о нейтрофиле и макрофаге. Новосибирск: Наука, 1983. 256 с.
- Мессерман Д.Г., Морозов Ю.А., Перельман А.С. Исследование электрического поля и тока в водоемах, пересекаемых воздушными линиями электропередачи сверхвысокого напряжения // Электрические свойства гидробионтов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С. 314–322.
- Метелева Н.Ю. Содержание пигментов фитопланктона в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88. С. 8–13.
- Метелева Н.Ю. Содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне Ивановского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. СПб, 1994. № 97. С. 12–16.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / Мин. рыбного хоз-ва РСФСР, ГосНИОРХ. АН СССР, ЗИН. Л., 1984. 52с.
- Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск, 1991. 154 с.
- Микряков В.Р. Актуальные вопросы иммунологии рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 116–133.
- Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб // Автореф. дисс.... докт. биол. наук М., 1984. 37 с.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В. Клеточные основы иммунитета рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 105–124.
- Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на картину белой крови молоди ленского осетра *Acipenser baeri* Brandt // Вопр. ихтиологии. 1997а. Т.37, № 4. С. 538–542.
- Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. Влияние карбофоса на картину белой крови карпа // Итоги науч.-практ. работ в ихтиопатологии. Инф. бюлл. М., 1997 б. С. 72–73.
- Микряков В.Р., Силкин Н.Ф., Силкина Н.И. Антимикробные свойства сыворотки крови рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 125–132.
- Микряков В.Р., Андреева А.М., Лапирова Т.Б., Силкина Н.И. Реакция иммунной системы рыб Шекснинского плеса после аварии на промышленных предприятиях г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.144–154.
- Микряков В.Р., Виноградов Г.А., Клерман А.К. и др. Влияние низких значений pH и углекислого газа на иммунофизиологическое состояние карпов // Физиологические и биохимические аспекты пресноводных животных. Л.: Наука, 1984. С. 229–242.
- Микряков В.Р., Романенко В.И., Трофимова Л.В., Гончаров Г.Д. К изучению механизма иммунитета у рыб // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 264–285.
- Микрякова Т.Ф. Распределение тяжелых металлов в высших водных растениях Угличского водохранилища. // Экология. 1994. №1. С.11–21.
- Микрякова Т.Ф. Тяжелые металлы в макрофитах Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы, 1996. Т.23, № 2. С. 234–240.
- Микрякова Т.Ф. Тяжелые металлы в высших водных растениях Горьковского водохранилища.// Водн. ресурсы. 1998. Т.25, № 5. С. 611–613.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Минеева Н.М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1987. 199 с.
- Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С.207–218.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. Вып.67(70). С.114–140.

- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С. 43–64.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Водн. ресурсы. 1995. Т.22, № 6. С. 746–756.
- Минеева Н.М. Продукция органического вещества фитопланктоном мелководной зоны // Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С.163–189.
- Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977–1979 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 90–104.
- Минеева Н.М., Соловьева В.В. Пигменты фитопланктона как показатель трофического состояния водохранилищ Волги // 4 Всерос. конф. по водн. растениям. Тез. докл. Борок, 1995. С. 108–109.
- Минкина А.Л. О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб // Тр. Моск. зоопарка. 1949. Т.4. С. 7–14.
- Миронов А.Т. Электрические токи в море и действие тока на рыбу // Тр. Морского гидрофиз. ин-та АН СССР. Киев: Наукова думка, 1948. Т.1. С. 56–74.
- Митин К.С. Структура митохондрий в норме и патологии // Митохондрии. Биохимия и морфология. М.: Наука, 1967. С. 98–106.
- Митропольская И.В. Фитопланктон открытой части Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб, 1992. № 93. С. 20–25.
- Митропольская И.В. Фитопланктон водохранилища в 1982–1989 гг. // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С. 114–124.
- Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculum lacustre* (Müller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л.: Наука, 1965. С.118–124.
- Митропольский В.И. К распределению сфериид в Ивановском водохранилище и его притоках // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, № 6. С. 96–99.
- Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 46–58.
- Митропольский В.И., Бисеров В.И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. 1982. С. 145–153.
- Михеев П.В., Прохорова К.П. Рыбное население водохранилищ и его формирование. М.: Пищепромиздат, 1952. 86 с.
- Моисеев Е.В., Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в осеннем планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ и озер Северо-Двинской системы // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 48. С. 25–28.
- Монастырский Г.И. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. 1952. Т.21. С.3–155.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Распределение зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. № 2. С.108–124.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955–1956 г.г. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1959. Т.1(4). С.161–175.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука, 1965. С. 3–11.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. Вып.2. С. 32–88.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып.1(4). С. 118–138.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1961 б. Вып.4(7). С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Особенности процесса первоначального формирования бентоса в волжских водохранилищах // Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбхоз. освоения водохранилищ. М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1961а. С. 123–133.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.В. Распределение зоопланктона Рыбинского водохранилища в весенний период // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1963. Вып.6(9). С. 78–90.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974а. С. 158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Формы воздействия тепловых и атомных электростанций на жизнь водоемов // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго Симп. Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок, 1974 б. С. 106–110.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С.7–69.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1958. Вып.3. С. 142–194.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М., Наука, 1983. 309 с.

- Машанский В.Д., Комиссарчик Я.Ю., Винниченко Л.Н. и др. О различных изменениях ультраструктуры митохондрий в связи с функциональными особенностями клетки // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М.: Наука, 1971. С. 9–18.
- Муравейко В.М. Электрочувствительные рыбы (сравнительный и эволюционный аспекты) // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л.: Наука, 1987. С. 4–17.
- Муравейко В.М. Электросенсорные системы животных. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988. 108 с.
- Муравейко В.М., Степанюк И.А. Электромагнитные поля циклона и их действие на рыб // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты, 1985. С. 19–23.
- Мыльникова З.М. Инфузории Иваньковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб, 1992. № 95. С. 33–37.
- Мыльникова З.М. Качественный состав и распределение планктонных инфузорий // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 191–203.
- Надиров С.Н. Динамика рыбного населения предгорного Мингечаурского водохранилища в процессе формирования. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Борок, 1996. 24 с.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Земская Т.И., Карабанов Е.Б. Геохимическая деятельность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках Байкала // Микробиология. 1995. Т.64, № 3. С. 405–410.
- Небольсина Т.К. Волгоградское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение: Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С.130–148.
- Небрат А.А. Структурные изменения сообщества планктонных инфузорий Кременчугского водохранилища. // Гидробиол. журн. 1989. Т.25, № 5. С.10–14.
- Небел Б. Наука об окружающей среде. М.: Мир, 1993. Том.1. 420 с.
- Негоновская И.Т. Череповецкое водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение: Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С. 69–87.
- Негоновская И.Т. Проектная, фактическая и потенциальная рыбопродуктивность водохранилищ // Тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып.242. С. 4–28.
- Неизвестнова-Жакина Е.С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937–1938 гг. // Тр. Зоол. ин-та. 1941. Т.7, вып.1. С. 170–192.
- Некоторые вопросы токсичности металлов / Под ред. Х. Зигеля, А. Зигеля. М.: Мир, 1993. 368 с.
- Нечваленко С.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т.14. С.83–93.
- Нечваленко С.П. Изменение в донной фауне Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1977. Т.15. С. 50–52.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 144с.
- Никаноров Ю.И. Предварительные результаты зарыбления оз. Селигер угрем // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов: Изв. ГосНИОРХ. 1968. № 1. С. 20–23.
- Никаноров Ю.И. Ихтиофауна и рыбное хозяйство Иваньковского водохранилища // Влияние Иваньковского водохранилища на природу и хозяйство прибрежных территорий. Калинин, 1973. С. 95–114.
- Никаноров Ю.И. О некоторых закономерностях формирования ихтиофауны в водоемах под влиянием сбросных вод тепловых электростанций // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго Симп. Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок, 1974. С. 112–115.
- Никаноров Ю.И. Иваньковское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение: Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С.5–26.
- Никаноров Ю.И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на ихтиофауну и рыбное хозяйство водоемов-охладителей // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С.135–156.
- Никаноров Ю.И., Баранова В.В. Рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги и перспективы его развития // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып.294. С.129–143.
- Никаноров Ю.И., Никанорова Е.А. Рыбы озера Селигер и их биология // Тр. Осташковского отд. ГосНИОРХ. 1963. Т.1. С. 9–17.
- Никитин Д.И., Кузнецов С.И. Применение электронной микроскопии для изучения водной микрофлоры // Микробиология. 1967. Т.36, вып.5. С. 934–941.
- Николаев И.И. Гетеротопные циклы популяций и их значение в экологии сообществ фауны и флоры внутренних водоемов // Гидробиол. журн. 1968. Т.4, № 6. 1968. С. 69–76.
- Никольская М.П. Междоровые различия и особенности развития системы «нервных мешков» у личинок осетровых рыб семейства Acipenseridae // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука. 1978. С. 99–107.
- Никольская М.П. Особенности развития системы ампуплярных рецепторов в онтогенезе веслоноса *Polyodon spathula* и осетровых рыб // Докл. АН СССР. 1983. Т.268, № 2. С. 474–477.
- Никольский Г.В. О биологических основах рыбного хозяйства на внутренних водоемах // Тр. биол. ст. «Борок». 1956. Вып.2. С.136–141.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высш. школа, 1971. 472 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1974. 448 с.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1980. 184 с.

- Обединтова Г.В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М.: Наука, 1977. 240 с.
- Обзор фоновое состояние окружающей природной среды в СССР за 1988 год. М.: Гидрометеиздат, 1989. 89 с.
- Овчинников И.Ф. Краткий очерк Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станция «Борок». 1950. Вып.1. С. 105–138.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 650 с.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Оксиук О.П., Жуковский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т.29, № 4. С. 62–76.
- Орлов В.М., Тучак С.Г., Чемерис В.А. Влияние линий электропередач на поведение насекомых // IX съезд ВЭО. Ч.2. Киев: Наукова думка, 1984. С.82.
- Остроумов А.А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып.1(4). С. 211–235.
- Остроумова В.И. Динамика популяции и современное состояние запасов налима в Горьковском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966. С. 192–195.
- Охапкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.
- Охапкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1997. 224 с.
- Оценка роли муниципальных и промышленных сточных вод в формировании качества природных вод: Отчет по теме «Усовершенствование системы охраны водных объектов от загрязнения сточными водами» / Проект по управлению окружающей средой в РФ. Компонент «Управление качеством вод и водными ресурсами». Рыбинск, 1997. 118 с.
- Павлов Д. Ф., Чуйко Г. М., Сиддалл Р., Робосэм П., Гилл Р. Полициклические ароматические углеводороды в донных отложениях и леще (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Тез. докл. Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, 1996. Р.64.
- Пан Л.А. Газовый режим охлаждающей воды Конаковской ГРЭС и его влияние на Ивановское водохранилище // Материалы к совещанию по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969. С.101–110.
- Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука, 1983. 232 с.
- Папченков В.Г. Новые и редкие виды растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т.70, № 12. С.1696–1697.
- Папченков В.Г. Водная растительность Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб: Наука, 1996. № 100. С.15–18.
- Папченков В.Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (Potamogetonaceae) // Бот. журн. 1997. Т.82, № 12. С. 65–76.
- Папченков В.Г. Закономерности зарастания водотоков и водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 48 с.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И., Довбня И.В., Артеменко В.И. Водная растительность Костромского расширения Горьковского водохранилища // Бот. журн. 1994. Т.79, №11. С. 35–45.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т.77, № 6. С. 94–98.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т.78, № 7. С. 87–91.
- Папченков В.Г., Бобров А.А., Богачев В.В., Чемерис Е.В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т.81, № 4. С. 109–118.
- Папченков В.Г., Бобров А.А., Гарин Э.В. О некоторых флористических находках в Тверской и Ярославской областях // Бот. журн. 1998. Т.83, № 7. С. 140–143.
- Папченков В.Г., Бобров А.А., Чемерис Е.В., Борисова М.А., Гарин Э.В. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т.82, № 3. С. 153–157.
- Пареле Э.А. Малощетинковые черви (Oligochaeta) устьевой области реки Даугавы // Лимнология Северо-Запада СССР, Таллин, 1973. С. 7–10.
- Пегель В.А. Физиология пищеварения рыб // Тр. Томск. ун-та. 1950. Т.108. 199 с.
- Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно-допустимых концентраций и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: ВНИРО, 1999. 304 с.
- Пермитин И.Е. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. Вып.2(5). С. 148–159.
- Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб, 1992. № 94. С.34–40.
- Перова С.Н. Содержание некоторых металлов в моллюсках и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1996. № 99. С.35–39.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С 52–61.
- Петров В.Н., Ващинников А.Е. Влияние электрического поля на выживаемость ранней молоди рыб // Тр. комплексной экспедиции Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Полевые и лабораторные исследования беспозвоночных и рыб. Саратов, 1982. С.131–137.
- Петрова Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 200 с.

- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т.67. С. 205–228.
- Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д. и др. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Каспийского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. Т.69, Вып.9. С.138–142.
- Плескачевская Г.А., Бобовникова Ц.И. Гигиеническая оценка загрязнения хлорированными бифенилами окружающей среды в Серпухове // Гигиена и санитария. 1992. № 7-8. С. 16–19.
- Плеханов Г.Ф., Орлов В.М., Карташев А.Г. Изучение влияния электрического поля высоковольтных установок на некоторые компоненты биогеоценоза // Экология. 1988. № 2. С. 78–80.
- Поддубная Т.Л. Жизненный цикл и темп роста неевского лимнодрила // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1963. Вып.4(7). С. 219–231.
- Поддубная Т.Л. О динамике популяций тубифицид (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып.2(5). С. 102–108.
- Поддубная Т.Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища на 32-й год ее существования // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 143–153.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1998. С. 112–141.
- Поддубный А.Г. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. Вып.2. С. 184–191.
- Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л. Наука. 1966. С.131–138.
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
- Поддубный А.Г. Ихтиофауна // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 217–249.
- Поддубный А.Г. Ихтиофауна // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 228–247.
- Поддубный А.Г. Рыбоводно-биологическое обоснование рыбозащитного устройства на Костромской ГРЭС // Борок, 1991. 59 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: ВО Агропромиздат, 1986. 223 с.
- Поддубный А.Г., Половкова С.Н. Схема организации рационального рыбного хозяйства на Рыбинском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып.303. С. 100–107.
- 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 С.А., Голованов В.К., Базаров М.И., Кудряков С.В. Влияние термогидродинамических условий в зоне сбросных расходов Костромской ГРЭС на распределение рыб // Энерг. стр-во. 1995а. № 6. С.38–41.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Кияшко В.И., Стрельников А.С. Рыбы // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С.181–213.
- Поддубный А.Г., Ряховская Г.Н., Бойцов М.П. и др. РЗУ экологического принципа действия и методика определения его рыбозащитной эффективности (на примере Конаковской ГРЭС) // Энерг. стр-во. 1995 б. № 5. С. 20–26.
- Поддубный А.Г., Юданов К.И., Малинин Л.К. и др. Плотность рыбного населения открытых плесов водохранилищ Волги и Дона // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 129–137.
- Половкова С.Н. Состав пищи и суточные вертикальные миграции снетка // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1970. № 6. С.55–59.
- Половкова С.Н., Половков Д.В. Экологические проблемы гидросистемы оз. Неро – р. Которосль // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1998. С. 138–148.
- Половкова С.Н., Краснопер Е.В., Маврин А.С. Современное состояние ихтиофауны озера Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск, 1991. С. 145–157.
- Половкова С.Н., Терещенко В.Г., Терещенко Л.И. Многолетние изменения структуры рыбного населения оз. Неро // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль, 1999. С.168–176.
- Пономаренко В.В., Крючков В.И., Маришин В.Г., Левкович Ю.И., Мальцев Н.А., Шаломьянская З.Н., Городецкая О.Н. Влияние светового фактора на поведение, возбудимость нервной системы и темп роста шипа // VIII науч. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Петрозаводск, 1992. Т.2. С.46.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т.3. С. 209–299.
- Попченко В.И. Закономерности изменений сообществ олигохет в условиях загрязнения водоемов // Материалы VI Всесоюз. симп. «Водные малощетинковые черви». Рига, 1987. С. 117–122.
- Последействие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. 166 с.
- Потапов А.А. Распределение водных растений в заливах Ивановского и Истринского водохранилищ в зависимости от состава воды и донных отложений // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954. С.40–64.
- Преображенская Е.Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского заповедника. 1960. Вып.6. С. 253–321.

- Приймаченко А.Д.* Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956–1957) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 3–19.
- Приймаченко А.Д.* Синезеленые водоросли планктона Волги до и после зарегулирования стока // Экология и физиология синезеленых водорослей. М.; Л.: Наука, 1965. С. 34–39.
- Приймаченко А.Д.* Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Растительность волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966. С. 3–35.
- Приймаченко А.Д.* Роль водохранилищ в географическом распространении планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, № 5. С. 57–61.
- Природа и хозяйство Калининской области. Калинин, 1960. 654 с.
- Проблема территориального перераспределения водных ресурсов / Под ред. Г.В. Воропаева, Д.Я. Ратковича., М.: ИВП АН СССР, 1985. 504 с.
- Пронина С.В., Пронин Н.М.* Взаимоотношения в системах гельминт-рыбы. М.: Наука, 1988. 176 с.
- Протасов В.Р.* Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1972. 228 с.
- Протасов В.Р.* Физические поля антропогенного происхождения на акваториях // Вестн. АН СССР. 1982. № 9. С.71–79.
- Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Ольшанский В.М.* Введение в электроэкологию. М.: Наука, 1982. 336 с.
- Протасова Н.В., Саблин-Яворский А.Д.* Оценка адаптационной устойчивости процесса регенерации гидроидного организма к воздействию постоянного электрического тока // Электрические свойства гидробионтов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С.103–116.
- Прошкина-Лавренко А.И.* Диатомовые водоросли Азовского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 190 с.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В.* Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.
- Проект «Волга» в Череповце. Нижний Новгород, 1996. 23 с.
- Пырина И.Л.* Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах // Бюлл. Инст. биол. водохранилищ. 1959. № 3. С.17–20.
- Пырина И.Л.* Предварительные итоги применения спектрофотометрического метода для определения пигментов пресноводного фитопланктона // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 51–59.
- Пырина И.Л.* Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука. 1966а. С. 249–270.
- Пырина И.Л.* Первичная продукция некоторых волжских водохранилищ в связи с освещенностью, хлорофиллом и биомассой фитопланктона: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1966 б. 225 с.
- Пырина И.Л.* Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах Северо-Запада // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л.: Наука, 1985. С. 111–114.
- Пырина И.Л.* Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль, 1991. С. 253–259.
- Пырина И.Л.* Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Дис. ... докт. биол. наук (в форме научного доклада). СПб, 1995. 48 с.
- Пырина И.Л.* Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. Минск, 1999. С. 149.
- Пырина И.Л.* Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 37–44.
- Пырина И.Л., Минеева Н.М.* Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С.176–188.
- Пырина И.Л., Сигарева Л.Е.* Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище в 1973–1974 гг. // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978. С.3–17.
- Пырина И.Л., Сигарева Л.Е.* Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972–1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С.65–89.
- Пырина И.Л., Сметанин М.М.* Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона // Оценка погрешностей гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. С.144–156.
- Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Сигарева Л.Е.* Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 106–132.
- Пырина И.Л., Елизарова В.А., Сигарева Л.Е.* Признаки эвтрофирования Ивановского водохранилища по показателям продуктивности фитопланктона // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Ч.П. Черноголовка, 1977. С. 238–244.
- Пырина И.Л., Сметанин М.М., Сметанина Т.Л.* Статистический подход к оценке концентраций пигментов и биомассы фитопланктона // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993. С. 30–44.
- Разгулин С.М.* Баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище и прогноз их концентрации при территориальном перераспределении стока северных рек: Дис. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону, 1985. 168 с.

- Разгулин С.М., Гапеева М.В., Литвинов А.С. Баланс биогенных элементов и ионов в Рыбинском водохранилище в 1980 г. // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 81–91.
- Разумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т.1, вып.2. С. 131–146.
- Разумов А.С. Загрязнение и самоочищение водоемов. М., 1932. Т.1. С. 131–136.
- Распопов И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 123–142.
- Рачюнас Л. Размножение дафнии, бокоплава и артемии // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С. 81–86.
- Рачюнас Л., Климинкас Р. Водные беспозвоночные // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С. 36–43
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 145 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 297 с.
- Решетников Ю.С. Отряд V. Anguilliformes – угреобразные. Сем. 12. Anguillidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. С. 53–54.
- Решетникова А.В. Влияние лигулоза на численность леща Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. 1967. Т.46, вып.3. С. 404–412.
- Ривкина Е.М., Самаркин В.А. Внутриводоемные биохимические процессы и их роль в трансформации показателей качества ирригационных вод // Водн. ресурсы. 1989. №3. С. 110–117.
- Ривьер И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 220–244.
- Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100–132.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С.80–112.
- Ривьер И.К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.42–59.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. С. 205–233.
- Ривьер И.К. Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Водн. ресурсы. 1998. Т.25, № 5. С. 589–597.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. Экологический подход к районированию водохранилищ Верхней Волги в зонах поступления сточных вод // Водн. ресурсы. 1996. Т.23, № 1. С. 91–106.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. Исследование районов повышенной экологической опасности на водохранилищах Верхней Волги // Водн. ресурсы. 1997. Т.24, № 5. С. 590–600.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Ройтман В.А., Воейков Ю.А., Спирин С.А. Обнаружение *Aspidogaster limacoides* (Diesing, 1834) у рыб Рыбинского водохранилища // Паразитология. 1981. Т.15, Вып.4. С. 332–337.
- Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продуктирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 133–153.
- Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов Л.: Наука, 1967а. С. 54–60.
- Романенко В.И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967 б, С. 61–74.
- Романенко В.И. Продуктирование органического вещества фитопланктоном в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн. 1971. Т.7, № 4. С. 5–10.
- Романенко В.И. Микробиологические показатели качества воды и методы их определения // Водн. ресурсы. 1979. № 6. С. 142–163.
- Романенко В.И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 48–60.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. М.: Наука, 1985. 295 с.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Деструкция органического вещества в иловых отложениях // Микробиология. 1972. Т.41, вып.2. С. 356–361.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов в пресных водоемах: Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 194 с.
- Романенко В.И., Романенко В.А. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища // Физиология водных организмов и их роль в круговороте орган. вещества. Л.: Наука, 1969. С. 24–31.

- Романенко В.И., М. Перес Эйрис, М. А. Публиенес. Контактный метод приготовления препаратов перифитонной микрофлоры для электронной микроскопии // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1982. №74. С. 69–72.
- Романенко В.И., Захарова Л.И., Романенко В.А., Гаврилова В.А., Соколова Е.А. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 24–41.
- Романенко В.Д., Оксикюк О.П., Жуковский В.Н. и др. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты // Киев: Наукова думка, 1990. 256 с.
- Романенко В.И., Сечин Ю.Т. Влияние скорости траления на избирательные свойства электротрала // Тр. Саратовского отд-ния ГосНИОРХ (вопросы промышленного рыболовства). 1969. Т.9. С. 85–97.
- Роотс О.О. Проблемы исследования полей фоновых концентраций, полихлорированных бифенилов и хлорорганических пестицидов в воде Балтийского моря в период 1974–1984 гг. // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. 1989. Вып.5. С. 253–262.
- Рохмистров В.Л. Малые реки Ярославского Нечерноземья и пути их рационального использования. Ярославль, 1989. 34 с.
- Рыбакова И.В. Микрофлора в обрастаниях высших водных растений // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 157–160.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Саблин-Яворский А.Д., Протасова Н.В. Влияние слабых ЭП на процесс регенерации пресноводной гидры // Биологические механизмы и феномены действия низкочастотных и статических электромагнитных полей на живые системы. Томск: Томский ун-т, 1984. С. 90–91.
- Сабуров Г.Е., Стогова С.Н., Ботязова О.А. Качество поверхностных вод бассейна реки Которосли по результатам биотестирования // Тез. конф. «Биологические исследования в Ярославском Государственном университете». Ярославль. 29 ноября 1996 г. С. 61–62.
- Салазкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны и их биологопродукционная характеристика. Л.: ГосНИОРХ, 1976. 194 с.
- Сальников В.Б., Решетников Ю.С. Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана // Вопр. ихтиологии. 1991. Т.31, вып.4. С. 565–575.
- Саппо Г.Б. Влияние теплых вод на биологию и численность леща Иваньковского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 108–119.
- Саппо Л.М. Первичная продукция и деструкция органического вещества Иваньковского водохранилища в 1974–1976 гг. // Сб. науч. тр. НИИ озер. и речн. рыб. хоз-ва. 1981. № 165. С.30–34.
- Саралов А.И. Фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн. 1978. Т.14, № 5. С.33–38.
- Саралов А.И. Газохроматографический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоемах // Микробиология. 1979. Т.48, № 1. С. 125–129.
- Сарма Маравида П., Хилтон-Каваллиус Н., Джиао Тринх Н., Де Визо М. Влияние электрического поля линий электропередач и подстанций высокого напряжения // Влияние электроустановок высокого напряжения на окружающую среду (СИГРЭ–76). М.: Энергия, 1979. С. 20–33.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978, 352 с.
- Себенцев Б.М., Мейснер Е.В. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища // Тр. ВНИИПРХ. 1947. Т.4. С. 9–25.
- Себенцов Б.М., Биск Д.И., Мейснер Е.В. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования // Тр. Воронеж. отд. ВНИИПРХ. 1940. Т.3, вып.2. С. 9–114.
- Семенова Л.М., Гусаков В.А. Первое нахождение видов рода *Stenocypris* (Ostracoda, Crustacea) в водоемах России и Украины // Зоол. журн. Т.5, вып.2. 1996. С. 315–319.
- Семерной В.П. Зимовка водных олигохет в промерзающем грунте // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. №9. С. 29–32.
- Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1974а. № 21. С. 36–40.
- Семерной В.П. К фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Tubificidae // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1974 б. № 23. С. 37–39.
- Семерной В.П. Некоторые данные по Oligochaeta зоны влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС // Материалы 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974 в. С.157–160.
- 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.
- Сердюк А.М. Взаимодействие организма с электромагнитными полями как фактором окружающей среды. Киев: Наукова думка, 1977. 228 с.
- Сечин Ю.Т. Развитие тралового промысла на водохранилищах // Пром. рыболовство. Л.: ГосНИОРХ, 1980. Вып.151. С.8–87.
- Сигарева Л.Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1984. 231 с.

- Сигарева Л.Е., Девяткин В.Г. Содержание фотосинтетических пигментов в перифитоне Рыбинского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 3–18.
- Сигарева Л.Е., Шарапова Н.А. Пигментные характеристики грунтов как индикаторы трофического состояния верхневолжских водохранилищ // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 2: Тез. докл. междунар. конф. Тольятти, 1998. С.96–97.
- Сигарева Л.Е., Шарапова Н.А. Фотосинтетические пигменты в донных отложениях // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти, 1999а. С. 190–207.
- Сигарева Л.Е., Шарапова Н.А. Содержание хлорофилла и феопигментов в органическом веществе донных отложений Рыбинского водохранилища // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Тез. докл. междунар. конф. Минск, 1999 б. С.152–153.
- Сидякин В.Г. Влияние глобальных экологических факторов на нервную систему. Киев: Наукова думка, 1986. 160 с.
- Симпозиум по влиянию подогретых вод теплоэлектростанций на гидрологию и биологию водоемов, 24–26 марта 1971 г.: Тез. докл. Борок, 1971. 71 с.
- Скадовский С.Н., Щербakov С.А., Винберг Г.Г. Предварительное сообщение о результатах гидробиологического и физико-химического исследования Петровских озер Тверской губернии // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Гос. ун-т здравоохранения, 1928. С. 215–239.
- Скальская И.А. Состав и распределение зообентоса Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 258–271.
- Скальская И.А. Стрессовые состояния сообществ зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.59–72.
- Скальская И.А. Реакция зооперифитона озер Дарвинского заповедника на ацидификацию // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб: Наука, 1994. С.170–185.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т.100, вып.1. С. 74–78.
- Слынько Ю.В. Генетическая структура и состояние рыб Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 153–177.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Роль рыбных сообществ озерных экосистем в формировании и поддержании биоразнообразия промысловых видов рыб // Материалы Междунар. конф. «Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии». М.: Наука, 1999. С. 58–62.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга. // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 252–277.
- Смирнова Л.И. О фитопланктоне Среднего Каспия // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1949. Т.3. С. 260–276.
- Смирнова Л.Ф. Рост и продукция униионид (Mollusca, Unionidae) в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 272–286.
- Сношкxна Е.В. Оценка степени загрязнения водоемов системы оз. Ильмень - р. Волхов - Ладожское озеро - р. Нева - Невская губа по составу донных организмов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1988. Т. 285. С. 85–97.
- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. 232 с.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. и др. Ихтиофауна р. Москва в черте г. Москва и некоторые данные о ее состоянии // Вопр. ихтиологии. 1994. Т.34, вып.5. С. 634–641.
- Соколова Н.Ю., Поддубная Т.Л. Продуктивность бентоса Верхневолжских водохранилищ // Тез. докл. 2-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974. С. 43–47.
- Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Особенности формирования бентоса малых водохранилищ на примере Учинского // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 251 с.
- Соловьева В.В. Состав и содержание пигментов фитопланктона в водохранилищах Волжского каскада в летний период (по наблюдениям 1989 г.) / ИБВВ РАН. Борок, 1998. 45 с. Деп в ВИНТИ 28.01.98, № 216-В98.
- Солуха Б.В. Поведенческие оценки чувствительности рыб к слабым физическим воздействиям // Сигнализация и поведение рыб. Апатиты, 1985. С.10–18.
- Солуха Б.В., Гроня Л.И., Никольская М.П. Абсолютные и дифференциальные пороги чувствительности электрорецепторной системы осетровых рыб // Морфология, экология и поведение осетров. М.: Наука, 1989. С. 170–185.
- Сорокин Ю.И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Л.: Наука, 1958. № 3. С. 66–88.
- Сорокин Ю.И. Метан и водород в воде волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М.,Л.: Изд-во АН СССР. 1960. Вып. 3(6). С. 50–58.
- Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. 1961. № 11. С.3–6.
- Сорокин Ю.И. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища. // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 5–16.
- Сорокин Ю.И., Розанова Е.П., Соколова Г.А. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением С-14 // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. М., 1959. С. 351–359.
- Сподобина Л.А. Влияние электрического поля высоких напряженностей на *Daphnia magna* Straus как кормовой объект // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1983. № 198. С. 126–133.

- Степанова В.С. Гидробиологические Сяберских озер Лужского округа // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1932. Т.61, вып.1-2. С.168–220.
- Степанова И.К., Комов В.Т. Ртуть в абиотических и биотических компонентах озер Северо-Запада России // Экология. 1996. Т.27, № 3. С.198–203.
- Степанова И.К., Комов В.Т. Накопление ртути в рыбе из водоемов Вологодской области // Экология. 1997. Т.28, №4. С.196–202.
- Стернин В.Г., Никоноров И.В., Бумейстер Ю.К. Электролов рыбы (основы теории и практика). М.: Пищ. пром-сть, 1972. 360 с.
- Столбунов А.К. Влияние подогретых вод ТЭС на продукционные процессы и микрофлору водоемов-охладителей в различных зонах СССР // Водн. ресурсы. № 2. 1985. С. 89–101.
- Столбунов И. А. Разнокачественность молоди рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища и одного из его притоков // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль, 1999а. С.146–153.
- Столбунов И. А. Распределение молоди рыб в различных биотопах Рыбинского водохранилища // Проблемы рыбного хозяйства на внутренних водоемах. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ., 1999 б. С.140–142.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–74 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С.170–212.
- Столбунова В.Н. О зоопланктоне открытых плесов Угличского и Ивановского водохранилищ в 1977–1978 гг. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 52. С.10–16.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Угличского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 62. С.19–22.
- Столбунова В.Н. Многолетняя динамика зоопланктона Ивановского водохранилища // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. С.50–59.
- Столбунова В.Н. Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб, 1993. С.20–38.
- Столбунова В.Н. Итоги многолетних исследований пелагических зоопланктоценозов Ивановского и Угличского водохранилищ // Материалы VII съезда Гидробиол. общества РАН. Казань. 1996а. Т.1. С. 216–217.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон зарослей Ивановского водохранилища в условиях антропогенного эвтрофирования // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 100. СПб, 1996 б. С.23–30.
- Столбунова В.Н. Структурные показатели зоопланктона речного участка Верхней Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 2. Тез. Междунар. конф. Тольятти, 1998. С. 252–253.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С.90–98.
- Столбунова В.Н., Столбунов А.К. Природный комплекс литорали водохранилища и его влияние на пелагиаль (на примере бактерио- и зоопланктона Ивановского водохранилища) // Гидробиол. журнал. 1980. .16. №1. С.3–9.
- Столяров В.П. Закономерности и особенности формирования фауны паразитов рыб в водохранилищах равнинных рек Европейской части СССР // Зоол. журн. 1961. Т.40, вып.8. С.1125–1137.
- Столяров В.П. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленинград. общ-ва естествоиспытателей. 1952. Т.71, вып.4. С. 261–285.
- Столяров В.П. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленинград. о-ва. естествоиспытателей. 1954. Т.72, вып.4. С. 160–187.
- Стрельников А.С. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопр. ихтиологии. 1996. Т.36. Вып.4. С.481–487.
- Стрельников А.С. Состояние популяций судака *Stizostedion lucioperca* (L.) Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 117–131.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е. Ихтиофауна озера Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 97–112.
- Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структуры популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С.161–204.
- Стрельников А.С., Касьянова Н.В., Комова Н.И. Рост и динамика численности синца *Abramis ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23, вып.1. С. 39–44.
- Стрельникова А.П. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе. Автореф... канд. биол. наук. Иркутск, 1987. 23 с.
- Стрельникова А.П., Стрельников А.С., Ляшенко Г.Ф. Условия воспроизводства рыб в Рыбинском водохранилище и его притоках // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С.38–91.
- Стругач М.Б. Бентос Горьковского водохранилища (материалы 1972–1974 гг.) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1979. Вып.142. С. 91–98.
- Струков А.И., Митин К.С. Митохондрии гипертрофированного сердца человека // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М.: Наука, 1971. С.23–28.
- Субботкина Т.А. Активность лизоцима в тканях осетра и белуги в приплотинной зоне Волгоградской ГЭС // II симп. по экол. биохимии рыб. Тез. докл. Ярославль, 1990. С. 244–246.

- Судаков К.В., Антимоний Г.Д. Центральные механизмы действия электромагнитных полей // Успехи физиол. наук. 1973. Т.4, № 2. С.101–135.
- Сулимов А.С. О влиянии теплых сбросных вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну речной части Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго симп. Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок, 1974. С.176–180.
- Сулимов А.С. Размножение, распределение и рост рыб Горьковского водохранилища в районе влияния Костромской ГРЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.
- Сулимов А.С., Хижинская Л.И. Мечение леща в районе Костромской ГРЭС // Рыбохозяйственное исследование внутренних водоемов. Л., 1977 б. Вып.21. С. 13–15.
- Суцень Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с
- Тальберг И.Д., Протасов В.Р., Кузнецов В.А. Об информационном значении низкочастотных электрических разрядов в нерестовом поведении тилляпии // Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. С.46–51.
- Тарасенко Л.В. Состояние фитопланктона Ивановского водохранилища в 70-е годы / ИВП АН СССР. Москва, 1982. 42 с. Деп. в Ин-те вод. проблем АН СССР, 30.12.82. № 6541-82.
- Тарасенко Л.В., Луценко М.А. Фитоценозы мелководий Ивановского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С.161–166.
- Тарасов М.Н., Бесчетнова Э.И. Гидрохимия Нижней Волги при зарегулировании стока (1935–1980) // Гидрохим. материалы. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 120 с.
- Тарасова Т.Н. Первичная продукция и участие бактерий в деструкции органического вещества озерной части Горьковского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоеме. Элементы биотического круговорота. Тез. докл. 4 Всесоюз. Лимнол. совещ. Листвничное-на-Байкале. 1977. С. 69–73.
- Тарасова Т.Н. Первичная продукция, продукция бактериопланктона и деструкция органического вещества в Горьковском водохранилище // Гидробиол. журн. 1973. Т.9, № 3. С. 5–11.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997а. С.21–37.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Анализ многолетних изменений в рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1997 б. Т.37, вып.5. С. 625–634.
- Терещенко Л.И., Терещенко В.Г. О точности информационных характеристик видовой структуры ихтиоценоза // Вопр. ихтиологии. 1987. Т.27, вып.6. С. 919–923.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86–97.
- Тимохина А.Ф., Бычек Е.А. Зоопланктон Куйбышевского и Саратовского водохранилищ / ИБВВ АН СССР. Тольятти, 1982. 20 с. Деп. в ВИНТИ 1995. № 933.
- Тимошечкина Л.Г. Динамика паразитофауны леща Горьковского водохранилища // Экология гельминтов. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 1978. С.72–80.
- Толоконникова Л.И., Бронфман А.М., Алдакимова А.Я., Макарова Г.Д. Характерные особенности самоочищения вод и грунтов мелководного моря на примере Азовского моря // Океанология. 1976. Т.16, вып.1. С.91–97.
- Толыго Н.Я., Парфенова Н.А. Влияние импульсного переменного электрического тока на ход эмбрионального развития стерляди // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыбн. хоз-ва. 1984. № 214. С.57–62.
- Толыго Н.Я., Парфенова Н.А. Влияние электрического поля высокой интенсивности и различной длительности на выживаемость сиговых рыб // Рыбн. хоз-во. 1986. № 4. С. 35–37.
- Тракис А., Данилюте Г. Последствие воздействия электрических полей орудий лова на водных животных // Последствие электрических полей на водных животных. Вильнюс: Мокслас, 1977. С.144–150.
- Трансграничное загрязнение воздуха. Воздействие загрязнения и борьба с ним // Доклад Европейской экономической комиссии ООН. Нью-Йорк, 1988. № 4. 110 с.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990а. 180 с.
- Трифонов И.С. О скорости фосфатазного гидролиза органических соединений фосфора в Горьковском водохранилище // Водн. ресурсы. 1990 б. № 3. С.96–103.
- Трифонов И.С., Денисова И.А., Станиславская Е.В., Афанасьева А.Л. Первичная продукция и трофический статус макрофитного озера Большое Раковое (Карельский перешеек) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1998. №3. С. 9–18.
- Трофимова Н.Б., Евсеева Р.П., Пак В.Н., Трухина И.В. Влияние электрических разрядов на содержание азота в почве // Электронная обработка материалов. 1980. № 3. С.82–86.
- Тутельян В.А., Лашина Н.В. Полихлорированные бифенилы // Научные обзоры советской литературы по токсичности и опасности химических веществ. М., 1988. Вып.107. 62 с.
- Тюрин П.В. Биологическое обоснование регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М.: Пищепромиздат, 1963. 119 с.
- Тюрюканов А.Н., Федоров В.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосферные раздумья. М.: РАЕН, 1996. 368 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. IV. Микробиологические методы. М. 1985. 200 с.

- Усачев П.И. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1948. Т.2. С.60–88.
- Устеленцева Э.П. Зоопланктон Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т.57. С. 168–173.
- Устьевая область Волги: гидролого-морфологические процессы, режим загрязняющих веществ и влияние колебаний уровня Каспийского моря. М.: Геос, 1998. 280 с.
- Фенюк В.Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып.1(4). С.139–160.
- Фенюк В.Ф. Донное население временно-затопляемой зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып.7. Вологда, 1961. С. 277–308.
- Филенко Р.А. Характеристика ионного стока поверхностных вод Вологодской области // Вестник ЛГУ. 1964. Вып.2, №12. С.34–57.
- Филон В.В. Некоторые показатели физиологического состояния плотвы при повышенных температурах и состояние ее запасов в Ивановском водохранилище // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С.120–134.
- Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С.3–19.
- Флеров Б.А., Томилина И.И., Кривленд Л. и др. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С.148–155.
- Хакимуллин А.А., Парфенова Н.А. Влияние импульсного переменного электрического тока на воспроизводительную способность и потомство сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24, вып.1. С.138–145.
- Халатян О.В. Влияние повышенной температуры на развитие семенников плотвы Ивановского водохранилища // Краткие тез. докл. к четвертому совещ. молод. научн. работников ГосНИОРХ. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1972а.
- Халатян О.В. Смещение отдельных этапов развития половых желез окуня под влиянием температурного фактора // Бюлл. ГосНИОРХ. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1972 б. №8.
- Хлебович В.В. Многощетинковые черви семейства Nereididae морей России и сопредельных стран. (Фауна России и сопредельных стран. Многощетинковые черви. Т.3. Новая серия. №140). СПб.: Наука, 1996. 223 с.
- Холодов Ю.А. Мозг в электромагнитных полях. М.: Наука, 1982. 121 с.
- Хэм Ф., Кормак Д. Гистология. М.: Мир, 1983. Т.2. 254 с.
- Хэм Ф., Кормак Д. Гистология. М.: Мир, 1983. Т.5. 296 с.
- Цыплаков Э.П. 1964. Размерный и возрастной состав леща Куйбышевского водохранилища и изменение его роста в связи с обеспеченностью кормом // Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1964. Вып.10. С.205–222.
- Чиркова З.Н. Донные Cladocera (Crustacea) Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС // Материалы 2-го симпозиума по влиянию тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок. 1974. С. 187–188.
- Чиркова З.Н. Палеарктические виды Ilyocryptus (Cladocera, Macrothricidae). Апатиты: Изд-во АН СССР, 1984. 106 с.
- Чиркова З.Н., Величко Е.С. Мейобентос Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС // Материалы 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974. С.189–191.
- Численко Л.Л. Роль Naupacticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали Белого моря // Зоол. журн. Т.40, вып.7. 1961. С. 983–996.
- Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968. 251 с.
- Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Сов. Наука, 1952. 44 с.
- Шандала М.Г. Методические вопросы гигиенического нормирования неионизирующих электромагнитных излучений // Биологические эффекты электромагнитных полей. Вопросы их использования и нормирования. Пушкино, 1986. С.135–145.
- Шандала М.Г., Думанский Ю.Д., Сердюк А.М. Электромагнитные факторы окружающей среды и вопросы их регламентации // Проблемы экспериментальной и практической электробиологии. Пушкино, 1983. С.113–122.
- Шарапова Н.А. Содержание растительных пигментов в органическом веществе донных отложений верхневолжских водохранилищ // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем: Тез. докл. XI Всерос. конф. молодых ученых. Борок, 1999. С.127–129.
- Шарапова Н.А., Сигарева Л.Е. Пигментные характеристики донных отложений Ивановского водохранилища / ИБВВ РАН. Борок, 2000. 23 с. Деп в ВИНТИ 14.02.2000, № 363–В00.
- Шаронов И.В. Расширение северных границ ареала тюльки // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л., 1969. С. 15–19.
- Шаронов И.В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Материалы 1-й Конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев: Куйбышевское книж. изд-во, 1971. С. 226–232.
- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Подмосковья. М.: Наука, 1988. 143 с.
- Шентяков В.А. Действие электрического тока промышленной частоты на колонии дрейссены // Бюл. Инта биологии водохранилищ АН СССР. Л., 1961. № 10. С. 22–27.
- Шентяков В.А. Пресноводный электротраловый лов рыбы с применением переменного тока. М.: Пищ. пром-сть, 1964. 82 с.

- Шентякова Л.Ф., Шентяков В.А., Степанов В.С. и др. О влиянии переменного тока на рыб и водных беспозвоночных // Вопр. ихтиологии. 1970. Т.10, вып.3(62). С. 506–518.
- Шигин А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1961. Вып.7. С. 309–362.
- Шигин А.А. Паразитические черви цапель и поганок Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1957. Вып.4. С.245–289.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 250 с.
- Шилова А.И., Куражесковская Т.Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С. 269–278.
- Шимановская Л.Н., Лесникова Т.В., Танасийчук Л.Н. и др. Рыбохозяйственное использование озер, рек и водохранилищ СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып.193. С. 3–110.
- Шмелев Г.А., Субботина Е.В. Продукция фотосинтеза и деструкция органического вещества Горьковского водохранилища за 1974–1979 гг. // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вопросы гидрологии и гидрохимии водных объектов Верхней Волги. 1983. Вып.16. С.51–59.
- Шмелева Ю.Д. Заращение Иваньковского водохранилища канала Москва-Волга и заселение его личинками анофелеса за три года существования // Мед. паразитология. 1940. Т. 9, № 3. С. 65–120.
- Шляпкин И.В., Тихонов С.В. Распространение и биологические особенности роотана *Perccottus glenii* Dybowski в водоемах Верхнего Поволжья // Американско-российский симпозиум по инвазионным видам: Тез. докл. Борок. Россия, 27–31 августа. Ярославль, 2001. С.203–204.
- Штефан В.Н. К расчету водообмена долинных водохранилищ // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1975. № 5. С.71–75.
- Шуйский В.Ф. Закономерности лимитирования пресноводного макрозообентоса экологическими факторами: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1997. 50 с.
- Щербак В.И. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону: Авт. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 2000. 32 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Наука, 1993. С.108–144.
- Щербина Г.Х. Многолетние изменения структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Тез. VII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Казань. 1996. Т.1. С. 224–226.
- Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 1998. № 3. С.19–28.
- Щербина Г.Х. Роль дрейссены в питании различных размерных групп плотвы озера Плещеево // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне верхней Волги. Ярославль: ЯрГУ, 1999. С.134–140.
- Щербина Г.Х. Роль *Dreissena polymorpha* (Pall.) в пресноводных сообществах бассейна Верхней Волги // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении: СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2000. С. 161–163.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос. Тольятти, 1996.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов Г.Х. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти, ИЭВБ РАН. 1997. С.108–114.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса Верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос. Тольятти.: Ин-т экологии Волжского бассейна, Гидробиолог. о-во РАН. 1997. С. 106–114.
- Эдельштейн К.К. Водные массы долинных водохранилищ. М.: Изд-во МГУ, 1991. 175 с.
- Экзерцев В.А. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. М.: АН СССР. 1958. № 1. С. 19–21.
- Экзерцев В.А. Растительность литорали Горьковского водохранилища // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР 1962. № 12. С. 7–10.
- Экзерцев В.А. Заращение литорали волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 6 (9). С. 15–29.
- Экзерцев В.А. Флора Иваньковского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1966. Вып. 10 (13). С. 104–142.
- Экзерцев В.А. Растительность Иваньковского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1971. Вып. 21 (24). С. 75–95.
- Экзерцев В.А. Заращение мелководий Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 14. С.28–32.
- Экзерцев В.А., Биочино А.А. Заращение Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1973. № 20. С.14–17.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Продукция растительности Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 24. С. 15–19.

- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Материалы 2-й конф. по изуч. водных бассейнов Волги. Волга 2. Рыбинск, 1974 б. С. 24–28.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И. Растительность Иваньковского водохранилища и влияние на нее подогретых вод Конаковской ГРЭС // Экология водных организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 198–210.
- Экзерцев В.А., Мишулина Г.С. О заболачивании мелководий Иваньковского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ бюл. Л., 1976. № 32. С. 21–25.
- Экзерцев В.А., Солнцева И.О. Экологические ряды ассоциаций верховий Шошинского плеса Иваньковского водохранилища // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. № 13. С. 6–10.
- Экзерцев В.А., Трифонова Н.А. О связи некоторых растительных группировок с Иваньковского водохранилища с элементами окружающей среды // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. № 4. С. 17–20.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Продукция макрофитов в заливах Иваньковского водохранилища // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. № 12. С. 11–15.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. К изучению флоры Иваньковского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 6–10.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Продукция прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 190–197.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П., Кутова Т.Н. Некоторые данные о растительности волжских водохранилищ // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев, 1971. С. 116–120.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Вып. 28(31). Рыбинск, 1974. С. 76–99.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водохранилищ бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 120–132.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. 1990. Вып. 59 (62). С. 120–132.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 333 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. 264 с.
- Эпштейн В.М., Лапкина Л.Н. Новые сведения о биологии и географическом распространении *Caspiobdella fadejewi* (Erstein) // 9-я конф. Украинск. паразитол. общ-ва: Тез. докл. Ч. 5. Киев, 1980. С. 116–117.
- Яковлев В.Н. Неогенез (быстрое формообразование) у рыб бассейна Волги. // Тез. докл. I Конгр. ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 31.
- Яковлев З.М. О недостатках при использовании электроловильных установок для добычи рыбы на оз. Ильмень // Рыбн. хоз-во. 1985. № 8. С. 60–61.
- Яковлева А.Н. Саратовское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение: Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 102. С. 118–130.
- Якубенко А.В., Луковкин В.В., Сазонова Т.Е., Кривова Т.И. Изучение биологического действия на человека электростатических полей различной напряженности // Гигиена труда и биологическое действие электромагнитных волн радиочастот. М., 1972. С. 105–106.
- Якубовский К.Б. Химический состав высших водных растений на разных этапах их вегетации, деформации и разложения // Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наукова думка, 1979. С. 75–82.
- Ястюгинене Р.М., Лубянскене В.М. Лизоцимная активность бактерий пищеварительного тракта карпа // Вопросы экологии и поведения животных. Вильнюс, 1986. С. 120–126.
- Acidification of freshwater ecosystems: implication for the future. N.Y., 1994. 404 p.
- Ainslie B.J., Post J.R., Paul A.J. Effects of pulsed and continuous DC electrofishing on juvenile rainbow trout // Nort. Americ. J. Fisher. Managem. 1998. Vol. 18, № 4. P. 905–918.
- Andersen J.M. Plankton primary production and respiration in eutrophic Frederiksborg Slotss, Denmark // Verh. Intern. Ver. Limnol 1978. Vol. 20. P. 702–708.
- Arthur J.W., Horning W.B. The use of artificial substrates in pollution survey // Amer. Midl. Nat. 1969. № 82. P. 83–89
- ASLO, Book of Abstracts, Copenhagen, 2000.
- Barak N.A., Mason C.F. Heavy metals in water, sediment and invertebrates from rivers in eastern England // Chemosphere. 1989. Vol. 19, № 10–11. P. 1709–1714.
- Basova S.L., Lunge E.K. Trends in late summer phytoplankton in the Neva Bay and eastern gulf of Finland during 1978 to 1990 // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1998. V. 74, № 1. P. 1–14.
- Beamish R.J., Harvey H.H. Acidification of the LaCloche Mountain Lakes, Ontario and resulting fish mortalities // J. Fish. Res. Board Can.. 1972. Vol. 29, № 7. P. 1131–1143.
- Birks H.J.B., Line J.M., Juggins S., Stevenson A.C., Ter Braak C.J.F.. Diatoms and pH reconstruction // Palaeolimnology and lake acidification. The Royal Society. London, 1990. P. 37–52.
- Borg H. Trace metals in Swedish natural fresh waters // Hydrobiologia. 1983. Vol. 101, № 1. P. 27–34.
- Brakke D.F., Henriksen A., Norton S.A. The relative importance of acidity sources for humic lakes in Norway // Nature. 1987. Vol. 329, № 6138. P. 432–434.
- Brouwer A. Role of biotransformation in PSB-induced alteration in vitamin A and thyroid hormone metabolism in laboratory

- and wildlife species // *Biochem. Soc. Trans.* 1991. V.19, № 3. P. 731–737.
- Brouwer A., Murk A.J., Koeman J.H. Biochemical and physiological approaches in ecotoxicology // *Funct. Ecol.* 1990. V.4, № 3. P. 275–281.
- Bretschneider F. Electoreceptive properties of *Silurus glanis* (L.) // *Experientia.* 1974. Vol.30, № 9. P. 1035.
- Brett J.R. Temperature. Fishes // *Marine ecology.* Vol.1. Environmental factors. P.1, Ch.3. 1970, N.Y. P.515–565.
- Buckley R., Clough E., Watnren W. Coliform bacteria in streambed sediments in a subtropical rainforest (observation reserve) // *Water Res.* 1998. Vol.32, № 6. P. 1852–1856
- Bylinkina A.A., Kozlovskaya V.I., Osipov N.N. Rybinsk Reservoir on the Volga River // *A Water Quality Assessment of the Former Soviet Union.* London and New York, 1998. Chapter 16. P. 435–455.
- Carey P. Marine interstitial ciliates. An illustrated key. N.Y.: Chapman and Hall. 1991. 368 p.
- Chapman P.M. Current approaches developing sediment quality criteria // *Environ. toxicol. Chem.* 1989. Vol.8, № 7. P.589–599.
- Clem L.W., Barker K., Quiniou S. et al. Humoral and cellular adaptive immune mechanisms in teleosts // *Aquaculture and fish health.* Rybnoe, 1998. P.74.
- Clinton W.J. EXECUTIVE ORDER 13112. Invasive species the white house.// Office of the Press Secretary. February 3, 1999.
- Conway E.J. Mean geochemical data in relation to oceanic evolution // *Proc. Royal Irish Academy.* 1942. 488 p.
- Corliss J.O. The kingdom Protista and its 45 phyla // *BioSystems.* 1984. Vol.17, № 2. P. 87–126.
- Cote C., Blaise C., Michaud et al. Comparisons between microscale and whole sediment toxicity assessment // *Environ. Toxicol. Water Qual.* 1998. Vol.13, № 1. P. 93–110.
- Coutant C.C. Compilation of temperature preference data // *Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations.* Proceed. Symp. and Panel Discuss. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish. Soc.). Hershey. Pa. April 27. 1976. J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol.34, №5. P. 730–734
- Cowling E.B. An Historical Perspective on Acid Precipitation. Acid rain // *Fisheries / R. Johnson, (ed), Bethesda, MD, USA.* 1982. P. 15–32.
- Danilov G.G., Kadomskaya K.P., Lavrov Ju. A., Chepelucov V.I. Electromagnetic field around HV underwater cables and its effect on ichthiofauna // 7 th Intern Symp of High Voltage engineering. Dresden, 1991. P.97–100.
- Dedkova I., Erdman L., Grigoryan S. M., Galperin M. Assessment of airborne sulphur and nitrogen pollution of the Baltic Sea Area from European countries for 1987–1991 // *Rep. Meteorological Synthes. Centre –East (MSC-E).* Moscow. 1993. 67 p.
- Dutton R.Y., Bitton G., Koopman B. Application of a direct microscopic method of the determination of active bacteria in lakes // *Water Research.* 1986. Vol.20, № 11. P. 1461–1464.
- Dwyer W.P., Erdahl D.A. Effects of electroshock voltage, wave form, and pulse rate on survival of cutthroat trout eggs // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1995. Vol.15, P. 647–650.
- Dwyer W.P., Fredenberg W., Erdahl D.A. Influence of electroshock and mechanical shock on survival of trout eggs // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1993. Vol.13. P. 839–843.
- Dzyuban A., Kopylov A., Kosolapov D., Krylova I., Kozlovskaya V., La Point T. Effect of in the Upper Volga (Russia) // *Partnerships for the Environment: Science, Education and Policy.* 17 Annual Meeting. Washington, 1996. P. 303.
- EIFAC. European inland fisheries advisory commisiom. Techn. Paper. Rome, 1969. № 4. P. 1–18.
- Eisenreich, S.J., Munder J.W., Gorham E.. Trace metal and strong acid composition of rain and snow in northern Minnesota // *Atmospheric pollutants in natural waters.* S. J. Eisenreich (ed.), AnnArbor Science. 1981. P. 261–284.
- Elliott J.M. Some aspects of thermal stresses on freshwater teleosts // *Stress in Fish.* London, Acad. Press, 1981. P. 209–249.
- Ellis A.E. Antigen-trapping in the spleen and kidney of the plaice *Pleuronectes platessa* L. // *J. Fish Dis.* 1980. Vol.3. P. 413–426.
- Ellis M.M. Erosion silt as factor in aquatic environments // *Ecology.* 1936. № 17. P. 29–42.
- Enger P., Kristensen L., Sand O. The perception of weak electric D.C. current by the European eel (*Anguilla anguilla*) // *Comp. Biochem. and Physiol. A.* 1976. Vol.54, № 1. P.101–103.
- Falkner R., Simons W. Polychlorierte biphenyle (PCB) in lebensraum wasser (aufnahme und anreicherung durch organismen - probleme der weitergabe in der nahrungspyramide // *Ergebnisse der Limnologie.* 1982. V.17, №3. P.1–4.
- Fänge R. Comparative study of lymphomieloid tissue in fish // *Dev. and Comp. Immun.* 1982. Vol.6, №1. Suppl. 2. P.23–33.
- Farara D.G., Burt A.J., Hawkins B.W. Environmental assessment of Detroit River sediments and benthic communities // 37th Conf. Int. Assoc. Great Lakes Res. and Estuarine Res. Fed., Windsor, 1994. P.42.
- Felvoldy L.G.M. A new system for the biological qualification of water // *Research water quality and technology.* Vol.3. Research centre for water resources development. III Institute for Water Pollution Control. Budapest, 1976. 37 p.
- Fitzgerald W.F. Is Mercury Increasing in the Atmosphere? The Need for an Atmospheric Mercury Network (AMNET) // *Water, Air and Soil Pollution.* 1995. Vol. 85, № 2. P. 245–254.
- Foissner W., Berker H. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bio-indicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology // *Freshwater Biology.* 1996. V.35. P. 375–482.
- Forsius M., Kamari J., Kortelainen P., Manio J., Verta M., Kinnunen K. Statistical lake survey in Finland: regional estimates of lake acidification // *Acidification in Finland.* Berlin - Heidelberg, 1990. P. 759–781.
- Frenzel P., Thebrath B., Conrad R. Oxidation of methane in the oxic surface layer of a deep lake sediment (Lake Constance) // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1990. Vol.73, №2. P. 149–158.

- Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // *Fish Physiol.* N.Y.; London, Acad. Press, 1971. Vol.6. P. 1–98.
- Gatz A.J., Jr., Loar J.M., Cada G.F. Effects of repeated electroshocking on instantaneous growth of trout // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1986. Vol.5. P. 176–182.
- Godfrey H. Mortalities among developing trout and salmon ova following shock by direct-current electrical fishing gear // *J. Fish. Res. Board Can.* 1957. Vol.14. P. 153–164.
- Goodnight C.J., Whitley L.C. Oligochaetes as indicators of pollution // *Proc. 15-th Industrial. Waste Conf. Pardue Univ.*, 1961. P. 106–139.
- Gorham E. Bronhitis and acidity of urban precipitation // *Lancet.* 1958. 691 p.
- Gorham E. Factors influencing supply of major ions to inland waters, with special reference to the atmosphere // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 1961. №72. P. 795–840.
- Gorham E. A historical review of interactions between the atmosphere and biosphere // Document submitted to the Committee on the Atmosphere and Biosphere, Commission on Natural Resources, National Academy of Sciences, Washington, DC. 1980. 32 p.
- Goton M., Hobara T., Kobayashi H., Okuda M. Pollution due to trichloroacetic acid in clams (*Tapes japonica*) in estuary adjacent to industrial areas // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 1998. Vol.60, № 1.
- Haaparanta A., Valtonen E.T., Hoffmann R., Holmes J. Do macrophage centres in freshwater fishes reflect the differences in water quality // *Aquatic Toxicol.* 1995. Vol.1, № 1. P. 1–20.
- Habera J.W., Strange R.J., Saxton A.M. AC electrofishing injury of large brown trout in low-conductivity streams // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1999. Vol.19, № 1. P. 120–126.
- Haines T.A., Komov V.T., Jagoe C.H. Lake acidity and mercury content of fish in Darwin National Reserve, Russia // *Environmental Pollution.* 1992. Vol.78, № 1. P. 107–112.
- Haines T.A., Komov V.T., Jagoe C.H. Mercury concentration in perch (*Perca fluviatilis*) as influenced by lacustrine physical and chemical factors in two regions of Russia // *Mercury Pollution Integration and Synthesis.* / Eds. J. Watras and W. Huckabee. Lewis Publishers. NY, 1994. P. 397–407.
- Hauck F.R. Some harmful effects of the electroshocker on large rainbow trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1949. Vol.77. P.61–64.
- Henriksen A., Kamari J., Posch M., Wilander A. Critical loads of acidity: Nordic Surface Waters // *Ambio.* 1992. Vol.21, №5. P.356–363.
- Herrmann J., Frick H. Do steam invertebrates accumulate aluminium at low pH conditions // *Water, Air and Soil Pollution.* 1995. Vol.85, № 3. P. 407–412.
- Hilmy A.M., Shabana M.B., Saied M.M. Blood Chemical levels after acute and chronical exposure at HgCl₂ in fish *Aphanius dispar* // *Water, Air and Soil Pollut.* 1980. Vol.17, № 2. P. 409–417.
- Hindak F., Trifonova J. Morphology and ecology of three Limnethrix species (Cyanophyta) from the hypolimnion of highly eutrophic lake in Latvia, USSR // *Biologia (Bratislava).* 1989. № 1. P. 1–11.
- Hirst D.M. The geochemistry of modern sediments from the Gulf of Paria – II The relationship between the mineralogy and the distribution of minor elements // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1962. Vol.26. P. 1147–1180.
- Holm P.E., Nielsen P.E., Albrechtsen H., Christensen T. Importance of unattached bacteria and bacteria attached to sediment in determining potential for degradation of xenobiotic organic contaminants in an aerobic agw fer // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. Vol.58, № 3. P. 3020–3026.
- Horak D.L., Klein W.D. Influence of capture methods on fishing success, stamina and mortality of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Colorado // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1967. Vol.96. P. 220–222.
- Horoszewich L. Oddziaływanie podwyższonych temperatur na ryby // *Ekol. Polska, ser. B.* 1969. Vol. XY, N 4. P. 299–321.
- Hudson L.A., Ciborowski J.J.H. Chironomids larvae (Diptera: Chironomidae as monitors of sediment toxicity and genotoxicity // 37th Conf. Int. Assoc. Great Lakes Res. and Estuarine Res. Fed., Windsor, 1994. P. 55–56.
- Hudy M.A. Mortality of rainbow trout and brook trout from high voltage electrofishing (alternating current) in a controlled environment // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1988. Vol.5. P. 475–479.
- Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, 1999. 245 p.
- IUCN. Red List of threatened animals. Inter. Union for Conservation of Nature and Natural Resources, USA. Printed by Kelvin press, 1996. 368 p.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1975. Bd.167, № 2. S.191–194.
- Jensen K.W., Snekvik E. Low pH levels wipe out salmon and trout populations in southernmost Norway // *Ambio.* 1972. Vol.1, № 1. P. 223–225.
- Jewson D.H. The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland) // *Freshwater Biol.* 1976. Vol.6, № 6. P. 551–576.
- Johnson D.W., Van Miegroet H., Lindberg S.E., Todd D.E., Harrison R.B. Nutrient cycling in the red spruce forest of the Great Smoky Mountains // *Can. J. For. Res.* 1991 Vol. 21, № 6. P. 769–787.
- Jorgensen J.M. The morphology of the Lorenzinian ampullae of the sturgeon *Acipenser ruthenus* (Pisces: Chondrostei) // *Acta Zool.* 1980. Vol.61, № 1. P. 87–92.
- Jorgensen J.M., Flock A., Wersall J. The Lorenzinian ampullae of *Polyodon spathula* // *Z. Zellforsch.* 1972. Bd.130, № 4. S.362–377.
- Kahl A. Urtiere oder Protozoa. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // *Die Tierwelt Deutschlands.* Jena. 1930–1935. 886 s.

- Kalmijn A.J.* The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // Handbook of sensory physiology in fish. N.Y.: Springer, 1974. Vol.3/3. P.147–200.
- Kanlin M., Horn W.* Vorlinefige Ergebnisse der Versuche fischerei mit enem electrifizierten Schleppnetz auf Binnenseen // Der Fischwirt. 1970. № 8. S.181–184.
- Karpova E.I., Petr T., Isaev A.I.* Reservoir Fisheries in the Countries of the Commonwealth of Independent States. FAO Fisheries Circular № 915. Food and Agriculture organization of the United Nations. Rome, 1996. 129 p.
- Kelly M.H., Hite R.L.* Evaluation of Illinois Stream Sediment Data. 1974–1980, IEPA/WPC/84–004. Springfield, 1984. 87 p.
- King D.L., Ball R.C.* A quantitative biological measure of stream pollution // J. Water Pollut. Control Fed., 1964. Vol.36, № 5. P.650–653.
- Koppe J.G., Pluim E., Olie K.* Breastmilk, PSBs, dioxins and vitamin K. deficiency: discussion paper // J. Roy. Soc. Med. 1989. V.82, № 7. P. 416–419.
- Korneva L.G., Mineeva N.M.* Estimation of trophic state changes in the Rybinsk reservoir based on phytoplankton composition and pigment analyses // Hydrobiologia. 1996. Vol.322. P. 255–259.
- Korneva L.G., Solovyova V.V.* Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of Volga river // Int. Rev. Hydrobiology. 1998. Vol.83, Spec. Issue. P.163–166.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd.2/3. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Stuttgart; Jena: Gustav Fisher Verlag, 1991. 576 s.
- Krecher F.H., Lancaster L.Y.* Bottom shore fauna of western Lake Erie, a population study to a depth of six feet // Ecology 1979. № 14. P. 79–94.
- Lang G., Lang-Dobler B.* The chemical environment factors of Tubificid and Lumbriculid worms according to the pollution level of the sediment // Hydrobiologia. 1979. Vol.65, № 3. P.273–282.
- Lange-Bertalot H.* Rote Liste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyceae) Deutschlands // Schr. - R. f. Vegetationskde. 1996. H.28. S. 633–677.
- Larsson P., Lemkemeter K.* Microbiol mineralisation of chlorinated phenols and biphenyls in sediment – water systems from humic and clearwater lakes // Water Res. 1989. V 23, № 9. P. 1081–1085.
- Lazareva V.I.* Response of zooplankton communities to acidification in lakes of Northern Russia // Russian J. Aquat. Ecol. 1995. Vol.4, №1. P. 41–54.
- LaZerte B.D., Dillon P.J.* Relative importance of anthropogenic versus natural sources of acidity in lakes and streams of central Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sc. 1984. Vol.41, № 11. P. 1664–1677.
- Lee J.M.* Biological effects of extremely low frequency electromagnetic fields (electric and magnetic fields as consideration in environmental studies of transmission lines) // DOE Hanford Life 18-th Symp. Wash., 1978. P. 55–63.
- Lorenzen C.J.* Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. Vol.12, № 2. P. 343–346.
- Lorenzen C.J., Jeffrey S.W.* Determination of chlorophyll in sea water // UNESCO Technical Papers in Marine Sciences. Paris, 1980. № 35. P. 3–20.
- Marchalonis J.J.* Immunity in evolution. Cambridge, 1977. 430 p.
- Marmorek D.R., Bernard D.P., Wedeles C.H.R., Sutherland G., Malanchuk J.A., Fallon W.E.* A protocol for determining lake acidification pathways // Water, Air and Soil Poll.1989. Vol.44, № 3/4. P. 235–256.
- Marriott R.A.* Effects of electric shocking on fertility of mature pink salmon // Progressive Fish-Culturist. 1973. Vol.35. P. 191–194.
- Maxfield G.H., Lander R.L., Liscom K.L.* Survival, growth, and fecundity of hatchery-reared rainbow trout after exposure to pulsating direct current // Trans. Amer. Fish. Soc. 1971. Vol.100. P. 546–552.
- McCleave J.D., Fried S.M., Towt A.K.* Daily movements of Shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum*, in a Maine estuary // Copeia. 1977. № 1. P. 149–157.
- McCrimmon H.R., Bidgood B.* Abnormal vertebrae in the rainbow trout with particular reference to electrofishing // Trans. Amer. Fish. Soc. 1965. Vol.94. P. 84–88.
- McMichael G.A.* Examination of electrofishing injury and short-term mortality in hatchery rainbow trout // Nort. Americ. J. Fisher. Managem. 1993. Vol.13. P. 229–233.
- McMichael G.A., Fritts A.L., Pearsons T. N.* Electrofishing injury to stream salmonids; Injury assessment at the sample, reach, and stream Scales // Nort. Americ. J. Fisher. Managem. 1998. Vol.18, № 4. P. 894–904.
- McLeod W. D., Brown D. W., Friedman A. J., Burrows D. G., Maynes O.* Standard Analytical Procedures of the NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) National Analytical Facility, 1985–1986: Extractable Toxic Organic Compounds, Second Edition. Seattle, WA: National Marine Fisheries Service and Northwest and Alaska Fisheries Center. 1983. 152 p.
- Mercury Study Report to Congress, 1997. Environmental Protection EPA–452/R–97–003 December 1997. 1885 p.
- Methods for organic analysis of municipal and industrial wastewaters. EPA 600/4–82–057. 1982. 67 p.
- Milbrink G.* Biological characterization of sediments by standartized tubificid bioassays // Hydrobiologia. 1987. Vol.155. P.267–275.
- Mineeva N.M.* Phytoplankton primary production in the Volga river reservoirs: effect of hydrological conditions and nutrients // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1998. Vol.83. P.455–462.
- Mineeva N.M., Litvinov A.S.* Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change. NATO ASI Series. Dordrect, Boston, London, 1998. P.159–183.

- Möller W.A.A., Scharf B.W. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // *Hydrobiologia*. 1986. Vol.143. P.327–329.
- Nishimura Y., Utsumi K. 4-chloro-4-biphenyl as a coupler and an inhibitor of mitochondrial oxidative phosphorylation // *Biochem. Pharmacol.* 1987. V.36, № 20. P. 3453–3457.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // *Reserch across boundaries*. Copenhagen, 2000. P.194.
- Paller M.H., Specht W.L. A multimetric index using macroinvertebrate data collected with artificial substrates // *J. Freshwater Ecol.* 1997. Vol.12, № 3. P. 367–378.
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ya. Present state of environment, biota, and fisheries of the Volga River // *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sc. 106. Canada. 1989. P. 504–514.
- Pedros-Alio C., Brock T. D. The importance of attachment to particles for planktonic bacteria // *Arch. Hydrobiol.* 1983. Vol. 98, № 3. P. 354–379.
- Percival E., Whitehead H. A quantitative study of the fauna of some types of stream beds // *J. Ecol.* № 17. P. 283–314.
- Poddubny A.G., Galat D.L. Habitat associations of Upper Volga river fishes: effects of reservoirs // *Regulated rivers: research & management*. 1995. Vol.11. P. 67–84.
- Pope K.O., Thornley S. Assessment of 1990 St. Clair River Benthic – macroinvertebrate communities relative to sediment quality // 37th Conf. Int. Assoc. Great Lakes Res. and Estuarine Res. Fed., Windsor, 1994. P.41–49.
- Porcella D.B. Mercury in the Environment: Biogeochemistry // *Mercury Pollution Integration and Synthesis* / Watras, C.J. and J.W.Huckabee (eds.). 1994. P. 3–19.
- Porter K.G., Feig Y. S. The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // *Limnol., Oceanogr.* 1980. Vol.25, № 5. P. 943–948/
- Pratt V.S. Fish mortality caused by electric shockers // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1955. Vol.84. P. 93–96.
- Quality Criteria for Water 1986. EPA 440/5-86-001.1986. 484 p.
- Rümmler F., Schreckenbach K., Pfeifer M. Auswirkungen der Elektrofischerei auf fische // *Fischer und Teichwirt*. 1998. Bd.49, H.3. S. 88–92.
- Radushkin, I.V., Moiseenko T.I., Kudryavtseva L.P. Changes in trace element speciation in Kola North Surface waters during snow melt // *Water, Air and Soil Pollution*. 1995. Vol.85. P.731–736.
- Raj K.S., Greenlee J.K., Rao P.N., Sherron D.A., Pashley D.N. Genetic effects of ultra high voltage transmission line electric fields // *Trends Elec. Util. Res.* New York, 1984. P.397–409.
- Rapin F., Tessier A., Campbell P.G.C., Carigan R. Potential artifacts in the determination of metal partitioning in Sediments by a sequential extraction procedure // *Environ. Sci. Technol.* 1986.Vol.20, №8. P. 836–840.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Thermal discharge from a nuclear power plant: predicted effects on Lake Erie fish // *Ohio J. Sci.* 1976. Vol.76, №1. P.39–45.
- Reynolds J.B., Kolz A.L. Electrofishing injury to large rainbow trout // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1988. Vol.8. P.516–518.
- Riedel D. Über eine Beeinflussung der Fischgeschlechtsproducte durch den elektrischen Strom unter besonderer Berücksichtigung der Elektrofischerei // *Zeitschr. f. Fischer*. 1954. Bd.3, H.1–3. S. 183–234.
- Riedel D. Über eine eventuelle beeinflussung der Fischnahrtiere durch den elektrischen Strom unter besonderer Berücksichtigung des elektrischen fischfanges mittels fließenden Gleichstroms // *Zetschr. für Fischer*. 1955. Bd.4, H.3/4. S.215–222.
- Rijkers G.T. Kinetics of humoral and cellular immune reactions in fish // *Dev.compar.immunol.* 1982. Suppl.2. P.160–175.
- Roach S.M. Influence of electrofishing on the mortality of arctic grayling eggs // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1999. Vol.19, № 4. P. 923–929.
- Rodhe W. Environmental requirements of fresh-water plankton algae // *Symb. Bot. Uppsala*. 1948. Vol.10. P. 1–140.
- Rommel S.A., McCleave J.D. Oceanic electric fields: peception by American eels? // *Science*. 1972. Vol.176, № 4040. P.1233–1235.
- Rommel S.A., McCleave J.D. Sensitivity of American eels (*Anguilla rostrata*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to weak electric and magnetic fields // *J. Fish. Res. Board Can.* 1973. Vol.30, № 5. P. 657–663.
- Ruggiero M.A., Merchant H.C. Water quality, substrate and distribution of macroinvertebrates in the Patuxent River, Maryland // *Hydrobiologia*. 1979. Vol.64, № 2. P. 183–189.
- Rugh J.R. Effect of certain electrical parameters and water resistivities on mortality of fingerling silver salmon // *Fish. Bull. Fish and Wildlife Serv. U.S. Dept. Inter.* 1962. Vol.62, № 208. P. 223–234.
- Ryther J.H., Yentsch C.S. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data // *Limnol. Oceanogr.* 1957. Vol.2, № 3. P. 281–286.
- Sanders B.E. Day versus night electrofishing catches from near-shore waters of the Ohio and Mushingum rivers // *Ohio. J. Sci.* 1992. Vol.92, № 3. P. 51–59.
- Schofield C., Trojnar J. Aluminum toxicity to fish in acidified waters // *Polluted rain*. Plenum Press. New York, USA. 1980. P.341–366.
- Schreck C.B., Whaley R.A., Bass M.L., Maughan O.E., Solazzi M. Physiological responses of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to electroshock // *J. Fish. Res. Board Can.* 1976. Vol.33. P. 76–84.
- SCOR – UNESCO Working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on oceanographic methodology*. Paris. UNESCO. 1966. P. 9–18.
- Sharber N.G. Mortality from high-voltage AC electrofishing // *Nort. Americ. J. Fisher. Managem.* 1986. Vol.6. P.134.

- Sharber N.G., Carothers S.W. Influence of electrofishing pulse shape on spinal injuries in adult rainbow trout // Nort. Americ. J. Fisher. Managem. 1988. Vol.8. P. 117–122.
- Sharber N.G., Carothers S.W. Influence of electric fishing pulse shape on spinal injuries in adult rainbow trout // Developments in Electric Fishing. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Scientific, 1990. P. 19–26.
- Siddall R., Robotham P.W.J., Gill R.A., Pavlov D. F. and G.M.Chuiko. Relationship Between Polycyclic Aromatic Hydrocarbon (PAH) Concentrations in Bottom Sediments and Liver Tissue of Bream (*Abramis brama*) in Rybinsk Reservoir, Russia. Chemosphere, 29, 7. 1994. P. 1467–1476.
- Sigareva L.E., Sharapova N.A., Bashkin V.N. Phytopigment indexes for assessment of water body state and loading at water ecosystems. Sedimentary pigments in reservoirs // The Calculation and Mapping of Critical Loads for Air Pollutants Relevant to the UN/ECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. Proc. 2nd Training Workshop. Moscow: POLTEX, 1999. P. 91–100.
- Skulberg O.M. Blue-green algae in Lake Myösa and other Norwegian Lakes // Progress in Water Technology. 1980. Vol.12, № 2. P. 121–141.
- Smith R.A. Air and Rain: the Beginings of Chemical Climatology. London, 1872. 600 p.
- Sorrell B.K., Boon P.J. Biogeochemistry of billabong Sediments. 2 inherent variability and effects of environmental contaminants // Seasonal variations in methane production // Freshwat. Biol. 1992. Vol.27, №3. P. 435–445.
- Teeter J.H., Szamier R.B., Bennett M.V.L. Ampullary electroreception in the sturgeon *Scaphirhynchus platyrhynchus* // J. Comp. Physiol. 1980. Vol.138, № 2. P. 213–223.
- The River Volga and Its Life / Ed. Ph.D. Mordukhai-Boltovskoi. The Hague-Boston-London: Dr. W.Junk Publishers, 1979. 473 pp. (Monographiae Biologicae, Vol. 33).
- The Stockholm Conference on Acidification of the Environment. Report from the expert meetings. 21-24 June 1982 // SCA/MC/3 - Stockholm, 1982. 178 p.
- Thurston R.V., Russo R.C., Fetterolf C.M., Jr., Edsall T.A., Barber Y.M., Jr. A review of EPA Red Book: Quality criteria for water // Water Quality Section American Fisheries Society, 1979.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands J. Ecol. 1994. Vol.28, № 1. P.117–133.
- United Nations Conference on the Human Environment: Air Pollution Across National Boundaries. The impact on the environment of sulfur in air and precipitation. Norstadt and Sons. Stockholm, 1972. 97 p.
- Van Es, Meyer-Reil L.A. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters // Appl. Environ. Microbiol. 1978. Vol.53, № 12.
- Verboost, P.M., Berntssen M.H.G., Krouglund F., Lydersen E., Witters H.E., Rosseland B.O., Salbu B., Wendelaarbonga S.E.. The toxic mixing zone of neutral and acidic river water: acute aluminium toxicity in Brown trout (*Salmo trutta* L.) // Water, Air and Soil Pollution. 1995. Vol.85, № 2. P. 341–346.
- Vinnikov Y.Y., Anokhin S. V., Kimstach V. A. Extract Purge and Trap as Method of Selective Concentration for Gas Chromatographic Analysis of the Environmental Samples. In: Proceedings of 4th USSR–Japan Joint Symposium on Analytical Chemistry. Moscow. 1988. P. 136–140.
- Vollenweider R.A. Das Nährstoffbelastungsconzept als Grundlage für den eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // Zeitschrift für Wasser und Abwasser Forschung. 1979. Bd.12, № 2. S. 46–56.
- Walker W.W., Cripe C.R. Biological and abiotic degradation of xenobiotic compounds in in vitro estuarine water and sediment // Water systems. Chemosphere. 1988. Vol.17, № 12. P. 225–2270.
- Wene G. The soil as an ecological factor in the abundance of aquatic chironomids larvae // Ohio J. Sci. № 40. P.131–199.
- Wiederholm T., Wiederholm A.M., Milbrink G. Bulk sediment bioassays with five species of freshwater oligochaetes // Water Air Soil Pollut. 1987. Vol.36, № 1–2. P. 131–154.
- Wildhaber M.Z., Schmitt C.J. Indices of benthic community tolerance in contaminated Great Lakes sediment contaminant concentrations sediment toxicity and the the sediment quality triad // Environ. Vjnit and assess. 1998. Vol.49, № 1. P.23–49.
- Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Treht River Board // Chemistry and Industry. 1964. Vol.11. P.443–447.
- Wright R., Dale T., Gjessing E., Hendrey G., Henriksen A., Johannesen M., Muniz I. Impact of acid precipitation on freshwater ecosystem in Norway. U.S. Forest Serv. Gen. Techn. Rep. NE-23. 1976. P. 459–476.
- Wu Y.F. A contribution of the biology of *Simulium* // Pap. Mich. Acad. Sci. № 13. P. 593–599.
- Yakovlev V.N., Slynko Yu.V. Expansion of Ponto-Caspian and White Sea-Baltic species of fishes in basin of Upper Volga // ASLO. Book of abstracts. Copenhagen. 2000. P.21.
- Zapata A. Lymphoid organs of teleost fish. II. Ultrastructure of renal lymphoid tissue of *Rutilus rutilus* and *Gobio gobio* // Dev. Comp. Imm. 1981. Vol.5. № 4. P. 685–690.
- Zajicek J.L., Tillutt D.E., Chuiko G.M., Stepanova V.M., Potts G.O. Contamination of the Rybinsk reservoir, Northwest Russia // Abstract Book of SETAC 18th Annual Meeting «Bridging the Global Environment: Technology, Communication and Education, 16-20 November 1997, San Francisco, CA». San Francisco, CA: SETAC. 1997. 247 p.

Приложение

Состав флоры и фауны Верхней Волги

ВОДОРΟΣЛИ

Обозначения: И – Ивановское водохранилище, У – Угличское водохранилище, Р – Рыбинское водохранилище, Г – Горьковское водохранилище. ? – виды с неясным систематическим положением. **Местообитание:** П – планктонный, О – обитатель обрастаний, Б – бентосный, Л – литоральный, Э – эпибионтный. **Распространение:** к – космополитный, а – альпийский, с-а – северо-альпийский, б – бореальный, ст – субтропический, = – вид малоизученный в биогеографическом отношении. **Галобность:** Мг – мезогалоб, Ог – олигогалоб, Гб – галофоб, И – индифферент, Гл – галофил. **Отношение к pH:** Ал – алкалофил + алкалобионт, Ин – индифферент, Ац – ацидофил + ацидобионт. **Сапробность:** х – ксеносапробный, о – олигосапробный, м – мезосапробный, β – β-мезосапробный, α – α-мезосапробный, ρ – полисапробный.

Таксоны	Водохранилища				Эколого-географические характеристики				
	И	У	Р	Г	Местообитание	Распространение	Галобность	Отношение к pH	Сапробность
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

СYANOPHYTA

Chroococcales

Aphanothece clathrata W. et G.S. West f. clathrata	+	+	+	+	П	к	И	–	β
A. clathrata f. brevis (Bachm.) Elenk.	+	+	+	+	П	б	И	–	–
A. elabens (Breb.) Elenk.	–	–	+	+	П	к	Гл	–	–
A. globosa Elenk.	–	–	–	+	П	=	–	–	–
A. microscopica Näg.	–	–	+	–	П	с-а	Гб	–	–
A. saxicola Nag. f. saxicola	–	–	+	+	Л	с-а	И	–	–
A. saxicola f. endophytica (W. et G. West) Elenk.	–	–	+	+	Э	к	И	–	–
A. saxicola f. minutissima (W. West.) Elenk.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
A. saxicola f. nidulans (P. Richt.) Elenk.	–	–	–	+	Э	к	И	–	–
A. stagnina (Spreng.) B. - Peters. et Geitl.	+	–	+	+	П	к	И	Ин	о-β
Coelosphaerium kuetzingianum Näg. f. kuetzingianum	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
C. kuetzingianum f. aerugineum (Lemm.) Elenk. et Woronich.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
C. natans Lemm.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
C. minutissimum Lemm.	–	–	+	–	П	к	Гл	–	–
C. pusillum van Goor	–	–	+	–	П	к	И	–	–
Dactylococcopsis acicularis Lemm.	+	–	+	+	П	к	Гб	–	о-β
D. elenkinii Roll	–	–	–	+	П	к	–	–	–
D. irregularis G.M. Smith	+	–	+	–	П	к	И	–	β
D. raphidioides Hansg. f. raphidioides	–	–	+	+	П	б	Гл	–	о
D. raphidioides f. falciformis Printz	–	–	+	+	П	=	Гл	–	–
D. scenedesmoides Nyg.	–	–	–	+	П	б	–	–	–
D. smithii R. et F. Chod.	–	–	–	+	П	=	–	–	о
Eucapsis alpina Clem. et Shantz f. alpina	–	–	+	+	П	а	И	Ин	–
E. alpina f. major V. Poljansk.	–	–	+	–	П	б	И	–	–
E. minor (Skuja) Hollerb.	–	–	+	–	П	б	И	–	–
Gloeocapsa cohaerens (Breb.) Hollerb.	–	+	+	–	О	к	Ог	Ин	–
G. crepidium Thur.	–	–	–	+	Б	к	И	–	–
G. limnetica (Lemm.) Hollerb. f. limnetica	+	+	+	+	П	к	И	–	о
G. limnetica f. distans (G.M. Smith) Hollerb.	+	–	+	–	П	а	И	–	–
G. minima (Keissl.) Hollerb.	+	+	+	+	П	к	Гл	–	–
G. minima f. smithii Hollerb.	+	–	–	–	Б	=	Гл	–	–
G. minor (Kütz.) Hollerb. f. minor	+	+	+	+	П	к	Гл	–	–
G. minor f. dispersa (Keissl.) Hollerb.	–	+	+	–	П	к	Гл	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb. <i>F. minuta</i>	+	–	+	+	П	к	Гл	–	о
<i>G. minuta</i> f. <i>consociato</i> – <i>dispersa</i> (Elenk.) Hollerb.	–	–	+	–	П	б	И	–	–
<i>G. punctata</i> Näg. et Hollerb.	–	–	+	–	О	к	Гл	–	–
<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb. <i>F. turgida</i>	+	–	+	+	Л	к	Гл	–	о
<i>G. turgida</i> f. <i>mipitanensis</i> (Wolosz.) Hollerb.	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>G. turgida</i> f. <i>quaternaria</i> (Zalessky) Hollerb.	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>G. turgida</i> f. <i>subnuda</i> (Hansg.) Hollerb.	–	–	+	–	Л	к	Гб	Ин	–
<i>G. vacuolata</i> (Skuja) Hollerb.	–	–	+	–	Л	б	И	–	–
<i>Gloeotheca</i> sp.	–	–	+	–					
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz. <i>F. aponina</i>	+	–	+	+	П	к	Гл	–	β
<i>G. aponina</i> f. <i>delicatula</i> (Vir.) Elenk.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>G. aponina</i> f. <i>multiplex</i> (Nyg.) Elenk.	–	–	–	+	П	к	И	Ин	–
<i>G. lacustris</i> Chod. <i>F. lacustris</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>G. lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk.	+	–	+	+	П	с-а	И	–	β
<i>G. naegeliana</i> (Ung.) Lemm.	+	+	+	+	П	б	И	Ал	β
<i>G. rosea</i> (Snow) Lemm.	+	–	+	+	П	б	И	–	о-β
<i>Holopedia geminata</i> Lagerh.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>H. irregularis</i> Lagerh.	–	+	–	–	П	к	Гл	–	–
<i>Merismopedia elegans</i> A. Br.	–	–	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>M. glauca</i> (Ehr.) Näg.	–	–	+	+	Л	к	И	Ин	β
<i>M. major</i> (Smith) Geitl.	–	–	–	+	П	к	И	–	β-о
<i>M. marssonii</i> Lemm.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>M. minima</i> G. Beck	+	+	+	+	О- П	к	Ог	Ал	–
<i>M. punctata</i> Meyen	+	–	+	+	П	к	И	Ин	β
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	β-α
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk.	+	+	+	+	П	к	Ог	Ал	β
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>flos-aquae</i> (Witr.) Elenk.	–	–	–	+	П	к	–	–	–
<i>M. delicatissima</i> W. et G.S. West	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>M. elachista</i> W. et G.S. West f. <i>elachista</i>	–	–	+	–	П	б	И	–	–
<i>M. elachista</i> f. <i>conferta</i> W. et G.S. West	+	–	+	–	П	б	И	–	–
<i>M. endophytica</i> (G.M. Smith.) Elenk.	–	–	+	+	Э	к	И	–	–
<i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i>	+	+	+	+	Л	к	Ог	Ал	о-β
<i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk.	+	–	+	–	П	к	Гл	–	–
<i>M. grevillei</i> f. <i>rivularis</i> (Hass.) Elenk.	–	–	+	–	П	к	Гл	–	–
<i>M. holsatica</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	Ог	–	–
<i>M. incerta</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>M. marginata</i> (Menegh.) Kütz.	–	–	+	–	П	к	Гл	–	–
<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>M. viridis</i> (A. Br.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>M. wesenbergii</i> Kom.	+	+	+	+	П	к	Ог	Ал	β
<i>Pediochloris parallela</i> (Szaf.) Geitl.	–	–	+	–	О	=	–	–	–
<i>Pseudoholopedia convoluta</i> (Breb.) Elenk.	–	–	+	–	П	б	Гл	–	β-а
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Laut. emend. Hollerb. f. <i>lineare</i>	–	–	–	+	П	к	Ог	–	β
<i>R. lineare</i> f. <i>spirale</i> (Wolosz.) Hollerb.	–	–	+	+	П	ст	Ог	–	β
<i>Rhabdoderma</i> sp.	–	–	+	–					
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.	–	–	–	+	Л	к	И	–	–
<i>S. crassa</i> Woronich.	–	–	+	–	П	б	И	Ал	–
<i>S. endobiotica</i> Elenk. et Hollerb.	–	–	+	–	Э	б	И	–	–
Nostocales									
<i>Anabaena affinis</i> Lemm.	+	+	–	+	П	к	И	–	β
<i>A. augstumalis</i> Schmidle f. <i>incrassata</i> (Nyg.) Elenk.	–	–	+	–	П	б	И	–	β
<i>A. circinalis</i> (Kütz.) Hansg.	–	–	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>A. contorta</i> Bachm.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb. f. <i>flos-aquae</i>	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>aptecariana</i> Elenk.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>intermedia</i> (Woronich.) Elenk.	–	–	+	–	П	к	И	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>jacutica</i> (Kissel.) Elenk.	—	—	—	+	П	б	—	—	—
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>spiroides</i> (Woronoch.) Elenk.	+	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr. f. <i>hassalii</i>	+	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. hassalii</i> f. <i>macrospora</i> (Wittr.) Elenk.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. hassalii</i> f. <i>minor</i> V. Poljansk	—	—	+	—	П	б	И	—	—
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>A. macrospora</i> Kleb.	—	—	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>A. oscillarioides</i> Bory	—	—	+	—	Л	к	И	—	β
<i>A. planctonica</i> Brunnth.	—	—	+	+	П	к	И	—	β-α
<i>A. scheremetievi</i> Elenk. f. <i>scheremetievi</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>macrosporoides</i> (Troitzk.) Elenk.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>ovalispora</i> Elenk.	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>ovospora</i> (Kissel.) Elenk.	—	—	+	—	П	б	Гл	—	—
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>rotundospora</i> Elenk.	+	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. solitaria</i> Kleb.	+	—	+	+		Б	И	—	β
<i>A. spiroides</i> Kleb. f. <i>spiroides</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>A. spiroides</i> f. <i>contracta</i> (Kleb.) Elenk.	+	—	+	+	П	б	И	—	—
<i>A. spiroides</i> f. <i>crassa</i> (Lemm.) Elenk.	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>A. spiroides</i> f. <i>meyeriana</i> (Meyer) Elenk.	+	—	+	+	П	б	И		—
<i>A. spiroides</i> f. <i>ucrainica</i> (Schkorb.) Elenk.	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>A. spiroides</i> f. <i>woronichiniana</i> Elenk.	—	—	+	+	П	б	И	—	—
<i>A. variabilis</i> Kütz.	+	—	+	—	Л	к	И	—	β
<i>Anabaena</i> sp. sp.	—	+	—	—					
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs f. <i>flos-aquae</i>	+	+	+	+	П	к	Ог	—	β
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>gracile</i> (Lemm.) Elenk.	—	—	+	—	П	к	Гл	—	—
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>klebahnii</i> Elenk.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. issatschenkoi</i> (Ussaczew) Pr. - Lawr.	+	+	+	+	П	к	Ог	—	о-β
<i>Cylindrospermum stagnale</i> (Kütz.) Born. et Flah.	—	—	+	—	Л	к	И	—	β-α
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J.S. Smith) P. Richt.	+	—	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>G. natans</i> (Hedw.) Rabenh.	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	β
<i>Nodularia spumigena</i> Mert.	—	—	+	—	П	к	Гл	—	β
<i>Nostoc kihlmani</i> Lemm.	—	—	—	+	П	—	—	—	о-β
<i>Sphaeronostoc kihlmani</i> (Lemm.) Elenk.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>S. coeruleum</i> (Lyngb.) Elenk.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>Stratonostoc linckia</i> (Roth) Elenk. f. <i>rivulare</i> (Kütz.) Elenk.	+	—	+	—	Л	к	И	—	—

Oscillatoriales

<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i> (Kütz.) Gom.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>L. aestuarii</i> (Mert.) Liebm.	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	—
<i>L. bipunctata</i> Lemm.	—	—	—	+	П	к	Гл	Ал	—
<i>L. contorta</i> Lemm.	+	—	—	+	П	к	Гл	—	—
<i>L. endophytica</i> Elenk. et Hollerb.	—	—	+	+	Э	к	И	—	—
<i>L. hieronymusii</i> Lemm.	+	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>L. kuetzingii</i> (Kütz.) Schmidle f. <i>ucrainica</i> (Schirsch.) Elenk.	+	—	—	—	Б	к	И	—	—
<i>L. limnetica</i> Lemm.	+	—	+	+	П	к	Ог	Ил	β-α
<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom. f. <i>agardhii</i>	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>O. agardhii</i> f. <i>aequicrassa</i> Elenk.	+	—	+	—	П	=	Ог	—	—
<i>O. agardhii</i> f. <i>lemmermannii</i> Elenk.	—	—	+	—	П	б	И	—	—
<i>O. agardhii</i> f. <i>wislouchii</i> Elenk.	—	—	+	—	П	=	Ог	—	—
<i>O. amoena</i> (Kütz.) Gom.	—	—	—	+	Б	к	—	—	о
<i>O. amphibia</i> Ag. f. <i>tenuis</i> (Anissim.) Elenk.	+	—	—	—	Л	=	Гл	—	—
<i>O. brevis</i> (Kütz.) Gom.	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	α
<i>O. chalybea</i> (Mert.) Gom. f. <i>chalybea</i>	—	—	+	+	Л	к	Гл	—	α
<i>O. chalybea</i> f. <i>conoidea</i> V. Poljansk.	—	—	+	—	Л	Б	Гл	—	—
<i>O. geitleri</i> Kissel.	—	—	—	+	П	—	Гл	—	—
<i>O. geminata</i> (Menegh.) Gom.	—	—	—	+	П	к	Ог	Ил	—
<i>O. granulata</i> Gardner	—	—	+	—	П	б	И	—	—
<i>O. ingrica</i> Woronich.	—	—	+	—	П	б	И	—	—

<i>O. irrigua</i> (Kütz.) Gom.	–	–	–	+	Б	к	И	–	–
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>O. lacustris</i> (Kleb.) Geitl.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>O. lauterbornii</i> Schmidle	–	–	+	–	Л	к	И	–	ρ
<i>O. limnetica</i> Lemm. f. <i>limnetica</i>	+	+	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>O. limnetica</i> f. <i>acicularis</i> (Nyg.) V. Poljansk.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>O. limnetica</i> f. <i>brevis</i> Nyg.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>O. limosa</i> Ag.	+	+	+	+	Л	к	Гл	Ал	α
<i>O. mougeotii</i> (Kütz.) Forti f. <i>mougeotii</i>	+	–	+	–	Л	к	И	–	о-β
<i>O. mougeotii</i> f. <i>major</i> Elenk.	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>O. nitida</i> Schkorb.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>O. planctonica</i> Wolosz.	+	+	–	–	П	к	И	–	–
<i>O. princeps</i> Vauch.	–	–	+	–	Л	к	И	–	α
<i>O. redekei</i> van Goor	+	–	+	+	П	к	И	–	β
<i>O. sancta</i> (Kütz.) Gom.	–	–	+	–	Л	к	Гл	–	α
<i>O. setigera</i> Aptek.	+	+	+	–	П	=	И	–	–
<i>O. simplicissima</i> Gom.	+	–	–	–	Л	к	И	–	о
<i>O. tenuis</i> Ag.	+	+	+	+	Л	к	Ог	–	α
<i>O. terebriiformis</i> (Ag.) Elenk.	–	–	+	–	Л	к	Гл	–	α
<i>Oscillatoria</i> sp. sp.	–	+	+	–					
<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom.	–	–	–	+	Б	к	–	–	β-α
<i>P. foveolarum</i> (Mont.) Gom.	–	–	+	+	П	к	Ог	–	α
<i>P. fragile</i> (Menegh.) Gom.	+	+	+	–	П	к	Ог	–	о
<i>P. frigidum</i> F.E. Fritsch.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>P. molle</i> (Kütz.) Gom.	+	–	+	+	Л	к	И	–	β
<i>P. mucicola</i> Hub. - Pest. et Naum.	+	+	+	+	Э	к	И	–	о-β
<i>P. tenue</i> (Menegh.) Gom.	–	–	+	+	Л	к	И	–	о-α
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb.	–	–	+	–	Л	к	–	–	α
<i>P. galeata</i> Bocher f. <i>galeata</i>	+	–	+	+	Л	=	Ог	–	β-α
<i>P. galeata</i> f. <i>tenuis</i> (Böcher.) V. Poljansk.	–	–	+	–	Л	=	Гл	–	–
<i>Romeria chlorina</i> Böcher	–	–	+	–	Б	=	И	–	–
<i>R. elegans</i> (Wolosz.) Koczw.	–	–	–	+	П	к	И	–	о-β
<i>Spirulina jenneri</i> (Hass.) Kütz.	–	–	–	+	П	к	–	–	ρ-α

CHRYSTOPHYTA

Chromulinales

<i>Chromulina echinocystis</i> Conr.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. flavicans</i> (Ehr.) Butschli	–	–	+	–	Л	к	Гл	–	–
<i>C. freiburgensis</i> Dofl.	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
<i>C. ovalis</i> Klebs	–	–	+	–	Л	к	И	–	о-β
<i>C. pascheri</i> Hofen.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. rosanofii</i> (Woronin) Butschli	–	–	+	–	Л	к	Гб	–	о-β
<i>C. tenera</i> Matv.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Chrysamoeba radians</i> Klebs	–	–	–	+	П	–	–	–	о
<i>Chrysococcus biporus</i> Skuja	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>C. bisetus</i> (Schill.) Conr.	–	–	–	+	П	к	–	–	–
<i>C. cordiformis</i> Naumann	–	–	+	–	П	к	И	Ин	о-β
<i>C. klebsianus</i> Pasch.	–	–	+	–	П	=	Ог	–	о-β
<i>C. punctiformis</i> Pasch.	+	–	+	–	П	=	И	Ин	о-β
<i>C. rufescens</i> Klebs var. <i>rufescens</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>C. rufescens</i> var. <i>compressa</i> Skuja		–	+	–	П	=	И	–	–
<i>C. triporus</i> Matvienko	+	–	+	–	П	=	И	Ин	о-β
<i>Chrysococcus</i> sp.	–	+	–	–					
<i>Kephyrion boreale</i> Skuja	–	–	+	–	П	б	И	–	о
<i>K. campanulaeforme</i> Khmel.	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
<i>K. densatum</i> (Schmid) Bourrelly	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
<i>K. francevi</i> Guseva	–	–	+	–	Л	=	И	–	–
<i>K. inconstans</i> (Schmid) Bourr.	–	–	+	+	Л	б	И	–	β
<i>K. laticollis</i> (Conrad) Bourelly	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–

K. mastigophorum Schmid	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	о-β
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
K. moniliferum (Schmid) Bourelly	+	–	+	–	Л	=	Ог	–	о-β
K. mosquense Guseva	–	–	+	–	Л	=	И	–	–
K. rubri - claustrii Conrad	+	–	+	+	Л	б	И	–	о
K. schmidii (Schmid) Bourr.	+	–	+	–	Л	=	И	–	–
K. spirale (Lack.) Contr.	+	–	+	–	Л	=	И	–	β
Ochromonadales									
Chrysosphaerella coronacircumspina Wiek et Kristiansen	–	–	+	–	П	к	И	Ин	–
C. brevispina Korsch.	–	–	+	–	Л	=	И	Ац	–
C. longispina Laut.	–	–	+	+	П	к	И	Ац	о-β
C. multispina Bradley	–	–	+	–	Л	–	И	–	–
C. triangulata Balonov	–	–	+	–	П	=	–	–	–
Dinobryon acuminatum Ruttn.	–	–	–	+	Л	–	И	–	–
D. bavaricum Imhof var. bavaricum	+	–	+	+	П	б	И	–	о
D. bavaricum var. medium (Lemm.) Krieg.	–	–	+	–	П	б	И	–	–
D. cylindricum Imhof. var. cylindricum	–	–	+	+	П	к	И	–	о-β
D. cylindricum var. alpinum (Imhof.) Bachm.	–	–	+	–	П	с-а	Гб	–	–
D. cylindricum var. palustre Lemm.	–	–	–	+	Л	–	–	–	–
D. divergens Imhof var. divergens	+	+	+	+	П	к	И	–	β
D. divergens var. angulatum (Seligo) Brunnth.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
D. divergens var. schauinslandii (Lemm.) Brunnth.	–	–	+	+	П	=	И	Ин	–
D. korschikovii Matv.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
D. korschikovii f. glabra (Korsch.) Matv.	+	–	–	–	Л	=	Ог	–	–
D. pediforme (Lemm.) Steinecke	–	–	+	–	П	б	И	–	β
D. sertularia Ehr.	+	–	+	+	П	к	И	–	β
D. sociale Ehr. var. sociale	+	–	+	+	П	к	И	–	о
D. sociale var. americanum (Brunnth.) Bachm.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
D. sociale var. stipitatum (Stein) Lemm.	–	–	+	+	П	к	И	–	о
D. spirale Iwan.	–	–	+	–	Л	к	И	–	о
D. suecicum Lemm.	–	–	+	–	П	с-а	И	–	о
Epipyxis ramosa (Laut.) Hill. et Asmund	–	–	+	–	Б	к	И	–	–
Microglena pinctifera (Müller) Ehr.	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
Mallomonas acaroides Perty var. acaroides	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
M. acaroides var. echinospora (Nygaard) Fott	–	–	+	–	П	–	–	–	–
M. acaroides var. inermis Fott	–	–	+	–	П	–	–	–	–
M. acaroides var. striatula Asmund	–	–	+	–	П	–	–	–	–
M. akrokomos Ruttn.	+	+	+	+	П	к	И	Ац	о
M. allantoides Harris	–	–	+	–	П	–	–	–	–
M. annulata Harris	+	–	+	–	П	–	–	–	–
M. bolochonzewii Woronich.	–	–	+	–	П	=	Ог	–	–
M. caudata Iwanoff em. Krieg.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	–
M. coronata Boloch. var. coronata	–	–	+	+	П	с-а	И	–	–
M. coronata var. pulchella I. Kiss.	–	–	+	–	П	б	И	–	–
M. coronifera Matv.	–	–	+	–	П	=	Гб	–	о-β
M. crassisquama (Asmund) Fott	–	–	+	–	П	к	–	Ац	–
M. cratis Harris et Bradley	–	–	+	–	П	–	Гл	–	–
M. dentata Contr.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
M. denticulata Matv.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
M. dubia (Seligo) Lemm.	–	–	+	–	П	б	Ог	–	–
M. elegans Lemm.	–	–	+	–	П	к	И	–	о-β
M. eoa Takah.	+	–	+	–	П	–	–	–	–
M. fastigata Zach. var. fastigata	+	–	+	+	П	к	И	–	о
M. fastigata var. macrolepis Contr.	–	–	+	–	П	б	Гб	–	–
M. heterospina Lund.	–	–	+	–	П	–	–	Ац	–
M. insignis Penard	–	–	+	–	П	–	Гб	–	о
M. longiseta Lemm.	–	–	+	–	П	=	Гб	–	о
M. monograptus Harris et Bradley	–	–	+	–	П	–	–	–	–
M. multiunca Asmund	–	–	+	–	Л	–	–	–	–
M. papillosa Harris et Bradley	–	–	+	–	П	–	–	Ац	–

M. producta Iwan.	–	–	+	+	Π	κ	И	–	–
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
M. pumilio Harris	+	–	+	–	Л	–	–	–	–
M. punctifera Korsch.	+	–	+	–	Л	б	Гб	Ац	–
M. radiata Conrad	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
M. striata Asmund var. striata	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
M. striata var. serrata Harris et Bradley	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
M. teilingii Conr.	–	–	+	–	Π	=	Ог	–	–
M. tenuis Conr.	–	–	–	+	Π	–	–	–	–
M. tonsurata Teil. em. Krieg. var. tonsurata	+	+	+	+	Π	κ	И	Ал	β
M. tonsurata var. alpina (Pasch. et Rutt.) Krieg.	+	–	+	+	Π	б	И	–	–
M. zellensis Fott	–	–	–	–	Π	–	–	–	–
Mallomonopsis elliptica Matvienko	–	–	+	–	Π	–	–	–	о
M. paxillata Bradley	–	–	+	–	Л	–	–	–	–
Ochromonas neustica Skuja	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
Paraphysomonas vestita (Stokes) Saed.	–	–	–	+	Π	–	–	–	–
Pseudokephyrion entzii Conr.	–	–	+	–	Π	=	Ог	–	о-β
P. minutissimum Conr.	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
P. pilidium Schill.	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
P. schilleri (Schiller) Conrad	+	–	+	+	Л	=	Ог	–	–
M. striata Asmund	+	–	–	–	Π	–	–	–	–
M. teilingii Conr.	+	–	–	–	Π	=	Ог	–	–
Spiniferomonas abei Takahashi	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. trioralis Takahashi	–	–	+	–	Π	–	–	Ац	–
Synura adamsii G.M. Smith	–	–	+	–	Π	=	Гл	–	–
S. biseriata Balonov	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. curtispina (Pet. et Hans.) Asmund	–	–	+	–	Π	–	–	Ал	–
S. echinulata Korsch. var. echinulata f. echinulata	–	–	+	–	Π	=	И	Ац	о-β
S. echinulata var. multidentata Balonov et Kuzmin	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. echinulata f. leptorhabda Asmund	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. glabra (Korsch.) Huber - Pest.	–	–	+	–	Л	=	И	–	–
S. lapponica Skuja	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. petersenii Korsch. f. petersenii	+	+	+	+	Л	=	И	Ац	β
S. petersenii f. kufferathii Pet. et Han.	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. petersenii f. prae fracta Asmund	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. sphagnicola Korsch.	+	–	+	+	Π	–	–	Ац	о
S. spinosa Korsch. var. spinosa f. spinosa	+	+	+	–	Π	=	И	Ац	–
S. spinosa var. longispina Petersen et Hansen	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. spinosa f. hygaardii Petersen et Hansen	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. splendida Korsch.	–	–	+	+	Π	=	И	–	–
S. punctulosa Balonov	–	–	+	–	Π	–	–	–	–
S. uvella Ehr. em. Korsch.	+	–	+	+	Π	κ	И	Ац	β
Uroglena americana Calk.	+	–	+	+	Л	κ	Ог	–	о-β
U. apiculata Reverd.	–	–	+	–	Π	=	Ог	–	–
U. conradii Schill.	–	–	–	+	Π	–	–	–	–
U. europaea (Pasch.) Conr.	–	–	–	+	Π	–	–	–	о-β
U. gracilis (Korsch.) Bourr.	–	–	–	+	Π	–	–	–	–
U. proxima Korsch. et Matv.	–	–	–	+	Π	–	–	–	–
U. volvox Ehr.	+	–	+	–	Л	б	Ог	–	β

Stylcoccales

Bitrichia chodatii (Reverdin) Chodat	+	–	+	–	Π	б	И	–	о
B. ochridana (Fott) Bourelly	+	–	–	–	Π	=	–	–	–

BACILLARIOPHYTA

Thalassiosirales

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	+	+	+	+	Π	б	И	Ал	β
Cyclotella atomus Hust.	+	+	+	+	Π	κ	Гл	Ал	α
C. catenata Brun.	–	–	–	+	Π	с-а	–	–	о
C. comensis Grun.	–	–	–	+	Π	с-а	–	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. cyclopuncta</i> Håk. et Carter	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>C. distinguenda</i> Hust.	+	—	+	+	Л	к	И	Ал	о
<i>C. estonica</i> Laugaste et Genkal	—	—	+	—	П	—	—	—	—
<i>C. glomerata</i> Bachm.	—	—	—	+	П	с-а	—	—	о
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	+	+	+	+	П	к	Гл	Ал	α
<i>C. ocellata</i> Pant.	—	—	—	+	П	б	И	—	о-β
<i>C. planctonica</i> Brunnth.	—	—	—	+	П	с-а	—	—	—
<i>C. pseudostelligera</i> Hust.	+	—	+	—	П	к	И	Ин	β
<i>C. radiosa</i> (Grun.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	Гл	Ал	о-β
<i>C. stelligera</i> Cl. et Grun.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>Sceletonema potamos</i> (Weber) Hasle	+	+	+	+	П	к	Мг	Ал	β
<i>S. subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge	+	+	+	+	П	=	Гл	—	—
<i>Stephanodiscus agassizensis</i> Håk. et Kling	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>S. alpinus</i> Hust.	+	—	—	—	П	=	Ог	—	—
<i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	+	+	+	+	П	Б	И	—	β
<i>S. delicatus</i> Genkal	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>S. hantzschii</i> Grun.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	α-ρ
<i>S. invisitatus</i> Hohn et Hellerman	+	+	+	+	П	к	И	Ал	—
<i>S. makarovae</i> Genkal	+	+	+	+	П	—	—	—	—
<i>S. minutulus</i> (Kütz.) Cleve et Möller	+	+	+	+	П	б	И	Ал	α
<i>S. triporus</i> Genkal et Kuzmin var. <i>triporus</i>	+	+	+	+	П	—	—	—	—
<i>S. triporus</i> var. <i>volgensis</i> Genkal	+	+	+	+	П	—	—	—	—
<i>S. volgensis</i> Genkal et Korneva sp. nov.	+	—	—	—	П	—	—	—	—
<i>Thalassiosira bramaputrae</i> (Ehr.) Håk. et Locker	—	—	+	+	П	к	Гл	Ал	β
<i>T. guillardii</i> Hasle	—	+	+	+	П	—	—	—	—
<i>T. incerta</i> Makar.	—	+	—	+	П	к	Гл	Ал	α
<i>T. pseudonana</i> Hasle et Heimdal	—	+	+	+	П	—	И	Ал	α
<i>T. weissflogii</i> (Grun.) Fryxell et Hasle	+	—	+	—	П	—	Гл	Ал	α
Melosirales									
<i>Aulacosira ambigua</i> (Grun.) Sim.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>A. granulata</i> (Ehr.) Sim.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>A. islandica</i> (O. Müll.) Sim.	+	+	+	+	П	с-а	И	Ин	о-β
<i>A. lirata</i> (Ehr.) Ross	—	—	—	+	П	с-а	И	—	—
<i>A. subarctica</i> (O. Müll.) Haworth	+	+	+	+	П	с-а	И	Ал	—
<i>Melosira cataractarum</i> (Hust.) Sim.	—	—	—	+	Л	—	—	—	—
<i>M. moniliformis</i> (O. Müll.) Ag.	—	—	—	+	П	к	Мг	—	—
<i>M. varians</i> Ag.	+	+	+	+	П	к	Гл	Ал	β
Coscinodiscales									
<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg.) Hust.	+	—	+	+	П	=	Гл	Ал	α
Biddulphiales									
<i>Acanthoceras zachariasii</i> (Brun) Sim.	—	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>Rhizosolenia eriensis</i> H. Sm.	—	+	+	+	П	к	И	Ин	—
<i>R. longiseta</i> Zachar.	—	—	+	+	П	с-а	И	Ал	о
Araphales									
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>Diatoma anceps</i> (Ehr.) Kirch.	—	—	+	—	Л	с-а	Гб	—	о
<i>D. hyemalis</i> (Roth) Heiberg	+	+	+	+	О	с-а	И	Ал	с
<i>D. moniliformis</i> Kütz.	—	—	—	+	Л	—	Гл	Ин	—
<i>D. tenuis</i> Agardh.	+	+	+	+	П	б	Гл	Ал	о-β
<i>D. vulgaris</i> Bory var. <i>vulgaris</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>D. vulgaris</i> var. <i>brevis</i> Grun.	+	—	+	—	О	к	И	Ал	β
<i>D. vulgaris</i> var. <i>linearis</i> Grun. in V. H.	—	—	+	—	Б	к	И	Ал	β
<i>D. vulgaris</i> var. <i>ovalis</i> (Fricke) Hust.	+	—	+	+	О	к	И	Ал	—
<i>D. vulgaris</i> var. <i>producta</i> Grun.	—	—	+	+	О	б	И	Ал	β
<i>Fragilaria arcus</i> (Ehr.) Cleve var. <i>arcus</i>	+	+	+	—	Б	а	И	Ал	β

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>F. arcus</i> var. <i>recta</i> Cleve	—	—	+	—	О	с-а	Гб	—	—
<i>F. berolinensis</i> (Lemm.) Lange - Bert.	+	—	+	—	П	к	И	Ал	β
<i>F. bicapitata</i> A. Mayer.	—	—	+	—	Л	к	Гб	Ал	о-β
<i>F. bidens</i> Heib.	—	+	—	+	Л	к	—	—	—
<i>F. brevistriata</i> Grun.	—	+	+	+	Л	к	И	Ал	о
<i>F. capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>F. capucina</i> var. <i>gracilis</i> (Oestr.) Hust.	—	—	—	+	П	—	И	Ил	о
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> (Rabenh.) Rabenh.	+	—	+	+	П	к	И	Ал	—
<i>F. capucina</i> var. <i>rumpens</i> (Kütz.) Lange - Bert.	+	+	+	+	Л	к	И	Ил	о-β
<i>F. capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> (Kütz.) Lange - Bert.	+	—	+	+	О	к	Гб	Ал	β-β
<i>F. constricta</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	б	И	Ал	о
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun. f. <i>construens</i>	+	—	+	+	Л	к	И	Ал	о-β
<i>F. construens</i> f. <i>binodis</i> (Ehr.) Hust.	+	+	+	+	О	к	И	Ал	о
<i>F. construens</i> f. <i>exigua</i> (W. Sm.) Hust.	—	—	—	+	Л	к	И	Ал	—
<i>F. construens</i> f. <i>subsalina</i> (Hust.) Hust.	+	—	—	—	Б	б	Гл	—	—
<i>F. construens</i> f. <i>venter</i> (Ehr.) Hust.	+	—	+	+	О	к	И	Ал	β
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	+	+	+	П	к	Гл	Ал	о-β
<i>F. dilatata</i> (Breb.) Lange - Bert.	—	—	+	—	Л	к	И	Ал	о
<i>F. elliptica</i> Schumann	+	—	—	—	П	к	Ог	—	—
<i>F. famelica</i> (Kütz.) Lange - Bert.	—	—	—	+	Л	к	Гл	Ал	—
<i>F. gracilis</i> (Oestr.) Hust.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>F. fasciculata</i> (C. Agardh) Lange - Bert.	—	—	+	—	Л	к	Мг	—	β-α
<i>F. heidenii</i> Oestrup	—	—	+	—	Л	б	И	—	—
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust. var. <i>leptostauron</i>	+	—	+	—	Л	б	Гб	Ал	о
<i>F. leptostauron</i> var. <i>dubia</i> Drun.	+	—	—	—	Л	к	И	Ал	—
<i>F. nitzschoides</i> Grun.	—	—	—	+	Л	б	Гб	—	—
<i>F. parasitica</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>parasitica</i>	+	—	+	—	Э	к	И	Ал	β
<i>F. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	+	+	+	—	Э	к	И	Ал	β
<i>F. pinnata</i> Ehr.	+	+	+	+	Л	к	Гл	Ал	β
<i>F. uequalis</i> Heib.	+	—	—	—	П	—	—	—	—
<i>F. utermoehlii</i> (Hust.) Lange - Bert.	—	—	+	—	П	=	Ог	—	—
<i>F. virescens</i> Ralfs var. <i>virescens</i>	+	—	+	+	Л	а	И	Ил	о
<i>F. virescens</i> var. <i>capitata</i> Oestr. ?	—	+	—	—	Л	=	—	—	—
<i>F. virescens</i> var. <i>mesolepta</i> Schönf.	—	—	—	+	О	б	И	—	—
<i>Meridion circulare</i> (Greville) Ag. var. <i>circulare</i>	+	+	+	+	Л	к	Гб	Ал	с
<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V. H.	+	—	+	—	Л	к	Гб	Ал	β
<i>Opephora olsenii</i> Möller	—	—	—	+	Л	к	Гл	Ал	—
<i>Synedra acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> Kütz.	—	—	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>S. berolinensis</i> Lemm.	—	—	—	+	П	к	И	—	β
<i>S. cyclopum</i> Brutschy	—	—	—	+	О	к	И	—	—
<i>S. cf. minuscula</i> Grun.	—	—	—	+	О	—	—	—	—
<i>S. pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Lange - Bert.	—	—	—	+	О	к	Мг	Ал	β-α
<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kütz.	—	—	—	+	Л	к	Мг	—	α-β
<i>S. tenera</i> W. Sm.	—	+	—	—	Л	с-а	Гб	Ал	о
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ил	β
<i>S. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust.	+	—	+	+	Л	к	И	—	—
<i>S. ulna</i> var. <i>amphirhynchus</i> (Ehr.) Grun.	+	—	+	+	Л	к	И	—	—
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> Kütz.	+	—	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>S. ulna</i> var. <i>oxyrhynchus</i> (Kütz.) V. H.	—	+	—	+	Л	к	—	—	—
<i>S. ulna</i> var. <i>spatulifera</i> Grun.	—	—	+	—	Б	к	И	—	—
<i>S. vaucheriae</i> Kütz.	—	+	—	+	О	б	Гб	Ал	β-α
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	+	+	П	к	И	Ил	о-β
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	+	+	+	+	П	с-а	И	Ал	х-о
<i>Tetracyclus rupestris</i> (Braun) Grun.	—	—	+	—	О	б	И	—	х-о
Raphales									
<i>Achnanthes biasoletiana</i> (Kütz.) Grun.	—	—	—	+	О	к	Гл	—	—
<i>A. chlidanos</i> Hohn et Hellerman	—	—	+	—	Б	с-а	Гб	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>A. clevei</i> Grun. var. <i>clevei</i>	–	+	+	–	Б	к	И	Ал	β
<i>A. clevei</i> var. <i>rostrata</i> Hust.	+	–	–	–	О	к	И	Ал	β
<i>A. delicatula</i> (Kütz.) Grun. subsp. <i>septentrionalis</i> (Oestr.) Lange - Bert.	–	+	+	+	О	к	Гл	Ал	–
<i>A. dispar</i> Cl.	–	–	+	–	О	б	Гл	Ал	–
<i>A. exigua</i> Grun.	–	–	+	–	Б	к	И	Ал	β
<i>A. hauckiana</i> Grun. var. <i>hauckiana</i>	–	+	+	+	О	к	Гл	–	–
<i>A. hauckiana</i> var. <i>rostrata</i> Schultz ?	–	+	–	–	О	к	Гл	Ал	–
<i>A. haynaldii</i> Schaarsch.	–	–	–	+	О	–	–	–	–
<i>A. hungarica</i> (Grun.) Grun.	–	–	+	–	Б	к	Гл	Ал	α
<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun. var. <i>lanceolata</i>	+	+	+	+	О	к	И	Ал	β
<i>A. lanceolata</i> var. <i>frequentissima</i> Lange - Bert.	–	–	+	+	О	к	И	–	–
<i>A. lanceolata</i> var. <i>haynaldii</i> (Schaarschmidt) Cleve	–	–	+	–	О	с-а	И	Ал	α
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	+	+	+	+	О	с-а	И	Ал	α
<i>A. lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Oestr.) Lange - Bert.	+	+	+	+	О	к	И	Ал	α
<i>A. linearis</i> (W. Sm.) Grun.	–	–	+	–	О	б	И	Ил	о-β
<i>A. marginulata</i> Grun.	–	+	+	–	О	с-а	И	Ал	о
<i>A. minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	+	+	+	+	О	к	И	Ил	о-β
<i>A. minutissima</i> var. <i>saprophylla</i> Kobayasi et Mayama	–	–	–	+	О	к	–	–	–
<i>A. peragalli</i> Brun et Herib.	–	–	+	–	О	б	И	Ил	β
<i>A. pseudoswazi</i> Carter	–	–	–	+	О	с-а	Гб	Ил	о
<i>A. rossii</i> Hust.	–	–	–	+	О	=	Гб	Ил	о
<i>Amphipleura pellucida</i> (Kütz.) Kütz.	+	–	+	–	Л	к	И	Ал	о
<i>Amphora calumetica</i> (Thomas) M. Perag.	–	–	–	+	Б	б	–	–	–
<i>A. delicatissima</i> Krasske	–	–	–	+	Б	–	Мг	–	–
<i>A. fogediana</i> Krammer	–	–	+	–	Л	б	И	–	о
<i>A. inariensis</i> Krammer	–	–	–	+	Б	с-а	Гб	–	–
<i>A. libyca</i> Ehr.	–	–	+	+	Б	к	И	Ал	–
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	+	+	+	+	Л	к	Ог	Ал	о-β
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grun.	+	–	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmelin	–	–	+	–	Б	к	Мг	Ал	β
<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cl.	–	–	+	+	Б	к	И	Ал	β-α
<i>C. bacillum</i> (Grun.) Cl.	–	–	+	+	Б	б	И	Ал	х-о
<i>C. ladogensis</i> (Cleve) Foged	+	–	–	–	Б	б	Гл	–	–
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl.	+	–	+	–	Б	к	И	Ал	О
<i>C. sublinearis</i> (Grun.) Krammer	–	–	+	–	Б	б	Гб	–	–
<i>C. tenuis</i> (Greg.) Krammer	–	–	+	–	Б	к	Гб	Ил	О
<i>Campylodiscus hibernicus</i> Ehr.	+	–	+	–	П	к	И	Ал	–
<i>C. noricus</i> Ehr.	+	–	+	–	П	к	И	Ал	х-о
<i>Cocconeis neodiminuta</i> Krammer	+	+	+	–	О	б	И	Ал	х
<i>C. pediculus</i> Ehr.	+	+	+	+	Э	к	Мг	Ал	β
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>	+	+	+	+	О	б	И	Ал	β
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	+	+	+	+	О	б	И	Ал	β
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et Perag.) Cl.	+	–	+	+	О	к	И	Ал	β
<i>C. thumensis</i> A. Mayer	–	–	–	+	О	б	–	–	–
<i>Cymatopleura brunii</i> Petit ex Brun	–	–	–	+	Л	Б	И	–	–
<i>C. elliptica</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>elliptica</i>	+	–	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) V. H.	+	–	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>C. solea</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>solea</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>C. solea</i> var. <i>apiculata</i> (W. Sm.) Ralfs	–	–	+	+	Л	к	И	Ал	β-α
<i>C. solea</i> var. <i>regula</i> (Ehr.) Grun.	+	–	+	–	Л	к	И	Ал	β
<i>Cymbella aequalis</i> W. Sm.	–	–	+	–	О	б	И	Ал	β
<i>C. affinis</i> Kütz.	+	–	–	–	О	к	И	Ил	β
<i>C. caespitosa</i> (Kütz.) Brun	–	–	+	–	Л	к	Ог	–	β-α
<i>C. cistula</i> (Ehr.) Kirch.	+	–	+	+	О	Б	И	Ал	о-β
<i>C. cymbiformis</i> Ag.	–	–	+	–	Б	к	И	Ил	о
<i>C. ehrenbergii</i> Kütz.	–	–	–	+	О	к	И	Ал	о-β
<i>C. elginensis</i> Krammer	+	–	+	+	О	с-а	И	Ал	–
<i>C. gracilis</i> (Ehr.) Kütz.	–	–	+	–	Б	с-а	Гб	Ал	о

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. hebridica</i> (Grun.) Cl.	—	—	+	+	О	с-а	И	Ац	—
<i>C. hybrida</i> Grun.	—	—	+	—	О	с-а	И	Ал	—
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) Kirch.	+	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>C. mesiana</i> Cholnoky	+	—	—	—	О	к	И	Ал	—
<i>C. minuta</i> Hilse ex Rabenh.	+	—	+	+	О	к	И	Ин	о
<i>C. naviculiformis</i> Auersw.	—	—	+	+	О	б	И	Ин	β
<i>C. obscura</i> Krasske	—	—	—	+	О	с-а	—	—	—
<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	—	—	+	+	О	к	И	Ал	β
<i>C. silesiaca</i> Bleisch	+	+	+	+	О	к	И	Ин	α
<i>C. tumida</i> (Breb.) V. H.	+	—	+	+	Б	ст	Ог	Ал	β-α
<i>C. tumidula</i> Grun.	—	—	+	+	Б	к	Ог	Ал	о
<i>Diploneis elliptica</i> (Kütz.) Cl.	—	—	+	—	Б	к	И	Ал	о
<i>D. marginestriata</i> Hust.	—	—	+	—	Б	б	И	Ин	о
<i>D. oculata</i> (Breb.) Cl.	—	—	+	—	Б	б	И	Ин	β
<i>D. parva</i> Cl.	—	—	+	—	Б	б	—	—	—
<i>D. puella</i> (Schum.) Cl.	—	—	—	+	Б	к	И	—	—
<i>D. smithii</i> (Breb.) Cl. var. <i>smithii</i>	+	—	+	—	Б	к	Мг	Ал	—
<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grun.) Hust.	+	—	+	—	Б	к	Гл	Ал	—
<i>Entomoneis ornata</i> (Bailey) Reimer	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о
<i>E. paludosa</i> (W. Sm.) Reimer	—	—	+	—	П	к	Мг	Ин	—
<i>Epithemia adnata</i> (Kütz.) Breb.	+	—	+	—	О	к	И	Ал	β
<i>E. sorex</i> Kütz. var. <i>sorex</i>	—	—	+	—	Л	к	Гл	Ал	β
<i>E. sorex</i> var. <i>gracilis</i> Hust.	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	—
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz.	+	—	+	—	Л	к	Гл	Ал	β
<i>Epithemia</i> sp.	—	—	—	+	Л				
<i>Eunotia arcus</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	к	И	Ин	о
<i>E. bilunaris</i> (Ehr.) Mills. var. <i>bilunaris</i>	+	—	+	+	Л	к	И	Ин	о
<i>E. bilunaris</i> var. <i>mucophila</i> Lange - Bert.	—	—	+	—	Л	к	Гб	Ац	о
<i>E. diolon</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	б	И	Ац	о
<i>E. exigua</i> (Breb. ex Kütz.) Rabenh.	+	—	+	—	О	к	И	Ац	о
<i>E. faba</i> (Ehr.) Grun.	—	—	+	—	Л	с-а	Гб	Ац	о
<i>E. fallax</i> A. Cl. var. <i>fallax</i>	+	—	+	—	Л	к	Гб	Ац	о
<i>E. fallax</i> var. <i>groenlandica</i> (Grun.) Lange - Bert.	—	—	+	—	Л	к	Гб	Ац	о
<i>E. formica</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	к	И	Ац	о
<i>E. minor</i> (Kütz.) Grun.	—	—	+	—	Л	к	Гб	—	о
<i>E. monodon</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	к	Гб	Ац	о
<i>E. parallela</i> Ehr.	+	—	+	—	Л	б	И	Ац	о
<i>E. pectinalis</i> (Dillw.? Kütz.) Rabenh.	—	—	+	—	Л	к	И	Ац	о
<i>E. praerupta</i> Ehr. var. <i>praerupta</i>	+	—	+	+	Л	с-а	Гб	Ац	о
<i>E. praerupta</i> var. <i>bigibba</i> (Kütz.) Grun.	—	—	—	+	Л	с-а	Гб	—	—
<i>E. septentrionalis</i> Oestr.	—	+	—	—	Л	с-а	Гб	Ац	о
<i>E. tenella</i> (Grun.) Hust.	+	—	+	—	Л	с-а	Гб	Ац	о
<i>E. veneris</i> (Kütz.) De Toni	—	—	+	—	Л	с-а	Гб	Ац	о
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) De Toni	—	—	—	+	Л	к	И	—	о
<i>F. vulgaris</i> (Thw.) De Toni	+	—	—	—	Л	к	И	Ал	о-α
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	+	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh.	+	—	+	+	О	б	И	Ал	о-β
<i>G. angustum</i> Ag.	—	—	+	+	О	б	И	Ал	о
<i>G. augur</i> Ehr.	—	—	+	—	Б	к	И	Ал	β
<i>G. clavatum</i> Ehr.	+	—	—	+	Б	б	И	Ин	о
<i>G. constrictum</i> Ehr.	+	—	—	—	Б	к	И	—	β
<i>G. lanceolatum</i> Ehr.	+	—	—	—	Б	к	И	—	о
<i>G. minutum</i> (Ag.) Ag.	+	—	—	+	Б	=	И	—	β
<i>G. olivaceum</i> (Horn.) Breb. var. <i>olivaceum</i>	—	+	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> (Cl.) Cl.	—	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissimum</i> Hust.	+	—	—	+	Б	к	И	Ин	β-α
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun.	—	—	+	+	О	к	Гл	Ин	β
<i>G. tergestinum</i> Fricke	+	—	—	—	О	=	И	Ал	β
<i>G. truncatum</i> Ehr.	—	+	+	+	О	б	И	Ал	β

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>G. ventricosum</i> Greg.	—	—	+	—	О	с-а	И	—	х-о
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	+	—	+	+	О	б	И	Ал	β
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	+	+	+	—	Б	б	И	Ал	β
<i>G. nodiferum</i> (Grun.) Reimer	—	—	+	—	О	б	И	Ал	β
<i>G. scalproides</i> (Rabenh.) Cl.	—	—	+	—	О	к	И	—	β
<i>G. spenceri</i> (Quek.) Griff. et Henfr.	—	+	+	+	Б	к	Мг	—	—
<i>G. strigillis</i> (W. Sm.) Cl.	+	—	—	—	Л	к	Мг	Ал	—
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. var. <i>amphioxys</i>	+	—	+	+	Л	к	И	Ин	α
<i>H. amphioxys</i> var. <i>vivax</i> (Hantzsch) Grun.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>Lyrella pygmae</i> (Kütz.) Makar. et Kar.	+	—	—	—	Л	—	—	—	—
<i>Navicula amphibola</i> Cl. var. <i>amphibola</i>	—	+	+	—	Л	б	Гл	Ал	о
<i>N. amphibola</i> var. <i>orientalis</i> (I. Kiss.) Zabelina	—	+	—	+	Л	б	—	—	—
<i>N. arenaria</i> Donk.	—	—	+	+	Л	к	Гл	—	—
<i>N. atomus</i> (Kütz.) Grun. var. <i>atomus</i>	—	—	—	+	Б	к	Гл	Ал	β-α
<i>N. atomus</i> var. <i>permitis</i> (Hust.) Lange-Bert.	—	—	—	+	Б	—	Гл	—	β-ρ
<i>N. bacillum</i> Ehr.	+	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>N. capitata</i> Ehr. var. <i>capitata</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β-α
<i>N. capitata</i> var. <i>hungarica</i> (Grun.) Ross	+	+	+	+	Л	к	Гл	Ал	β
<i>N. capitata</i> var. <i>lueneburgensis</i> (Grun.) Patrick	—	—	+	—	Л	б	Гл	Ал	—
<i>N. capitatoradiata</i> Germain	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β-α
<i>N. cari</i> Ehr.	—	—	+	—	О	к	Гл	Ал	β-α
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Ralfs	+	—	+	+	Б	к	Гл	Ал	β-α
<i>N. clementis</i> Grun.	+	—	—	+	Л	=	Гл	Ал	β
<i>N. cocconeiformis</i> Greg. ex Greville	—	—	—	+	Б	к	Гб	—	—
<i>N. costulata</i> Grun.	—	—	+	+	Б	к	Гл	Ал	—
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>lata</i> Poretzky et Anissimowa	+	+	+	—	Л	к	И	—	—
<i>N. cryptotenella</i> Langy - Bert.	+	—	+	—	Л	к	И	Ал	β
<i>N. cuspidata</i> (Kütz.) Kütz. var. <i>cuspidata</i>	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>N. decussis</i> Oestr.	+	+	+	+	Б	к	Гл	Ал	о
<i>N. diluviana</i> Krasske	+	—	—	—	Б	к	И	—	—
<i>N. elginensis</i> (Greg.) Ralfs	+	—	+	—	Б	б	И	Ин	β
<i>N. exigua</i> (Greg.) Grun.	+	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Kütz.	+	—	+	—	Б	к	И	Ин	β
<i>N. goeppertiana</i> (Bleisch) H. L. Smith	+	—	+	—	О	б	И	Ал	α
<i>N. gregaria</i> Donk.	+	+	+	+	Б	к	Гл	Ал	α
<i>N. ignota</i> Krasske var. <i>palustris</i> (Hust.) Lund	—	—	+	—	Б	с-а	Гб	Ин	о
<i>N. krasskei</i> Hust.	—	—	—	+	Б	к	—	—	о
<i>N. lacustris</i> Greg. var. <i>lacustris</i>	—	—	+	+	Б	б	И	Ин	о
<i>N. lacustris</i> var. <i>parallela</i> Wisl. et Kolbe	—	—	—	+	Б	—	—	—	—
<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Ehr.	—	—	+	+	Б	к	И	Ал	α
<i>N. cf. lesmonensis</i> Hust.	—	—	—	+	Б	—	—	—	—
<i>N. libonensis</i> Schoemann	—	—	+	—	Б	к	—	—	—
<i>N. menisculus</i> Schum. var. <i>menisculus</i>	+	+	+	+	Б	б	Гл	Ал	β-α
<i>N. menisculus</i> var. <i>upsaliensis</i> Grun.	—	—	+	—	Б	б	—	Ал	β
<i>N. minima</i> Grun.	+	—	+	+	Б	к	Гл	Ал	α-ρ
<i>N. minuscula</i> Grun. var. <i>minuscula</i>	—	—	—	+	Б	б	Гл	Ал	β
<i>N. minuscula</i> var. <i>muralis</i> (Grun.) Lange-Bert.	+	—	+	—	Б	к	Ог	Ал	α-ρ
<i>N. mutica</i> Kütz.	+	—	+	+	Б	к	И	Ин	α
<i>N. occulata</i> Krasske	—	—	+	—	Б	=	—	—	—
<i>N. oppugnata</i> Hust.	—	—	+	+	Б	с-а	И	—	о
<i>N. paramutica</i> Bock	—	—	—	+	Б	—	—	—	—
<i>N. pelliculosa</i> (Breb.) Hilse	—	—	+	—	Б	к	И	Ал	—
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>peregrina</i>	+	—	+	+	Б	к	Мг	Ал	—
<i>N. peregrina</i> var. <i>lanceolata</i> Skv. ?	—	—	+	—	Б	=	—	—	—
<i>N. peregrina</i> var. <i>minuta</i> Skv.	—	—	+	—	Б	=	—	—	—
<i>N. phyllepta</i> Kütz.	—	—	—	+	Б	к	Мг	—	—
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>placentula</i>	+	—	+	+	Б	к	И	Ал	о-β
<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> A. Mayer ?	—	+	—	—	Б	б	И	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>N. platystoma</i> Ehr.	–	–	–	+	Б	к	И	–	–
<i>N. protracta</i> (Grun.) Cl.	–	+	–	–	П-Б	к	Гл	Ин	β
<i>N. pseudanglica</i> Lange-Bertalot	–	–	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	–	–	+	+	Б	к	Гл	Ин	β
<i>N. pupula</i> var. <i>mutata</i> (Krass.) Hust.	–	–	+	+	Б	к	Гл	Ин	β
<i>N. pusilla</i> W. Smith	–	–	+	–	Б	к	И	Ин	–
<i>N. radiosa</i> Kütz.	+	+	+	+	Б	б	И	Ин	β
<i>N. recens</i> (Lange-Bert.) Lange-Bert.	–	–	+	+	Б	=	Ог	Ил	α
<i>N. reinhardtii</i> Grun.	–	+	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	+		+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>N. rotaeana</i> (Rabenh.) Grun.	–	–	–	+	Б	–	–	–	–
<i>N. scutelloides</i> W. Sm. ex Greg.	+	–	+	–	Б	б	И	Ал	о
<i>N. similis</i> Krasske	–	–	+	–	Б	к	И	–	–
<i>N. slesvicensis</i> Grun.	–	+	–	–	Л	=	Гл	Ал	β
<i>N. soehrensensis</i> Krasske	–	–	+	+	Б	к	Гб	Ин	о
<i>N. stankovicii</i> Hust.	–	–	–	+	Б	–	–	–	о
<i>N. tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory	+	+	+	+	Б	б	И	Ал	β
<i>N. tuscula</i> Ehr.	+	–	+	+	Б	б	И	Ал	β
<i>N. vanheurckii</i> Patr.	–	–	+	–	Б	б	И	Ал	х
<i>N. veneta</i> Kütz.	+	+	+	+	Л	к	Гл	Ал	α
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehr. var. <i>viridula</i>	+	–	+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>N. viridula</i> var. <i>rostellata</i> (Kütz.) Cl.	–	–	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>N. weinzierlii</i> Schimanski	–	–	–	+	Б	–	–	–	–
<i>Neidium affine</i> (Ehr.) Pfitz.	+	–	–	–	Б	к	И	Ин	о
<i>N. dubium</i> (Ehr.) Cl.	+	–	+	–	Б	с-а	И	Ин	β
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Sm.	+	+	+	+	П	б	И	Ал	α
<i>N. aciculariodes</i> Hust.	–	–	+	–	П	=	–	–	–
<i>N. acidoclinata</i> Lange-Bert.	–	–	–	+	П	к	Гб	Ин	о
<i>N. acula</i> Hantzsch.	+	+	+	+	О	б	И	Ал	β
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	+	–	+	+	Б	к	И	Ин	α
<i>N. aurariae</i> Cholnoky	–	–	–	+	О	к	Гл	–	–
<i>N. calida</i> Grun.	–	–	–	+	Л	к	Гл	–	–
<i>N. capitellata</i> Hust.	–	–	+	+	Л	к	И	Ал	α-р
<i>N. constricta</i> (Kütz.) Ralfs	–	–	–	+	Л	к	Гл	Ал	α
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>N. draveilensis</i> Coste et Ricard	+	–	–	–	П	=	И	–	–
<i>N. dubia</i> W. Sm.	–	–	+	+	Б	к	Гл	Ин	β-α
<i>N. fasciculata</i> (Grun.) Grun.	–	–	–	+	Л	к	Мг	Ал	–
<i>N. fonticola</i> Grun.	+	–	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun.	+	–	+	–	Л	к	Гл	Ал	β
<i>N. fruticosa</i> Hust.	–	–	+	–	П	к	И	Ин	α
<i>N. gracilis</i> Hantzsh	+	–	+	+	П	к	И	Ин	β
<i>N. heufleriana</i> Grun.	–	–	+	+	Б	к	И	Ал	о-β
<i>N. hamburgensis</i> Lange-Bert.	–	–	–	+	Л	с-а	Гб	–	о
<i>N. hungarica</i> Grun.	–	+	–	+	Л	к	Мг	Ал	α
<i>N. inconspicua</i> Grun.	+	–	–	–	Л	к	И	Ал	β-α
<i>N. levidensis</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>levidensis</i>	–	–	+	+	Б	к	Мг	Ал	α
<i>N. levidensis</i> var. <i>victoriae</i> (Grun.) Cholnoky	–	–	–	+	Б	б	Гл	–	–
<i>N. linearis</i> (Ag.) W. Sm. var. <i>linearis</i>	–	–	+	+	Б	к	И	Ал	о-β
<i>N. linearis</i> (Ag.) W. Sm. var. <i>subtilis</i> (Grun.) Hust.	–	–	–	+	Б	–	–	–	–
<i>N. linearis</i> var. <i>tenuis</i> (W. Sm.) Grun.	–	–	+	–	Б	к	Ог	Ин	β
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	+	–	+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>N. palea</i> var. <i>debilis</i> (Kütz.) Grun.	–	–	–	+	Б	к	Гб	Ин	о
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i> Grun.	–	–	–	+	Б	б	И	Ин	–
<i>N. paleacea</i> (Grun.) Grun.	+	+	+	+	Б-П	к	И	Ал	β-α
<i>N. paleaeformis</i> Hust.	–	–	+	–	Б	=	И	Ал	β
<i>N. cf. pellucida</i> Grun.	–	–	–	+	Л	к	Мг	Ал	–
<i>N. pusilla</i> Grun. emend. Lange-Bert.	+	–	+	–	П	к	И	И	β
<i>N. recta</i> Hantzsch.	–	–	+	+	Л	к	Ог	Ал	β-α

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>N. rosenstokii</i> Lange-Bert.	—	—	—	+	Б	—	Гл	—	—
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm.	—	—	+	+	Л	к	Мг	Ал	α
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch.) W. Sm.	+	—	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>N. sinuata</i> (Thwaites ?) Grun. var. <i>sinuata</i>	+	—	—	—	Б	к	И	Ал	β
<i>N. sinuata</i> var. <i>tabellaria</i> (Grun.) Grun.	+	—	—	—	Б	к	И	Ин	β
<i>N. subacicularis</i> Hust.	+	—	—	—	П	к	И	Ал	β
<i>N. sublinearis</i> Hust.	—	—	+	+	Б	Б		—	α - β
<i>N. tubicola</i> Grun.	—	—	—	+	П	к	Мг	Ал	—
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch	+	—	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>Oestrupia zachariasii</i> (Reich.) Hust.	—	—	+	+	Б	б	Ог	—	—
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	—	—	+	+	Б	с-а	И	Ин	х-о
<i>P. braunii</i> (Grun.) Cl.	—	—	+	—	Б	с-а	Гб	Ац	о
<i>P. divergentissima</i> (Grun.) Cl.	—	—	+	—	Б	с-а	Гб	—	—
<i>P. episcopalis</i> Cl.	+	—	—	—	Б	к	И	—	—
<i>P. fasciata</i> Lagerst.	+	—	—	—	Б	с-а	Ог	—	—
<i>P. gibba</i> Ehr. var. <i>linearis</i> Hust.	—	—	+	—	Б	к	И	Ац	—
<i>P. globiceps</i> Greg.	+	—	—	—	Б	к	Гл	—	—
<i>P. gracillima</i> Greg.	+	—	—	—	Б	к	Гб	—	—
<i>P. intermedia</i> (Lagerst.) Cl.	+	—	—	—	Б	к	Гб	Ин	о
<i>P. interrupta</i> W. Sm.	—	—	—	+	Б	к	И	Ац	α - β
<i>P. krockei</i> (Grun.) Cl.	+	—	—	—	Б	к	И	Ин	о
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm.	+	—	—	—	Б	к	Гб	Ин	β
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. var. <i>microstauron</i>	+	—	+	—	Б	к	И	Ин	о
<i>P. microstauron</i> var. <i>brebissonii</i> (Kütz.) Mayer	+	—	+	—	Б	к	Ог	—	о
<i>P. pulchra</i> Oestr. var. <i>angusta</i> (Cl.) Krammer	—	—	+	—	Б	к	И	Ин	—
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	—	—	+	+	Б	к	Ог	Ин	β
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Ag.) Lange - Bert.	—	—	—	+	О	к	Гл	Ал	β
<i>R. curvata</i> (Kütz.) Grun.	+	—	+	+	О	к	Гл	Ал	β
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll.	+	—	+	—	Б	к	И	—	о
<i>R. gibberula</i> (Ehr.) O. Müll.	—	—	—	+	О-Б	—	Гл	Ал	—
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	+	—	+	—	Л	к	И	Ин	β
<i>S. borrichii</i> (Peters.) Lund	—	—	—	+	Б	к	—	—	—
<i>S. lauenburgiana</i> Hust.	—	—	+	—	Б	б	—	—	—
<i>S. legumen</i> (Ehr.) Kütz.	—	—	+	—	Б	б	И	Ал	—
<i>S. phoenicenteron</i> (Nitz.) Ehr.	—	—	+	—	Б	к	И	Ал	β
<i>S. prominula</i> (Grun.) Hust.	—	—	+	—	Б	к		—	—
<i>S. pygmaea</i> Krieg.	—	—	+	—	Б	=	Гб	—	—
<i>S. smithii</i> Grun.	+	—	+	—	Б	к	И	Ал	β
<i>Surirella angusta</i> Kütz.	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	β
<i>S. bifrons</i> Ehr.	+	—	+	—	П	к	И	Ин	α - β
<i>S. biseriata</i> Breb.	+	—	+	—	П	к	И	Ал	β
<i>S. brebissonii</i> Krammer et Lange-Bert. var. <i>brebissonii</i>	—	—	+	+	Л	к	Ог	Ал	—
<i>S. brebissonii</i> var. <i>kuetzingii</i> Krammer et Lange - Bert.	—	—	+	—	Л	к	Ог	Ал	α
<i>S. capronii</i> Breb.	—	—	+	+	Б	к	И	Ал	β
<i>S. didyma</i> Kütz.	—	—	+	—	Л	=	Гл	—	—
<i>S. gracilis</i> Grun.	+	—	—	—	Б	к	И	Ин	—
<i>S. lapponica</i> A. Cl.	—	—	—	+	Л	с-а	Гб	—	—
<i>S. linearis</i> W. Sm.	—	—	+	—	Л	к	И	Ин	β
<i>S. minuta</i> Breb.	+	+	+	+	Л	к	И	Ал	α
<i>S. robusta</i> Ehr.	—	—	+	—	Л	к	И	Ин	β
<i>S. splendida</i> (Ehr.) Kütz.	—	—	+	—	П	к	И	Ал	β
<i>S. turgida</i> W. Sm.	—	—	+	—	Л	к	И	—	β

XANTHOPHYTA

Heterococcales

<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	—	—	+	—	Л	к	Гб	—	о
<i>Characiopsis borziana</i> Lemm.	—	—	—	+	О	—	—	—	—
<i>C. umbilicata</i> Skuja	—	—	+	—	Э	=	Ог	—	—
<i>Centritractus africanus</i> Fritsch et Rich	+	—	+	—	Л	к	И	Ац	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. belonophorus</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	о-β
<i>Goniochloris fallax</i> Fott	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	β
<i>G. laevis</i> Pasch.	—	—	—	+	Л	—	—	—	о
<i>G. mutica</i> (A. Br.) Fott	+	—	+	+	Л	к	Ог	Ин	β
<i>G. pulchra</i> Pasch.	—	—	+	+	П	к	И	Ин	—
<i>G. schmithii</i> (Bourr.) Fott	—	—	+	+	Л	к	Ог	—	о-β
<i>G. triradiata</i> Pasch.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>Ilsteria quadrijuncta</i> Skuja	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>Nephrodiella lunaris</i> Pasch.	—	—	—	+	П	—	—	Ац	—
<i>Ophiocytium capitatum</i> Wolle	+	—	+	+	Л	к	И	—	о
<i>O. lagerheimii</i> Lemm.	+	—	+	—	Л	к	Ог	—	—
<i>O. parvulum</i> A. Br.	—	—	+	—	Л	к	Ог	—	о
<i>Peroniella hyalothecae</i> Gobi	—	—	—	+	Э	к	—	—	—
<i>Pseudopolyedriopsis skujae</i> Hollerb.	+	—	+	+	П	=	—	—	—
<i>Pseudostaurastrum enorme</i> (Ralfs) Chod.	—	—	—	+	П	к	И	Ац	β-о
<i>P. hastatum</i> (Reinsch) Chod.	+	—	+	+	П	к	Ог	—	о-β
<i>Tetraplektron tribulus</i> (Pasch.) Fott	—	—	—	+	Л	к	—	—	β
Tribonematales									
<i>Tribonema affine</i> G.S. West	+	—	+	+	П	б	Гб	Ац	—
<i>T. ambiguum</i> Skuja	—	—	+	—	П	б	И	Ал	—
<i>T. angustissimum</i> Pasch.	—	—	+	—	П	к	И	Ал	о
<i>T. minus</i> Hazen	—	—	+	—	П	к	И	Ин	х-β
<i>T. monochloron</i> Pasch. et Geitl.	—	—	+	—	Л	к	Ог	Ин	—
<i>T. subtilissimum</i> Pasch.	+	+	+	—	П	б	И	Ин	—
<i>T. viride</i> Pasch.	—	—	+	—	П	к	И	—	о-β
<i>T. vulgare</i> Pasch.	+	—	+	—	П	к	И	—	о
CRYPTOPHYTA									
Cryptomonadales									
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	+	+	+	+	П	к	И	—	β-α
<i>C. caudata</i> Geitl.	—	—	—	+	П	к	—	—	β
<i>C. minima</i> Czosnowski	—	—	—	+	Л	—	—	—	—
<i>Chroomonas</i> sp., sp.	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Cryptochrysis minor</i> Nyg.	+	—	—	—	Л	=	Ог	—	—
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>borealis</i> Skuja	—	+	—	+	П	—	Гб	—	—
<i>C. brevis</i> Schiller	+	—	—	—	Л	=	Ог	—	—
<i>C. caudata</i> Schiller	+	—	—	+	Л	=	Ог	—	—
<i>C. compressa</i> Pasch.	—	—	—	+	П	к	—	—	—
<i>C. curvata</i> Ehr.	+	—	+	+	П	к	Ог	Ин	β
<i>C. erosa</i> Ehr.	+	+	+	+	Л	к	Гл	Ин	α
<i>C. gracilis</i> Skuja	+	—	—	+	Л	=	Ог	—	о-β
<i>C. incurva</i> Matv.	+	—	—	—	П	=	—	—	—
<i>C. marssonii</i> Skuja	+	+	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>C. nasuta</i> Pash.	+	—	—	—	Л	=	Гб	—	—
<i>C. obovata</i> Skuja	+	—	+	+	П	к	И	Ин	о
<i>C. ovata</i> Ehr.	+	+	+	+	П	к	И	Ин	α
<i>C. cf. phaseolus</i> Skuja	—	—	—	+	П	—	И	—	о-β
<i>C. reflexa</i> (Marsson) Skuja	+	+	+	+	П	к	Ог	—	о-β
<i>C. rufescens</i> Skuja	+	—	—	+	Л	=	Гл	—	β
<i>C. salina</i> Wisl.	—	—	—	+	Л	—	Мг	—	—
<i>Rhodomonas lens</i> Pasch.	—	+	+	+	П	а	И	Ин	о-β
<i>R. pusilla</i> (Bachm.) Javorn.	+	+	—	+	П	к	И	—	о-β
DINOPHYTA									
Gymnodiniales									
<i>Gymnodinium aeruginosum</i> Stein.	+	—	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>G. fuscum</i> (Ehr.) Stein.	—	—	+	—	Л	б	Гб	—	о

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>G. paradoxum</i> Schilling	—	—	—	+	П	к	—	—	—
<i>G. rotundatum</i> Klebs	—	—	—	+	П	к	—	—	—
<i>Gymnodinium</i> sp., sp.	—	+	—	+					
Peridinales									
<i>Ceratium cornutum</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	—	—	—	+	П	к	—	—	о
<i>C. hirundinella</i> тип <i>furcoides</i> (Levander) Schroeder	+	+	+	+	П	к	И	ИН	о
<i>Glenodinium berolinense</i> (Lemm.) Lind.	+	+	+	—	П	к	Ог	ИН	о-м
<i>G. caspicum</i> (Ostenf.) Schiller	—	—	—	+	П	ст	Мг	—	—
<i>G. dinobryonis</i> (Wolosz.) Schiller	+	—	—	—	П	к	—	—	о
<i>G. edax</i> Schilling	+	—	—	—	П	к	Ог	—	β
<i>G. elpatiewskyi</i> (Ostenf.) Schiller	—	—	—	+	П	к	И	ИН	—
<i>G. gymnodinium</i> Penard	+	+	+	—	Л	к	Ог	ИН	о-β
<i>G. leptodermum</i> Harris	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>G. oculatum</i> Stein	—	—	—	+	П	к	—	—	—
<i>G. penardiforme</i> (Lind.) Schiller	+	+	+	+	П	к	И	ИН	—
<i>G. penardii</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	о-м
<i>G. pulvisculus</i> (Ehr.) Stein	—	+	+	+	П	к	Ог	ИН	—
<i>G. pygmaeum</i> (Lind.) Schiller	—	—	+	+	П	к	И	ИН	—
<i>G. quadridens</i> (Stein) Schiller	+	+	+	+	П	к	Ог	ИН	—
<i>G. rotundum</i> (Lebour) Schiller	—	—	—	+	П	к	—	—	—
<i>Glenodinium</i> sp., sp.	—	+	—	—					
<i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.	—	—	+	+	П	к	Ог	ИН	о-β
<i>P. bipes</i> Stein f. <i>bipes</i>	+	—	+	+	П	к	Ог	—	о-β
<i>P. bipes</i> f. <i>tabulatum</i> (Ehr.) Lefevre	—	—	—		П	к	Ог	ИН	о
<i>P. cinctum</i> (O.F. M.) Ehr.	—	+	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>P. inconspicuum</i> Lemm.	—	—	—	+	П	к	Гл	—	о
<i>P. latum</i> Pauls	+	+	+	+	П	к	Ог	Ал	—
<i>P. palatinum</i> Laut. var. <i>anglicum</i> (G.S. West) Lefevre	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>P. voltzii</i> Lemm.	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>P. willei</i> Huitf. - Kaas	—	—	—	+	П	к	И	—	о-β

RAPHIDOPHYTA

Chloromonadales

<i>Vacuolaria</i> sp.	—	—	—	+					
-----------------------	---	---	---	---	--	--	--	--	--

EUGLENOPHYTA

Euglenales

<i>Astasia klebsii</i> Lemm.	—	—	—	+	Л	—	—	—	α
<i>Cryptoglena</i> sp.	—	—	+	—					
<i>Euglena acus</i> Ehr. var. <i>acus</i>	+	—	+	+	Л	к	И	ИН	β
<i>E. acus</i> var. <i>longissima</i> Defl.	+	—	—	—	Л	к	Ог	ИН	—
<i>E. deses</i> Ehr. f. <i>deses</i>	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	ρ
<i>E. deses</i> f. <i>intermedia</i> Klebs	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>E. deses</i> f. <i>klebsii</i> (Lemm.) Popova	—	—	+	—	Л	к	Гл	—	—
<i>E. ehrenbergii</i> Klebs	—	—	+	—	Л	к	И	ИН	о
<i>E. granulata</i> (Klebs) Schmitz var. <i>polymorpha</i> (Dang.) Popova	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>E. korschikovii</i> Goidics	—	—	—	+	Л	к	—	—	—
<i>E. limnophila</i> Lemm. var. <i>swirenkoi</i> (Arnoldi) Popova	—	—	—	+	Л	—	И	—	—
<i>E. oxyuris</i> Schmarda	+	+	+	+	Л	к	И	—	β-α
<i>E. pavlovskoënsis</i> (Elenk. et Poljan.) Popova	+	—	+	—	Л	к	Ог	—	—
<i>E. pisciformis</i> Klebs.	—	—	+	—	Л	к	И	—	β-α
<i>E. proxima</i> Dang.	+	—	+	—	Л	=	И	—	α-ρ
<i>E. spirogyra</i> Ehr. var. <i>spirogyra</i>	+	—	+	—	Л	к	И	—	β
<i>E. spirogyra</i> var. <i>laticlavus</i> Hübner	+	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>E. spirogyra</i> var. <i>torta</i> Prijm.	—	—	—	+	Л	—	И	ИН	—
<i>E. texta</i> (Duj.) Hübner	+	+	+	+	П	к	И	—	β

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs	+	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>E. variabilis</i> Klebs	–	+	–	–	Л	к	И	И _И	β-α
<i>E. viridis</i> Perty	–	–	+	+	Л	=	Гл	–	α-ρ
<i>Euglena</i> sp., sp.	–	+	–	–					
<i>Eutreptia viridis</i> Perty	+	–	+	–	Л	=	Гл	–	β
<i>Lepocinclis</i> cf. <i>globula</i> Perty	–	+	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>L. marssonii</i> Lemm.	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>L. ovum</i> (Ehr.) Lemm.	+	–	+	+	Л	к	И	И _И	α
<i>L. steinii</i> Lemm.	–	–	+	+	Л	к	И	И _И	β
<i>Phacus acuminatus</i> Stokes var. <i>acuminatus</i>	–	–	+	+	Л	к	И	–	β-α
<i>P. acuminatus</i> var. <i>acuticauda</i> (Roll) Pochm	–	–	+	–	Л	=	И	–	–
<i>P. agilis</i> Skuja	–	–	–	+	Л	–	–	–	β
<i>P. caudatus</i> Hübner var. <i>caudatus</i>	+	+	+	+	Л	к	И	И _И	β
<i>P. caudatus</i> var. <i>tenuis</i> Swir.	+	–	–	–	Л	к	И	–	–
<i>P. curvicauda</i> Swir.	+	+	+	–	Л	к	И	И _И	β
<i>P. cylindraceus</i> Popova	+	–	+	+	Л	=	И	–	–
<i>P. globosus</i> Pochm.	–	–	–	+	Л	–	–	–	–
<i>P. longicauda</i> (Ehr.) Duj. var. <i>longicauda</i>	+	+	+	+	Л	к	И	И _И	β-α
<i>P. longicauda</i> var. <i>tortus</i> Lemm.	–	+	+	–	Л	к	И	И _И	β-α
<i>P. monilatus</i> Stokes var. <i>monilatus</i>	+	–	+	–	Л	к	Гб	И _И	–
<i>P. monilatus</i> var. <i>suecicus</i> Lemm.	–	–	+	–	Л	б	Гб	–	–
<i>P. oscillans</i> Klebs	–	–	+	+	Л	к	Гб	–	–
<i>P. parvulus</i> Klebs	+	–	+	+	Л	к	И	И _И	β
<i>P. pleuronectes</i> (Ehr.) Duj. var. <i>pleuronectes</i>	+	+	+	+	Л	к	И	–	β
<i>P. pleuronectes</i> var. <i>prunoideus</i> (Roll) Popova	–	–	–	+	Л	к	И	И _И	–
<i>P. pomiformis</i> (Conrad) Pochman	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
<i>P. pumilus</i> Popova	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>P. pyrum</i> (Ehr.) Stein	+	–	+	+	П	к	И	И _И	о-β
<i>P. skujae</i> Skv.	–	–	+	+	Л	к	И	И _И	о-β
<i>Strombomonas acuminata</i> (Schmarda) Defl.	–	+	+	+	Л	к	И	И _И	о-β
<i>S. eurystoma</i> (Stein) Popova f. <i>eurystoma</i>	–	–	+	–	П	к	Ог	–	–
<i>S. eurystoma</i> f. <i>sinensis</i> (Skvortzov) Popova	–	+	–	–	Л	–	–	–	–
<i>S. fluviatilis</i> (Lemm.) Defl.	–	–	+	–	П	к	И	И _И	о-β
<i>S. praeliariis</i> (Palmer) Defl.	–	–	–	+	Л	–	–	–	–
<i>S. schauinslandii</i> (Lemm.) Defl.	–	–	+	–	П	к	Ог	–	β
<i>S. tambowica</i> (Swir.) Defl.	–	–	+	–	П	к	Ог	И _И	β
<i>S. vermontii</i> (Defl.) Defl.	–	–	+	–	Л	=	Ог	–	–
<i>S. urceolata</i> (Stokes) Defl.	+	–	–	–	Л	к	Ог	И _И	β
<i>Trachelomonas abrupta</i> Swir.	+	–	+	+	П	к	И	И _И	о
<i>T. acanthostoma</i> Stokes sensu Defl. var. <i>minor</i> Drez.	–	–	+	–	П	к	И	И _И	–
<i>T. allia</i> Drez.	–	–	+	–	Л	к	И	И _И	о-β
<i>T. ampulliformis</i> Roll	+	–	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>T. armata</i> (Ehr.) Stein var. <i>armata</i>	+	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>T. armata</i> var. <i>steinii</i> Lemm.	+	–	+	–	Л	к	И	И _И	–
<i>T. borodiniana</i> Swirenko	+	–	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>T. caudata</i> (Ehr.) Stein.	+	–	–	–	Л	к	Гб	–	–
<i>T. cervicula</i> Stokes emend. Delf.	–	+	–	–	Л	к	–	–	β
<i>T. conradii</i> (Defl.) Skv.	–	+	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>T. ctenaria</i> Tschernov	+	–	–	–	Л	=	Ог	–	–
<i>T. curta</i> da Cunha	–	+	–	–	Л	=	И	И _И	β
<i>T. cylindrica</i> Ehr.	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>T. dybowskii</i> Drez.	+	+	+	+	Л	к	И	И _И	–
<i>T. euchlora</i> (Ehr.) Awer.	–	–	+	–	П	к	И	–	β
<i>T. globularis</i> (Awerinzew) Lemm.	+	–	–	–	Л	к	Гб	–	–
<i>T. granulata</i> Swir. var. <i>granulata</i>	+	–	–	–	Л	к	Ог	И _И	о-м
<i>T. granulata</i> var. <i>poltavica</i> Swir.	–	–	+	–	Л	=	И	И _И	–
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. var. <i>hispida</i>	+	+	+	+	П	к	И	И _И	–
<i>T. hispida</i> var. <i>crenulatocollis</i> (Maskell) Lemm.	–	–	+	–	П	к	И	И _И	–
<i>T. intermedia</i> Dang. var. <i>intermedia</i>	+	+	+	+	П	к	И	И _И	о

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>T. intermedia</i> Dang. var. <i>spinifera</i> Popova	–	+	–	–	Л	=	–	–	–
<i>T. lacustris</i> Drez. var. <i>lacustris</i>	–	–	+	–	П	к	И	Ин	о-β
<i>T. lacustris</i> var. <i>klebsii</i> (Defl.) Popova	–	–	+	–	Л	к	Гл	–	–
<i>T. lacustris</i> var. <i>sabulata</i> (Skv.) Popova	–	–	+	–	П	=	И	Ин	–
<i>T. nigra</i> Swir.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>T. oblonga</i> Lemm. var. <i>oblonga</i>	+	–	+	+	П	к	И	Ин	β
<i>T. oblonga</i> var. <i>pulcherrima</i> (Playf.) Popova	+	+	+	–	П	к	ГБ	Ин	–
<i>T. oblonga</i> var. <i>punctata</i> Lemm.	+	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>T. ornata</i> (Swir.) Skv.	+	+	–	–	П	к	И	–	β
<i>T. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ал	о-β
<i>T. planctonica</i> f. <i>oblonga</i> (Drez.) Popova	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>T. planctonica</i> f. <i>ornata</i> (Skv.) Popova	–	+	+	–	П	к	И	Ал	–
<i>T. robusta</i> Swir. emend. Defl.	–	–	+	–	Л	к	Гб	–	–
<i>T. rotunda</i> Swir. var. <i>rotunda</i>	–	–	+	–	Л	к	И	Ин	о
<i>T. rotunda</i> var. <i>collaris</i> (Skv.) Popova	–	+	–	–	Л	=	–	–	–
<i>T. rugulosa</i> Stein	–	+	–	–	Л	=	И	Ин	β
<i>T. scabra</i> Playf.	–	+	+	–	Л	к	И	Ин	β
<i>T. silvatica</i> Swir.	–	–	–	+	П	–	И	Ин	–
<i>T. similis</i> Stokes	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>T. stokesii</i> Drez. emend. Defl.	–	+	+	–	П	=	И	Ин	β
<i>T. verrucosa</i> Stokes	+	+	+	–	Л	к	И	Ин	β
<i>T. volvocina</i> Ehr. var. <i>volvocina</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>T. volvocina</i> var. <i>compressa</i> Drez.	–	+	–	+	П	–	–	–	–
<i>T. volvocina</i> var. <i>punctata</i> Playfair	+	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i> Lemm.	+	–	+	+	П	к	И	Ин	о-β
<i>T. volvocinopsis</i> Swir. var. <i>volvocinopsis</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ин	о
<i>T. volvocinopsis</i> var. <i>punctata</i> (Roll) Popova	+	+	–	–	П	к	И	–	–
<i>T. wermelii</i> Skv.	+	–	–	–	Л	=	Ог	–	–
Colaciales									
<i>Colacium vesiculosum</i> Ehr. var. <i>vesiculosum</i>	+	–	–	+	Э	к	И	–	β
<i>C. vesiculosum</i> f. <i>cyclopicola</i> (Gickl.) Popova	+	–	+	+	Э	к	И	–	α
CHLOROPHYTA									
Tetraselmiales									
<i>Tetraselmis arnoldii</i> (Pr. - Lavr.) Norris et al.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>T. cordiformis</i> (Carter) Stein	–	–	–	+	П	–	–	–	β
Dunaliellales									
<i>Korschikoffia guttula</i> Pascher	+	–	–	–	Л	=	Ог	–	–
<i>Polytomella agilis</i> Aragao	–	–	–	+	Л	–	–	–	p
Chlamydomonadales									
<i>Carteria crucifera</i> Korsch.	+	–	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>C. globosa</i> Korsch.	+	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. klebsii</i> (Dang.) France	–	–	–	+	П	–	–	–	β
<i>C. multifilis</i> (Fres.) Dill	–	–	–	+	П	–	–	–	β-α
<i>C. pascheri</i> Skuja	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Chlamydomonas asymmetrica</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. conocylindrus</i> Pascher var. <i>elongata</i> (Pasch.) Ettl	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. deboryana</i> Goroschankin var. <i>deboryana</i>	+	–	–	–	П	к	И	–	–
<i>C. debaryana</i> var. <i>atactogama</i>	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. dinobryonis</i> G.M. Smith	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>C. ehrenbergii</i> Gorosch.	–	–	–	+	П	–	–	–	α
<i>C. elegans</i> G.S. West	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. elliptica</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. globosa</i> Snow	–	–	+	+	П	к	Ог	Ин	β
<i>C. gracilis</i> Snow	–	–	–	+	П	–	–	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. kvildensis</i> Ettl	–	+	+	–	П	=	Гб	Ин	–
<i>C. monadina</i> Stein var. <i>monadina</i>	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>C. monadina</i> var. <i>globulifera</i> Korsch.	–	+	+	–	П	=	Гб	Ин	–
<i>C. pertusa</i> Chodat	–	–	+	+	П	к	Ог	Ал	β
<i>C. proboscigera</i> Korsch. var. <i>conferta</i> (Korsch.) Ettl	–	+	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. reinhardtii</i> Dangeard	+	–	+	+	П	к	Ог	Ин	α
<i>C. similis</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. speciosa</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. sphagnicola</i> (Fritsch) Fritsch et Takeda	–	–	+	–	П	к	Гб	Ин	о-β
<i>C. spinifera</i> Ettl	–	+	–	–	П	=	–	Ал	ρ
<i>C. tetragama</i> (Bohl.) Ettl	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. varians</i> Lund	+	–	–	–	П	=	–	–	–
<i>Chlamydomonas</i> sp., sp.	–	+	+	–					
<i>Chlorogonium acutiformae</i> Bourr.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>C. elongatum</i> (Dang.) Dang.	–	–	–	+	П	к	–	–	α
<i>C. euchlorum</i> Ehr.	+	–	+	+	П	к	И	–	α-ρ
<i>C. fusiforme</i> Matw.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. maximum</i> Skuja	–	–	+	–	П	б	И	–	–
<i>C. minimum</i> Playf.	–	–	+	–	П	=	Гб	–	β
<i>Chloromonas infirma</i> (Gerloff) Silva	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. insignis</i> (Anach.) Gerloff et Ettl	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. paradoxa</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Coccomonas orbicularis</i> Stein	–	–	+	–	П	к	Ог	Ал	β
<i>C. platyformis</i> Jane	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>Dysmorphococcus coccifer</i> Korsch.	+	–	–	+	П	=	–	–	–
<i>D. variabilis</i> Takeda	+	–	–	–	Л	=	–	–	β
<i>Gloeomonas kupfferi</i> (Skuja) Gerloff	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>G. mucosa</i> (Korsch.) Ettl	+	+	+	+	П	=	Гб	Ин	–
<i>G. ovalis</i> Klebs	–	–	+	–	П	к	Гб	Ин	β
<i>Hemitoma maendrocystis</i> Skuja	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>Lobomonas ampla</i> Pascher	+	–	–	–	Л	=	–	–	–
<i>L. verrucosa</i> Skuja	+	–	–	–	П	=	–	–	–
<i>Phacotus coccifer</i> Korsch.	–	–	+	–	П	=	И	Ин	–
<i>P. lenticularis</i> (Ehr.) Stein.	+	–	–	–	П	к	И	–	β
<i>P. pallidus</i> Korsch.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Phyllariochloris phacoides</i> (Korsch.) Pasch. et Jahoda	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Pseudocarteria mucosa</i> (Korsch.) Ettl	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Pteromonas aculeata</i> Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>P. aequiciliata</i> (Gicklhorn) Bourelly	–	+	–	–	П	–	–	–	–
<i>P. angulosa</i> (Car.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>P. armata</i> Korsch.	+	+	+	–	Л	=	И	–	–
<i>P. golenkiniana</i> Pasch.	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>P. meyeriana</i> Kabanov	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>P. pseudoangulosa</i> Peterfi	–	–	+	–	Л	=	И	–	–
<i>P. robusta</i> Korsch.	+	+	+	+	Л	=	–	–	–
<i>P. spinosa</i> Nyg.	+	+	–	+	П	=	–	–	–
<i>P. takedana</i> West	–	–	+	–	П	=	Гб	Ин	–
<i>P. tenuis</i> Belcher et Swale	–	+	–	–	П	=	–	–	–
<i>P. torta</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>Selenochloris quadriloba</i> (Korsch.) Ettl	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Sphaerellopsis aulata</i> (Pasch.) Gerloff	–	–	–	+	П	–	–	–	β
<i>S. gloeosphaera</i> (Pascher et Jahoda) Ettl	+	–	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>S. ignata</i> (Korsch.) Ettl	+	–	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>S. velata</i> (Korsch.) Gerloff	+	–	–	–	Л	=	Гб	–	–
<i>Scherffelia defomis</i> Skuja	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>Thorakomonas</i> sp.	–	–	–	+					
Volvocales									
<i>Eudorina cylindrica</i> Korsch.	–	–	+	+	П	=	И	–	о-β
<i>E. echidna</i> Swir.	–	–	+	–	П	=	–	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. elegans</i> Ehr.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>E. illinoisensis</i> (Kofoid) Pascher	+	—	—	—	П	к	И	—	β
<i>Gonium pectorale</i> O.F. Müller	+	—	+	+	П	к	И	—	α
<i>Pandorina charkowiensis</i> Korsch.	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>P. morum</i> (O.F. Müll.) Bory	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>P. smithii</i> Chod.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>Pasherina tetras</i> (Korsch.) Silva	+	—	+	—	П	=	Ог	—	β
<i>Pyrobotrys casinoënsis</i> (Playf.) Silva	—	—	+	—	П	=	Ог	—	—
<i>Volvox aureus</i> Ehr.	+	—	+	+	П	к	И	—	α-β
<i>V. globator</i> Linne	+	—	+	+	П	к	И	—	α-β
Tetrasporales									
<i>Apiocystis caput - medusae</i> (Bohlin) Korsch.	—	—	+	—	Э	=	И	—	—
<i>Cecidochloris adnata</i> (Korsch.) Ettl	—	—	+	—	Э	=	Ог	—	—
<i>Chlamydomonadopsis vermicola</i> (Korsch.) Fott	—	—	+	—	Э	=	—	—	—
<i>Chlorangiopsis piriformis</i> Korsch.	—	—	+	—	Э	=	И	—	—
<i>Chlorophysemia inertis</i> (Korsch.) Pascher	+	—	—	—	Э	=	И	—	—
<i>Paulschulzia pseudovolvox</i> (Schulz) Skuja	+	—	—	+	П	=	Гб	—	—
<i>Pseudosphaerocystis lacustris</i> (Lemm.) Novakova	—	+	+	—	П	к	И	—	—
<i>Tetraspora gelatinosa</i> (Vaucher) Desvaux	+	—	—	—	П	б	Ог	—	о
Chlorococcales									
<i>Acanthosphaera tenuispina</i> Korsch.	+	—	—	+	П	=	И	—	—
<i>A. zachariasii</i> Lemm.	+	—	—	+	П	к	И	—	β
<i>Actinastrum aciculare</i> Playf.	+	+	—	+	П	=	—	—	β
<i>A. fluviatile</i> (Schrod.) Fott	—	—	—	+	П	к	И	—	—
<i>A. gracillimum</i> G.M. Smith	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>A. hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>A. hantzschii</i> var. <i>subtile</i> Wolosz.	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>Ankistrodesmus bibrainus</i> (Reinsch) Korsch.	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>A. densus</i> Korsch.	—	—	+	—	Л	б	Гб	—	о
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	+	—	+	+	Л	к	И	—	β
<i>A. fusiformis</i> Corda	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>A. gracilis</i> (Reinsch) Korsch.	+	—	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>A. spiralis</i> (Turn.) Lemm.	—	—	—	+	Л	к	И	—	β
<i>Ankyra ancora</i> (G.M. Smith) Fott f. <i>ancora</i>	+	—	—	—	П	=	—	—	β
<i>A. ancora</i> f. <i>issajevii</i> (Kisel.) Fott	—	—	—	+	П	к	И	—	β
<i>A. judayi</i> (G.M. Smith) Fott	—	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>A. lanceolata</i> (Kors.) Fott	+	—	—	—	П	=	—	—	—
<i>A. ocellata</i> (Korsch.) Fott	+	+	+	—	П	к	Ог	—	—
<i>A. paradoxioides</i> Cirik	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>Apodochloris simplicissima</i> (Korsch.) Kom.	—	—	—	+	О	к	—	—	—
<i>Bicuspidella sessilis</i> Fott	—	—	+	—	Э	б	И	—	—
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	+	—	+	+	П	к	Гл	—	α-β
<i>Botryosphaerella sudetica</i> (Lemm.) Silva	+	—	—	+	Л	б	Гб	—	—
<i>Characiellopsis skujae</i> (Fott) Kom.	—	—	+	—	Б	к	И	—	—
<i>Characium acuminatum</i> A. Br.	—	—	+	—	Э	к	И	—	—
<i>C. conicum</i> Korsch.	—	—	+	—	Б	к	И	—	—
<i>C. pluricocum</i> Korsch.	—	—	—	+	О	—	—	—	—
<i>C. sieboldii</i> A. Br.	—	+	—	+	О	—	—	—	—
<i>C. strictum</i> A. Br.	—	+	—	—	О	к	—	—	—
<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gern.	—	—	+	—	Л	к	И	Ин	—
<i>C. vulgaris</i> Beij.	+	—	+	+	П	к	Ог	Ин	α-р
<i>Chlorolobion braunii</i> (Näg.) Kom.	—	—	+	+	Л	к	Ог	Ин	—
<i>C. saxatile</i> (Kom.-Legn.) Kom.	—	—	+	—	О	=	—	—	—
<i>Chlorococcum dissectum</i> Korsch.	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>C. infusionum</i> (Schränk) Menegh.	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>C. lobatum</i> (Korsch.) Fritsch et John	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>Chloroplana terricola</i> Hollerb.	—	—	+	—	Э	=	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Closteriococcus viernheimensis</i> Schmidle	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G.M. Smith) Böcher et Swale	+	–	+	+	П	к	И	Ал	–
<i>C. longissima</i> (Lemm.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>Coccomyxa lacustris</i> (Chod.) Pasch.	–	+	+	+	П	б	И	–	о-β
<i>Coelastrum astroideum</i> De-Not.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	β
<i>C. cambricum</i> Arch.	+	–	+	+	Л	б	И	ИН	о
<i>C. cruciatum</i> Schmidle	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>C. indicum</i> Turn.	–	+	+	+	Л	к	Ог	–	–
<i>C. microporum</i> Näg. var. <i>microporum</i>	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>C. microporum</i> var. <i>octaedricum</i> (Skuja) Sodomk.	–	–	–	+	П	к	И	–	–
<i>C. proboscideum</i> Bohl. in Wittr. et Nordst.	+	–	+	+	П	б	Гб	–	о
<i>C. pseudomicroporum</i> Korsch.	+	+	+	–	П	к	И	–	β
<i>C. pulchrum</i> Schmidle	–	+	–	+	П	–	–	–	–
<i>C. reticulatum</i> (Dang.) Senn	+	+	–	+	П	к	И	–	β
<i>C. sphaericum</i> Näg.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	–
<i>Coenochloris</i> cf. <i>diplococca</i> Hind.	–	+	–	–	П	=	–	–	–
<i>C. mucosa</i> (Korsch.) Hind.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. ovalis</i> Korsch.	–	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. piscinalis</i> Fott	+	–	–	+	П	=	–	–	–
<i>C. pyrenoidosa</i> Korsch.	+	+	+	+	П	=	Ог	–	–
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korsch.	–	+	–	–	П	=	–	–	–
<i>C. polycoccus</i> (Korsch.) Hind.	–	+	–	–	П	к	–	–	–
<i>Coenocystis micrococca</i> Kom.	–	–	+	–	П	ст	–	–	–
<i>C. planctonica</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. reniformis</i> Korsch.	–	–	+	+	П	б	Гб	ИН	–
<i>C. subcylindrica</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>Coronastrum chodatii</i> Kom.	+	–	–	–	Л	=	Ог	–	–
<i>C. ellipsoideum</i> Fott	+	+	–	–	Л	=	Ог	–	β
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>C. lauterbornii</i> (Schmidle) Schmidle	–	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. quadrata</i> Morr.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. rectangularis</i> (A. Br.) Gay.	–	+	–	–	П	к	И	–	β-α
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G.S. West	+	+	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Lemm.) Kom.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>C. pulchra</i> (W. et G.S. West) Kom.	–	+	+	–	П	к	И	Ал	β
<i>C. rectangularis</i> (Näg.) Kom.	+	+	+	+	П	к	И	–	β-α
<i>Dactylosphaerium jurisii</i> Hind.	–	+	+	+	П	=	И	Ал	α
<i>Danubia ansa</i> Hind.	+	+	–	–	П	=	И	–	–
<i>Desmatractum indutum</i> (Geitl.) Pasch.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>Dicellula planctonica</i> Svir.	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>Dictyochlorella globosa</i> (Korsch.) Silva	–	+	+	–	П	к	И	ИН	–
<i>D. reniformis</i> (Korsch.) Silva	–	–	+	+	П	=	И	–	–
<i>Dictyococcus mucosus</i> Korsch.	–	+	–	+	П	–	–	–	–
<i>D. pseudovarians</i> Korsch.	+	+	–	+	П	–	–	–	–
<i>Dictyosphaerium anomalum</i> Korsch.	+	–	+	+	П	=	И	–	β
<i>D. chlorelloides</i> (Naum.) Kom. et Perm.	+	–	+	–	Л	к	И	Ац	–
<i>D. ehrenbergianum</i> Näg.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>D. pulchellum</i> Wood var. <i>pulchellum</i>	+	+	+	+	П	к	Ог	ИН	β
<i>D. pulchellum</i> var. <i>minutum</i> Defl.	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>D. simplex</i> Korsch.	+	–	–	–	Л	=	И	–	–
<i>D. sphagnale</i> Hind.	–	–	+	–	П	=	Гб	ИН	–
<i>D. subsolitarium</i> van Goor	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>D. tetrachotomum</i> Printz. var. <i>tetrachotomum</i>	+	–	+	+	П	к	–	–	β-α
<i>D. terachotomum</i> var. <i>fallax</i> Kom.	+	–	–	–	П	ст	–	–	–
<i>Didymocystis bicellularis</i> (Chod.) Kom.	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>D. fina</i> Kom.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>D. incospicua</i> Korsch.	–	–	+	+	П	к	И	–	β
<i>D. inermis</i> (Fott) Fott	+	+	+	+	П	к	И	–	о-β
<i>D. lineata</i> Korsch.	+	+	+	+	Л	к	И	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>D. planctonica</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	—	—	+	—	П	к	И	—	α
<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Br.	—	—	+	+	П	к	И	И _H	о-β
<i>Diplochlois decussata</i> Korsch.	+	—	—	—	П	=	—	—	—
<i>D. hortobagyi</i> Fott	+	—	—	—	П	=	—	—	—
<i>D. lunata</i> (Fott) Fott	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>D. raphidioides</i> Fott	—	—	—	+	П	—	—	—	—
<i>Dispora crucigenioides</i> Printz	—	—	—	+	Л	б	И	И _H	—
<i>Ducellieria chodatii</i> (Ducel.) Teil.	—	—	+	+	П	б	И	И _H	—
<i>Eremosphaera gigas</i> (Arch.) Fott et Kalina	+	—	+	—	П	к	И	И _H	—
<i>Eutetramorus fottii</i> (Hind.) Kom.	+	+	—	+	П	к	И	—	—
<i>E. planctonicus</i> (Korsch.) Bourr.	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>E. polycoccus</i> (Korsch.) Kom.	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>Fotterella tetrachlorelloides</i> Buck.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>Franceia armata</i> (Lemm.) Korsch.	+	—	+	—	П	к	И	И _H	—
<i>F. echidna</i> (Bohl.) Bourr.	+	—	+	+	П	к	Ог	И _H	—
<i>F. elongata</i> Korsch.	+	—	+	—	П	с-а	И	—	—
<i>F. ovalis</i> (France) Lemm.	+	—	+	+	П	к	И	И _H	β
<i>F. polychaeta</i> (Schirsch.) Korsch.	+	—	—	—	П	=	Ог	—	—
<i>Franceia</i> sp.	—	—	+	+					
<i>Fusola viridis</i> Snow	+	—	+	—	Л	к	И	И _H	—
<i>Golenkinia brevispina</i> Korsch.	+	—	+	+	П	=	И	—	—
<i>G. radiata</i> Chod.	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>Golenkiniopsis longispina</i> (Korsch.) Korsch.	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>G. parvula</i> (Voronich.) Korsch.	+	+	+	—	П	к	И	—	—
<i>G. solitaria</i> (Korsch.) Korsch. var. <i>solitaria</i>	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>G. solitaria</i> var. <i>mucosa</i> Korsch.	+	—	—	—	П	=	И	—	—
<i>Golenkiniopsis</i> sp.	—	+	—	—					
<i>Granulocystis helenae</i> Hind.	+	+	—	+	П	=	И	—	β
<i>G. pseudocoronata</i> (Korsch.) Hind.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>G. verrucosa</i> (Roll) Hind.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>Granulocystopsis pseudocoronata</i> (Korsch.) Hind.	—	—	—	+	П	к	И	—	—
<i>Hyaloraphidium arcuatum</i> Korsch.	—	—	+	—	Л	=	И	—	—
<i>H. contortum</i> Pasch.	—	—	+	+	Л	к	И	—	—
<i>H. rectum</i> Korsch.	—	—	+	+	Л	=	И	—	—
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh.	+	—	+	—	Б	к	И	—	β
<i>Keratococcus bicaudatus</i> (A. Br.) Boye-Pet.	—	—	+	—	О	с-а	—	—	—
<i>Kirchneriella aperta</i> Teil.	—	—	—	+	П	к	И	—	—
<i>K. contorta</i> (Schmidle) Bohl. var. <i>contorta</i>	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>K. contorta</i> var. <i>elegans</i> (Playf.) Kom.	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>K. cornuta</i> Korsch.	—	—	+	—	П	=	Ог	—	—
<i>K. diana</i> (Bohl.) Comas var. <i>diana</i>	—	—	+	+	П	ст	—	—	m
<i>K. diana</i> var. <i>major</i> (Korsch.) Comas	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>K. irregularis</i> (G.M. Smith) Korsch. var. <i>irregularis</i>	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>K. irregularis</i> var. <i>spiralis</i> Korsch.	+	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>K. obesa</i> (W. West) Schmidle	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>K. obtusa</i> (Korsch.) Kom.	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>K. rotunda</i> (Korsch.) Hind.	—	+	—	+	Л	к	—	—	—
<i>K. subcapitata</i> Korsch.	+	—	+	+	П	=	Ог	—	—
<i>Komarekia appendiculata</i> Chod.	—	+	—	+	П	—	—	—	—
<i>K. rotundata</i> (Teil.) Fott	—	+	—	—	П	=	—	—	—
<i>Korschikoviella limnetica</i> (Lemm.) Silva	+	+	+	—	Э	к	И	—	—
<i>Korschpalmella microscopica</i> (Korsch.) Fott	—	—	+	—	Л	=	Гб	И _H	—
<i>Lagerheimia balatonica</i> (Scherff. In Kol) Hind.	—	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>L. chodatii</i> Bern.	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>L. ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>L. citrifomis</i> (Snow) Collins	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>L. genevensis</i> (Chod.) Chod.	+	—	+	+	П	к	И	—	β

L. longiseta (Lemm.) Wille	+	–	+	–	П	к	И	–	β
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
L. quadriseta (Lemm.) G.M. Sm.	–	–	–	+	П	к	И	–	β
L. subsalsa Lemm.	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	–
L. wratislaviensis Schröd.	+	–	+	+	П	к	И	–	β
Micractinium appendiculatum Kors.	–	–	+	–	П	к	О _Г	–	–
M. bornhemienae (Conr.) Kors.	+	–	+	+	П	к	О _Г	–	–
M. pusillum Fres.	+	+	+	+	П	к	О _Г	–	β
M. quadrisetum (Lemm.) G.M. Smith	+	+	+	+	П	к	О _Г	–	–
Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
M. circinale (Nyg.) Nyg.	–	–	+	+	П	=	И	А _Л	–
M. contortum (Thur.) Kom. – Legn.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
M. griffithii (Berk.) Kom. – Legn.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
M. irregulare (G.M. Smith) Kom. – Legn.	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	–
M. komarkovae Nyg.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
M. minutum (Näg.) Kom. – Legn.	+	+	+	+	П	к	И	А _Л	β-α
M. mirabile (W. et G.S. West) Pankov	–	–	+	–	П	к	И	–	–
M. obtusum (Korsch.) Kom. – Legn.	–	–	–	+	Л	к	И	А _Ц	о
M. pusillum (Printz) Kom. – Legn.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	β
M. tortile (W. et G.S. West) Kom. – Legn.	–	–	–	+	П	к	И	А _Л	β
Nephrochlamys rotunda Korsch.	–	–	–	+	П	–	И	–	о-β
N. subsolitaria (G.S. West) Korsch	+	–	–	+	П	к	И	–	о-β
N. willeana (Printz) Korsch.	+	+	–	+	П	к	И	–	–
Nephrocystium agardhianum Näg.	+	–	+	+	П	к	И	И _Н	о
N. limneticum (G.M. Smith) G.M. Smith	+	–	+	–	П	к	И	–	–
N. lunatum West	–	+	–	–	П	к	И	И _Н	–
Oocystidium ovale Korsch.	+	–	+	–	П	=	О _Г	–	–
Oocystis borgei Snow.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
O. elliptica W. West	–	–	+	+	П	=	О _Г	–	–
O. lacustris Chod.	+	+	+	+	П	к	О _Г	–	о-β
O. marssonii Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
O. novae-semillae Wille	+	–	+	–	Л	с-а	И	–	–
O. parva W. et G.S. West	+	–	+	+	П	к	И	–	β-α
O. pusilla Hansg.	–	+	+	+	П	=	О _Г	–	–
O. rhomboidea Fott	+	–	–	–	П	=	–	–	–
O. solitaria Wittr. in Wittr. et Nordst	–	–	+	+	П	к	И	А _Ц	β
O. submarina Lagerh. var. submarina	+	+	+	+	П	к	Г _Л	–	–
O. submarina var. variabilis Skuja	–	–	+	–	П	=	–	–	–
Oonephris obesa (W. West) Fott	+	–	+	–	О-Б	к	И	И _Н	–
O. palustris Kom.	–	–	+	–	Л	=	Г _Б	И _Н	–
Paradoxia multiseta Svir.	–	+	+	+	П	к	О _Г	–	–
P. pelletieri Druart. et Reym.	–	–	+	–	П	=	–	–	–
Pediastrum angulosum (Ehr.) ex Menegh.	–	–	+	+	П	б	И	–	о
P. biradiatum Meyen var. biradiatum	+	+	+	+	П	к	И	И _Н	β
P. biradiatum var. longicornutum Gutw.	–	–	–	+	П	к	И	И _Н	–
P. boryanum (Turp.) Menegh. var. boryanum	+	+	+	+	П	к	О _Г	И _Н	β
P. boryanum var. cornutum (Racib.) Sulek	+	–	+	+	П	к	О _Г	И _Н	–
P. boryanum var. longicorne Reinsch	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	–
P. duplex Meyen var. duplex	+	+	+	+	П	к	И	–	β
P. duplex var. clathratum (A. Br.) Lagerh.	–	+	–	–	П	=	–	–	–
P. duplex var. gracillimum W. et G.S. West	+	+	+	+	П	к	И	–	–
P. duplex var. reticulatum Lagerh.	–	–	+	–	П	к	Г _Б	–	–
P. duplex var. subgranulatum Racib.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
P. integrum Näg.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
P. kawraiskyi Schmidle	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	о-β
P. simplex Meyen var. simplex	+	+	+	+	П	к	И	–	о-β
P. simplex var. echinulatum Wittr.	+	+	–	–	П	к	И	–	–
P. tetras (Ehr.) Ralfs	+	+	+	+	П	к	И	–	β
Planctococcus sphaerocystiformis Korsch.	–	–	+	+	П	к	Г _Б	–	–
Planktosphaeria gelatinosa G.M. Smith	+	–	–	–	П	к	И	–	–

Planochloris pyrenoidifera (Korsch.) Kom.	–	–	–	+	Л	–	–	–	–
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Podohedra bicaudata Geitl.	–	–	+	–	Э	=	–	–	–
Polyedriopsis spinulosa (Schmidle) Schmidle	+	–	+	–	П	к	И	–	β
Pseudocharacium acuminatum Korsch.	–	–	+	–	Э	к	И	–	–
Pseudodictyosphaerium fluviatile (Hind.) Hind.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
Quadricoccus ellipticus Hortob.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
Quadrigula closteriodes (Bohl.) Printz	–	–	+	+	П	к	И	ИН	о-β
Q. pfitzeri (Schrod.) G.M. Sm.	–	+	–	+	Л	к	И	–	–
Raphidocelis mucosa (Korsch.) Kom.	–	–	+	+	П	=	Ог	–	–
R. sigmoidea Hind.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
Rayssiella curvata (Bohl.) Kom.	–	–	+	+	П	=	Ог	–	–
Scenedesmus aculeolatus Reinsch	+	+	+	+	Л	к	И	ИН	β
S. acuminatus (Lagerh.) Chod. var. acuminatus	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. acuminatus var. tetrademoides G.M. Smith	+	–	+	–	П	=	–	–	–
S. acutiformis Schrod.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. acutus Meyen	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. aldavei Hegew. et Schnepf	–	+	–	+	П	–	–	–	–
S. antillarum Comas	–	+	–	+	П- О	–	И	–	–
S. apiculatus (W. et G.S. West) Chod.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
S. armatus Chod. var. armatus	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. armatus var. suecicus Uherk.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
S. bernardii G.M. Smith	+	–	–	+	П	–	–	–	β
S. bicaudatus Dedus.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. brasiliensis Bohl. var. brasiliensis	+	+	+	+	Л	к	Ог	–	β
S. brasiliensis var. cinnamomeus Roll	–	–	–	+	Л	к	Ог	–	–
S. brevispina (G.M. Smith) Chod.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	–
S. calyptratus Comas	+	–	+	–	П	=	Гб	ИН	–
S. caudato - aculeolatus Chod.	+	–	+	+	П	к	И	ИН	–
S. circumfusus Hortob.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
S. costato - granulatus Skuja	+	+	+	+	П	к	–	–	β
S. costatus Schmidle	–	–	+	–	П	к	И	ИН	–
S. crassidentatus Peterfi	+	+	–	–	П	б	И	–	–
S. danubialis Hortob.	–	–	+	–	П	=	–	–	–
S. denticulatus Lagerh.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	β
S. dimorphus (Turp.) Kütz.	+	+	–	+	П	к	И	–	β
S. disciformis (Chod.) Fott et Kom.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	β
S. dispar (Breb.) Rabenh.	+	+	+	–	Л	к	Ог	ИН	β
S. ecornis (Ehr.) Chod.	+	+	+	+	П	к	–	–	β
S. ellipsoideus Chod.	–	–	+	+	П	с-а	И	–	–
S. ellipticus (W. et G.S. West) Chod.	–	+	+	+	П	к	–	–	–
S. exaltatus Hortob.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
S. gracilis Matv.	–	–	+	–	П	=	Гб	–	–
S. grahneisii (Heynig) Fott	–	–	–	+	П	к	И	–	–
S. granulatus W. et G.S. West f. granulatus	–	–	+	+	П	к	И	–	–
S. granulatus f. elegans Hortob.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
S. granulatus f. spinosus Hortob.	–	–	–	+	П	к	И	–	–
S. granulatus f. verruco - costatus Hortob.	–	+	–	–	П- О	=	–	–	–
S. gutwinskii Chod. var. gutwinskii	–	–	–	+	П	к	–	–	о-β
S. gutwinskii var. bacsensis Uherk.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
S. gutwinskii Chod. var. heterospina Bodrock.	–	–	+	+	П	=	–	–	–
S. helveticus Chod.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
S. heterocanthus Guerr.	–	–	+	–	Л	ст	–	–	–
S. hystrix Lagerh.	–	+	+	+	П	к	Ог	Ал	β
S. incrassatulus Bohl.	+	+	+	+	П	к	И	ИН	–
S. intermedius Chod. var. intermedius	+	+	+	+	П	к	И	ИН	–
S. intermedius var. acaudatus Hortob.	–	–	+	+	П	к	И	ИН	–
S. intermedius var. balatonicus Hortob.	–	+	+	+	П	к	И	ИН	–

<i>S. lefevrii</i> Defl. var. <i>lefevrii</i>	+	–	+	+	П	к	И	–	β
<i>S. lefevrii</i> var. <i>manguinii</i> Lefev. et Bourr.	–	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>S. linearis</i> Kom.	+	+	–	+	П	к	–	–	о-β
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>S. longispina</i> Chod.	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	–
<i>S. lunatus</i> (W. et G.W. West) Chod.	+	–	–	–	П	ст	И	–	–
<i>S. magnus</i> Meyen	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	о-β
<i>S. morzinensis</i> Defl.	–	–	+	–	П	к	–	–	–
<i>S. nanus</i> Chod.	–	–	+	–	П	к	И	Ин	о-β
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>S. obtusus</i> Meyen var. <i>obtus</i>	+	+	+	+	П	к	И	Ин	β
<i>S. obtusus</i> var. <i>alternans</i> (Reinsch) Comp.	+	+	+	–	П	=	–	–	–
<i>S. opoliensis</i> P. Richt var. <i>opoliensis</i>	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	β
<i>S. opoliensis</i> var. <i>acaudatus</i> Hortob. et Nemeth	–	–	+	–	П	к	Ог	–	–
<i>S. opoliensis</i> var. <i>alatus</i> Dedussenko	–	+	–	–	О- П	к	–	–	–
<i>S. opoliensis</i> var. <i>bicaudatus</i> Hortob.	–	–	+	–	П	–	–	–	–
<i>S. opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemm.	+	+	+	–	П	к	Ог	–	–
<i>S. opoliensis</i> var. <i>mononensis</i> Chod.	+	–	–	–	П	=	–	–	–
<i>S. ovalternus</i> Chod. var. <i>ovalternus</i>	+	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>S. ovalternus</i> var. <i>graevenitzii</i> (Bern.) Chod.	–	–	+	+	П	=	–	–	–
<i>S. parisiensis</i> Chod.	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>S. parvus</i> (G.M. Sm.) Bourr. et Manguin	+	–	–	+	П	=	–	–	–
<i>S. peccensis</i> Uherk.	+	+	+	+	П	=	И	–	–
<i>S. praetervisus</i> Chod.	+	+	+	+	П	к	Ог	–	–
<i>S. protuberans</i> Fritsch	–	–	+	+	П	к	И	Ин	–
<i>S. pseudodenticulatus</i> Hegew. et Schnepf	–	–	+	–	Л	к	–	–	–
<i>S. pseudogranulatus</i> Masj.	–	–	+	–	О- П	=	–	–	–
<i>S. pseudohelveticus</i> Kipj.	–	–	+	+	П	=	И	–	–
<i>S. pseudohystrix</i> Masj.	–	–	+	–	Л	=	–	–	–
<i>S. pseudoopoliensis</i> Hortob.	+	+	–	–	П	=	И	–	–
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadricauda</i> f. <i>quadri- cauda</i>	+	+	+	+	Л	к	Ог	Ин	β
<i>S. quadricauda</i> var. <i>africanus</i> Fritsch. ?	–	+	–	–	П	=	–	–	–
<i>S. quadricauda</i> f. <i>granulatus</i> Hortob.	–	–	–	+	П	к	–	–	–
<i>S. rostrato - spinosus</i> Chod.	+	–	+	+	П	=	Ог	–	β
<i>S. semicristatus</i> Uherk.	+	+	+	–	П	=	И	–	–
<i>S. semipulcher</i> Hortob.	+	+	+	–	П	к	И	–	β
<i>S. sempervirens</i> Chod.	+	+	+	+	П	к	И	Ин	–
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	+	+	+	+	П	к	Ог	–	β
<i>S. smithii</i> Teil.	+	+	+	+	Л	к	–	–	–
<i>S. soli</i> Hortob.	+	+	+	+	П	=	–	–	–
<i>S. sooi</i> Hortob. var. <i>collaris</i> (Hortob.) Hortob.	–	–	+	–	П	=	–	–	–
<i>S. spinoso - aculeolatus</i> Chod.	–	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>S. spinosus</i> Chod.	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>S. striatus</i> Dedus.	+	–	+	+	П	=	–	–	–
<i>S. tenuispina</i> Chod.	+	–	+	–	П	к	И	Ин	–
<i>S. velitaris</i> Kom.	+	–	+	–	П	к	И	Ин	о-β
<i>S. verrucosus</i> Roll	+	+	+	+	П	к	И	Ин	–
<i>S. vesiculosus</i> (Prosk.) Peterfi	–	–	+	–	П	=	–	–	–
<i>Schizochlamydeella delicatula</i> (West.) Korsch.	+	–	–	–	Л	=	–	–	β
<i>Schroederia nitzschoides</i> (G.S. West) Korsch.	+	+	+	–	П	к	И	–	–
<i>S. robusta</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>S. setigera</i> (Schrod.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	–	β
<i>S. spiralis</i> (Printz) Korsch.	+	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>Schroederiella papillata</i> Korsch.	+	–	+	–	П	=	И	–	–
<i>Siderocellis estheriana</i> Hortob.	+	–	–	+	П	–	–	–	–
<i>S. kolkwitzii</i> (Naum.) Fott	–	–	–	+	П	–	–	–	β
<i>S. oblonga</i> (Naum.) Fott	–	+	–	–	П	=	–	–	–

<i>S. ornata</i> (Fott) Fott	+	+	+	+	Л	к	И	—	β
<i>S. sphaerica</i> Hind.	—	+	—	—	П	=	—	—	—
<i>Siderocystopsis fusca</i> (Korsch.) Smale	+	—	—	+	Л	Л	—	—	—
<i>Sorastrum americanum</i> (Bohl.) Schmidle	—	—	—	+	П	к	И	И _Н	—
<i>S. spinulosum</i> Näg.	+	—	+	+	П	к	И	И _Н	о-β
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourr.	+	+	+	+	П	к	И	—	—
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>S. schroeteri</i> Chod.	+	+	+	+	П	к	И	—	о
<i>Tetrachlorella alternans</i> (G.M. Smith) Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>T. coronata</i> (Korsch.) Korsch.	—	—	—	+	П	к	И	—	—
<i>T. incerta</i> Hind.	—	—	+	—	П	=	—	—	—
<i>T. ornata</i> Korsch.	—	—	+	—	П	=	—	—	—
<i>Tetradesmus cumbricus</i> G.S. West var. <i>cumbricus</i>	—	—	+	—	П	к	И	—	—
<i>T. cumbricus</i> var. <i>apiculatus</i> Korsch.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>T. lunatus</i> Korsch.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>T. wisconsinensis</i> G.M. Smith f. <i>sibirica</i> (Printz) Fott et Kom.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. incus</i> (Teil.) G.M. Smith	+	+	+	+	П	к	И	Ал	β
<i>T. limneticum</i> Borge	+	—	+	—	П	к	И	—	о-β
<i>T. longispinum</i> (Perty) Hansg. sensu Gucunski	—	—	+	—	Л	к	Ог	—	—
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. pentaedricum</i> W. et G.S. West	+	—	+	+	П	к	И	—	—
<i>T. triangulare</i> Korsch.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>Tetrallanthos lagerheimii</i> Teil.	—	—	—	+	П	—	—	—	β
<i>Tetrastrum elegans</i> Playf.	+	—	+	+	П	к	И	—	о-β
<i>T. glabrum</i> (Roll) Ahlstr. et Tiff.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. heteracanthum</i> (Nordst.) Chod.	—	—	—	+	П	к	И	—	β
<i>T. komarekii</i> Hind.	—	+	—	+	П	к	—	—	—
<i>T. peterfii</i> Hortob.	—	—	+	—	П	=	—	—	—
<i>T. punctatum</i> (Schmidle) Ahlstr. et Tiff.	—	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. staurogeniaeforme</i> (Schröd.) Lemm.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. triacanthum</i> Korsch.	—	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. triangulare</i> (Chod.) Kom.	—	+	—	+	П	к	—	—	β
<i>Treubaria euryacantha</i> (Schmidle) Korsch.	—	—	+	+	П	—	И	—	—
<i>T. planctonica</i> (G.M. Smith) Korsch.	+	+	+	—	П	к	И	—	β
<i>T. schmidlei</i> (Schröd.) Fott et Kovač	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>T. setigera</i> (Arch.) G.M. Smith	—	+	+	—	П	к	И	—	—
<i>T. triappendiculata</i> Bern.	+	+	+	+	П	к	И	—	—
<i>Trochiscia aciculifera</i> (Lagerh.) Hansg.	+	+	+	+	П	к	Гб	И _Н	о
<i>T. granulata</i> (Reinsh) Hansg.	+	+	+	—	П	=	Ог	—	о
<i>Westella botryoides</i> (W. West) De - Wild.	+	+	+	+	П	к	И	—	β
<i>Willea irregularis</i> (Wille) Schmidle	+	—	+	+	Л	б	И	—	—
Ulothrichales									
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr. - Lavr.	+	+	+	+	П	к	Ог	—	—
<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Agardh	—	—	+	—	Б	к	Ог	—	о-β
<i>Elakatothrix acuta</i> Pasch.	+	—	+	+	П	к	И	—	β
<i>E. gelatinosa</i> Wille	+	—	+	+	П	к	И	—	о
<i>E. genevensis</i> (Reverd.) Hind.	+	+	+	+	Л	к	Ог	И _Н	β
<i>E. pseudogelatinosa</i> Korsch.	—	—	—	+	П	к	И	—	—
<i>E. subacuta</i> Korsch.	+	—	—	—	П	=	Ог	—	о
<i>Gloeotila pelagica</i> (Nyg.) Skuja	+	—	+	+	П	=	И	—	—
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer) Hind.	+	+	+	+	Л	к	И	И _Н	β
<i>K. sempervirens</i> (Chod.) Hind.	—	—	+	—	Л	к	И	—	—
<i>K. spirotaenia</i> (G.S. West) Hind.	+	—	+	—	П	=	Ог	—	β
<i>K. tatrae</i> (Kol.) Hind. var. <i>bratislavensis</i> Hind.	—	—	+	—	П	=	И	—	—
cf. <i>Stichococcus lacustris</i> Chod.	+	—	—	—	П	=	—	—	—
<i>Stichococcus</i> sp.	—	—	—	+					
<i>Stigeoclonium tenue</i> (Ag.) Kütz.	+	—	+	+	Б	к	Ог	—	α

<i>Ulothrix aequalis</i> Kütz.	–	–	–	+	Б	к	И	–	о
<i>U. limnetica</i> Lemm.	–	–	–	+	Л	–	–	–	–
<i>U. mucosa</i> Thuret	–	–	+	–	Б	к	И	–	–
<i>U. subtilissima</i> Rabenh.	–	–	–	+	Б	к	И	–	β
<i>U. tenerima</i> Kütz.	–	–	–	+	Б	к	И	–	–
<i>U. tenuissima</i> Kütz.	–	–	–	+	Б	к	И	–	о
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>U. zonata</i> Kütz.	+	–	+	–	Б	б	И	–	α
<i>Ulothrix</i> sp.	+	+	–	–					
Microsporales									
<i>Microspora stagnorum</i> (Kütz.) Lagerh.	–	–	+	+	П-Б	к	Ог	–	–
<i>M. amoena</i> (Kütz.) Rabenh.	+	–	+	–	Б	к	Ог	–	о
Cladophorales									
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz.	+	–	–	–	Б	=	Ог	Гл	β
Oedogoniales									
<i>Oedogonium</i> sp., sp.	+	–	+	–					
Gonatozygales									
<i>Gonatozygon kinahani</i> (Arch.) Rabenh.	+	–	–	–	Л	б	Ог	–	–
<i>G. monotaenium</i> De Bary	+	–	–	–	Л	к	Гб	–	–
Zygnematales									
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>M. scalaris</i> Hass.	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>M. viridis</i> (Kütz.) Wittrock.	–	–	+	–	Л	к	И	–	β
<i>Mougeotia</i> sp.	–	+	–	+					
<i>Spirogyra calospora</i> Cl.	–	–	+	–	Б	к	Ог	–	β
<i>S. inflata</i> (Vauch.) Rabench.	+	–	+	–	Б	к	Ог	–	–
<i>Spirogyra</i> sp., sp.	–	–	+	–					
<i>Zygnema</i> sp.	+	–	+	–					
Desmidiiales									
<i>Closterium acerosum</i> (Schrank.) Ehr. var. <i>acerosum</i> f. <i>acerosum</i>	+	–	+	–	П	к	И	Ал	α
<i>C. acerosum</i> var. <i>angolense</i> W. et G.S. West	–	–	+	–	Л	к	И	–	–
<i>C. acerosum</i> f. <i>elongatum</i> (Breb.) Kossinsk.	+	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>C. aciculare</i> Tuff. West var. <i>aciculare</i>	+	+	+	–	П	к	И	Ин	β
<i>C. aciculare</i> var. <i>subprunum</i> W. et G.S. West	+	–	+	–	П	=	И	Ин	–
<i>C. acutum</i> (Lyngb.) Breb. var. <i>acutum</i>	+	+	+	+	П	к	Гб	Ин	м
<i>C. acutum</i> var. <i>variabile</i> (Lemm.) W. Krieg.	+	+	–	+	Л	к	И	Ин	β
<i>C. ceratium</i> Perty	+	+	–	+	Л	к	И	–	–
<i>C. exiguum</i> W. et G.S. West	+	–	–	–	П	к	И	–	–
<i>C. gracile</i> Breb.	+	+	+	+	П	к	Гб	–	о
<i>C. juncidum</i> Ralfs	–	–	+	+	П	к	Гб	–	–
<i>C. kuetzingii</i> Breb.	–	–	+	+	П	к	И	–	о
<i>C. lanceolatum</i> Kütz.	–	–	+	–	П	к	Гб	–	–
<i>C. lineatum</i> Ehr.	–	+	–	–	П	к	И	Ин	–
<i>C. macilentum</i> Breb.	–	–	–	+	П	к	–	–	–
<i>C. moniliferum</i> (Bory.) Ehr.	+	–	+	+	П	к	И	–	β
<i>C. parvulum</i> Näg. f. <i>parvulum</i>	–	–	+	+	П	к	И	Ин	β
<i>C. parvulum</i> f. <i>majus</i> W. West	–	–	+	–	П	к	И	Ин	–
<i>C. peracerosum</i> Gay	+	+	+	+	П	к	Ог	Ин	–
<i>C. prunum</i> Breb.	+	–	+	+	П	к	И	Ин	–
<i>C. subulatum</i> (Kütz.) Breb	+	+	–	–	П	к	И	Ин	–
<i>C. tumidulum</i> Gay	+	–	–	–	Л	к	Ог	–	–
<i>C. ulna</i> Focke	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>C. venus</i> Kütz.	+	–	–	–	П	к	И	–	β
<i>Cosmarium asphaerosporum</i> Nordst.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>C. bioculatum</i> Breb. var. <i>bioculatum</i>	–	–	+	–	П	к	И	Ин	–
<i>C. bioculatum</i> var. <i>depressum</i> (Schaarschm.) Schmidle	+	–	+	–	П	к	И	Ин	–
<i>C. botrytis</i> Menegh.	+	+	–	+	Л	к	И	–	β-α

<i>C. contractum</i> Kirchn.	+	+	–	+	П	к	И	–	–
<i>C. dentiferum</i> Corda	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>C. depressum</i> (Näg.) Lund	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>C. formosulum</i> Hoff	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	β
<i>C. granatum</i> Breb.	+	+	–	+	Л	к	Ог	–	–
<i>C. humile</i> (Gay) Nordst.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. impressulum</i> Elfv.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	β
<i>C. kjelmanii</i> Wille	+	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>C. laeve</i> Rabenh.	–	+	–	–	П- О	к	И	И _Н	–
<i>C. margaritifera</i> Menegh.	–	–	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. meneghinii</i> Breb.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>C. moniliiforme</i> (Turp.) Ralfs	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	+	+	+	–	П	к	И	И _Н	β
<i>C. orthogonum</i> Delp.	+	+	–	–	П	=	–	–	–
<i>C. phaseolus</i> Breb.	+	+	+	+	П	к	И	И _Н	–
<i>C. pyramidatum</i> Breb.	–	+	+	–	П	=	И	И _Н	–
<i>C. reniforme</i> (Ralfs) Arch.	–	–	–	+	Л	к	–	–	о
<i>C. subprotumidum</i> Nordst.	–	+	–	+	Л	–	–	–	–
<i>C. subtumidum</i> Nordst.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>C. truncatellum</i> Perty	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	–
<i>C. turpinii</i> Breb. var. <i>turpinii</i>	+	+	+	–	П	к	И	–	о
<i>C. turpinii</i> var. <i>podolicum</i> Gutw.	–	–	+	–	П	к	Ог	–	–
<i>C. undulatum</i> Corda var. <i>undulatum</i>	+	+	+	+	П	к	И	–	–
<i>C. undulatum</i> var. <i>crenulatum</i> (Näg.) Wittr.	–	–	+	–	П	к	Гб	–	–
<i>C. venustum</i> (Breb.) Arch. var. <i>venustum</i>	+	+	–	+	Л	к	Ог	–	–
<i>C. venustum</i> var. <i>hypohexagonum</i> West	–	+	–	–	Л	=	–	–	–
<i>C. wembaerence</i> Schmidle	+	–	–	–	П	к	Ог	И _Н	–
<i>Cosmoastrum brebissonii</i> (Arch.) Pal. - Mordv.	–	–	+	+	П	к	И	И _Н	–
<i>C. echinatum</i> (Breb.) Pal. - Mordv.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>Desmidium schwartzii</i> Ag.	–	–	+	–	П	к	Гб	–	о
<i>Desmidium</i> sp.	–	–	+	–					
<i>Euastrum denticulatum</i> (Kirch.) Gay	+	–	–	–	П	к	Гб	–	о
<i>E. validum</i> W. et G.S. West	–	–	+	–	П	к	Гб	–	–
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Sm.) Breb.	–	–	+	+	П	к	Гб	–	о
<i>Pleurotaenium trabecula</i> (Ehr.) Näg.	+	–	+	+	Л	к	И	–	о
<i>Spondilosium planum</i> (Wolle) W. et G.S. West	+	–	+	+	П	б	И	И _Н	β
<i>S. secedens</i> (De Bary) Arch.	–	–	+	–	Л	к	И	И _Н	β
<i>Stauroastrum arachne</i> Ralfs var. <i>curvatum</i> W. et G.S. West	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>S. boreale</i> W. et G.S. West	+	+	–	–	П	к	–	–	–
<i>S. dejectum</i> Breb.	+	+	+	–	П	к	И	–	–
<i>S. echinulatum</i> Breb.	–	–	+	–	П	к	–	–	–
<i>S. furcigerum</i> Breb.	–	–	–	+	П	к	И	И _Н	о-β
<i>S. gracile</i> Ralfs	+	+	+	+	П	к	И	И _Н	–
<i>S. inflexum</i> Breb.	–	–	+	–	П	к	И	–	–
<i>S. paradoxum</i> Meyen var. <i>paradoxum</i>	+	+	+	+	П	к	И	И _Н	–
<i>S. paradoxum</i> var. <i>parvum</i> West	–	–	+	–	П	к	И		о-β
<i>S. pseudopelagicum</i> W. et G.S. West	–	+	–	–	П	к	Гб	–	–
<i>S. tetracerum</i> Ralfs	–	–	–	+	Л	к	Гб	–	β-о
<i>Staurodesmus dejectum</i> (Breb.) Teil. var. <i>dejectum</i>	–	+	–	+	Л	к	–	–	–
<i>S. dejectum</i> var. <i>acicularis</i> (Breb.) Teil.	–	–	–	+	П	к	И	И _Н	–
<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bourr.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>T. granulata</i> (Roy et Biss.) Bourr.	–	–	+	–	П	к	И	И _Н	–
<i>T. wallichii</i> (Jacobs.) Bourr.	–	–	+	–	Л	к	–	–	–
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Breb.) Kütz. var. <i>antilopaeum</i>	+	–	+	+	Л	б	–	–	–
<i>X. antilopaeum</i> var. <i>crameri</i> Gronbl.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>X. armatum</i> (Breb.) Rabenh.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–
<i>X. cristatum</i> Breb.	–	–	–	+	Л	к	–	–	–

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Обозначения: Экт – экотипы: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезо- и мезофиты. Водохранилища: И – Иваньковское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское. Частота встречаемости (цифры в колонках) : 1 – очень редко, 2 – редко, 3 – умеренно, 4 – часто, 5 – обычно.

Таксоны	Экт	Реки	Озера	Водохранилища					Всего
				все	И	У	Р	Г	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
BRYOPHYTA									
Sphagnaceae									
<i>Sphagnum contortum</i> Schultz	II	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Sph. fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.	II	–	1	1	–	–	1	–	1
<i>Sph. flexuosum</i> Dozy et Molk.	II	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sph. squarrosum</i> Crome	II	1	–	–	–	–	–	–	1
Marchantiaceae									
<i>Marchantia aquatica</i> (Nees) Burgeff	II	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>M. polymorpha</i> L.	IV	2	2	3	3	3	3	3	3
Conocephalaceae									
<i>Conocephalum conicum</i> (L.) Und.	IV	2	–	–	–	–	–	–	1
Ricciaceae									
<i>Riccia fluitans</i> L.	I	2	2	2	2	–	2	2	2
<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	II	–	–	1	1	–	1	–	1
Bryaceae									
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn. et al.	IV	–	–	2	–	–	2	–	2
Fontinaliaceae									
<i>Dichelyma falcatum</i> (Hedw.) Myr.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	I	3	2	3	2	2	2	2	3
<i>F. antipyretica</i> Hedw. var. <i>gracilis</i> (Lindb.) Shimp.	I	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>F. hypnoides</i> Hartm.	III	–	1	2	2	–	2	–	2
Amblystegiaceae									
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	IV	1	–	3	2	2	2	2	2
<i>C. giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	III	–	–	2	–	–	2	2	2
<i>Calliergon megalophyllum</i> Mikut.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	IV	–	1	2	–	–	2	2	2
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	IV	–	2	3	3	3	3	3	3
<i>D. sendtneri</i> (Schimp. ex C.Muell.) Warnst.	IV	–	1	1	–	–	–	1	1
<i>Hydrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn.	III	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Leptodictium riparium</i> (Hedw.) Warnst.	III	3	1	2	–	–	2	–	2
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Guemb. in B.S.G.) Loeske	III	–	1	2	–	–	2	–	2
Grimmiaceae									
<i>Shistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch et Shimp. in B.S.G.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>S. rivulare</i> (Brid.) Podb.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
Brachytheciaceae									
<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp. in B.S.G.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
LYCOPODIOPHYTA									
Isoëtaceae									
<i>Isoëtes lacustris</i> L.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>I. setacea</i> Durieu	I	–	1	–	–	–	–	–	1
EQUISETOPHYTA									
Equisetaceae									
<i>Equisetum arvense</i> L.	V	2	–	3	2	2	3	2	3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. fluviatile</i> L.	II	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>E. x litorale</i> Khl. ex Rupr. (<i>E. arvense</i> x <i>fluviatile</i>)	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>E. palustre</i> L.	IV	3	2	4	4	3	3	3	3
<i>E. pratense</i> Ehrh.	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>E. x torgesianum</i> Rothm. (<i>E. arvense</i> x <i>palustre</i>)	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>E. variegatum</i> L.	IV	–	1	–	–	–	–	–	1
POLYPODIOPHYTA									
Thelypteridaceae									
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	III	1	2	3	3	2	2	2	3
Salviniaceae									
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	I	–	2	–	–	–	–	–	1
MAGNOLIOPHYTA									
Magnoliopsida									
Nymphaeaceae									
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	I	3	5	5	5	5	5	5	5
<i>N. pumila</i> (Timm) DC.	I	1	2	2	1	1	–	2	2
<i>N. x spenneriana</i> Gaudin (<i>N. lutea</i> x <i>pumila</i>)	I	3	–	2	2	2	–	2	3
<i>Nymphaea alba</i> L.	I	1	2	1	1	–	–	–	2
<i>N. x borealis</i> E. Camus (<i>N. alba</i> x <i>candida</i>)	I	2	2	4	4	4	4	4	4
<i>N. candida</i> J. Presl	I	2	3	3	3	3	2	3	3
<i>N. candida</i> x <i>tetragona</i>	I	–	–	1	–	–	–	1	1
Ceratophyllaceae									
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	2	4	5	5	5	5	5	5
Ranunculaceae									
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	I	2	4	4	4	4	4	4	4
<i>B. x felixii</i> Soó (<i>B. circinatum</i> x <i>trichophyllum</i>)	I	2	–	2	2	2	2	–	2
<i>B. kauffmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	I	3	–	1	1	–	–	1	2
<i>B. kauffmannii</i> x <i>trichophyllum</i>	I	4	–	–	–	–	–	–	2
<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch	I	2	1	2	–	–	2	–	2
<i>Caltha palustris</i> L.	III	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Ranunculus flammula</i> L.	IV	1	3	3	3	3	3	3	3
<i>R. gmelini</i> DC.	III	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>R. lingua</i> L.	III	3	4	3	3	3	3	3	4
<i>R. repens</i> L.	IV	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>R. reptans</i> L.	IV	1	1	2	–	2	2	–	2
<i>R. sceleratus</i> L.	IV	3	4	4	4	4	4	4	4
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	V	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Th. flavum</i> L.	V	2	–	2	2	2	2	2	2
<i>Th. lucidum</i> L.	V	–	–	2	2	2	2	2	2
Urticaceae									
<i>Urtica dioica</i> L.	V	3	3	3	3	3	3	3	3
Betulaceae									
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	IV	1	2	2	2	2	2	2	2
<i>A. incana</i> (L.) Moench	IV	3	1	2	2	2	2	2	2
Caryophyllaceae									
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	V	–	–	1	–	–	1	1	1
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	IV	1	–	2	2	2	2	2	2
<i>Psammophyliella muralis</i> (L.) Ikonn.	V	–	–	2	–	–	2	–	2
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>Sagina procumbens</i> L.	V	–	–	2	–	–	2	2	2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	IV	1	2	2	2	—	2	2	2
<i>S. graminea</i> L.	V	—	2	2	2	2	2	2	2
<i>S. hebecalyx</i> Fenzl	V	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. nemorum</i> L.	V	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. palustris</i> Retz.	IV	2	4	4	4	4	4	4	4
Chenopodiaceae									
<i>Chenopodium glaucum</i> L.	IV	—	—	2	—	—	2	2	2
<i>Ch. polyspermum</i> L.	V	1	—	2	2	2	2	2	2
<i>Ch. rubrum</i> L.	V	1	1	2	—	—	3	—	2
Polygonaceae									
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	I	2	4	5	5	5	5	5	5
<i>P. brittingeri</i> (Opiz) Opiz	IV	—	—	2	—	—	2	1	2
<i>P. hydropiper</i> (L.) Spach	IV	2	3	4	4	4	4	4	4
<i>P. x figertii</i> (Beck) Soják (<i>P. hydropiper</i> x <i>lapathifolia</i>)	IV	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>P. hypanica</i> (Klok.) Tzvel.	IV	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray	IV	2	2	3	3	3	3	3	3
<i>P. maculata</i> (Rafin.) A. et D. Löve	IV	1	2	1	1	—	—	1	2
<i>P. minor</i> (Huds.) Opiz	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>P. scabra</i> (Moench) Mold.	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. tomentosa</i> (Schränk.) Bicknell	IV	—	—	3	2	—	3	—	3
<i>Rumex aquaticus</i> L.	III	3	2	3	3	3	3	3	3
<i>R. confertus</i> Willd.	V	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>R. crispus</i> L.	V	2	—	2	2	2	2	2	2
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	III	—	3	3	3	3	2	3	3
<i>R. maritimus</i> L.	IV	1	3	3	2	2	4	2	3
<i>R. pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	V	1	—	2	2	2	2	2	2
<i>R. x fallacinus</i> Hausskn. (<i>R. crispus</i> x <i>maritimus</i>)	V	—	—	1	1	—	—	—	1
<i>R. x salicetorum</i> Rech. (<i>R. crispus</i> x <i>pseudonatronatus</i>)	V	—	—	1	—	—	—	—	1
Elatinaceae									
<i>Elatine hydropiper</i> L.	I	—	3	3	3	3	4	3	3
<i>E. triandra</i> Schkuhr	I	1	1	1	—	—	—	1	1
Brassicaceae									
<i>Cardamine amara</i> L.	III	4	2	3	2	2	2	2	4
<i>C. dentata</i> Schult.	IV	1	2	3	3	3	3	3	3
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	III	3	4	5	5	5	5	5	5
<i>R. x anceps</i> (Wahlenb.) Reichenb. (<i>R. amphibia</i> x <i>sylvestris</i>)	IV	—	—	2	—	—	2	2	2
<i>R. x armoracioides</i> (Tausch) Fuss (<i>R. austriaca</i> x <i>sylvestris</i>)	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>R. brachicarpa</i> (C.A. Mey.) Hayek	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	IV	3	3	4	4	4	4	4	4
<i>R. x sodalis</i> Zapal (<i>R. amphibia</i> x <i>sylvestris</i>)	IV	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	V	2	2	3	3	3	3	3	3
<i>Subularia aquatica</i> L.	I	—	1	—	—	—	—	—	1
Salicaceae									
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	V	1	—	1	1	—	1	—	1
<i>S. x alopecuroides</i> Tausch. (<i>S. fragilis</i> x <i>triandra</i>)	IV	—	—	1	—	1	1	—	1
<i>S. aurita</i> L.	IV	2	—	2	2	2	2	2	2
<i>S. aurita</i> x <i>phylicifolia</i>	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. x bicolor</i> Sm. (<i>S. caprea</i> x <i>phylicifolia</i>)	IV	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>S. burjatica</i> Nas.	IV	2	2	2	—	2	2	2	2
<i>S. burjatica</i> x <i>aurita</i>	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>S. burjatica</i> x <i>cinerea</i>	IV	1	—	1	—	—	—	1	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>S. burjatica</i> x <i>myrsinifolia</i>	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. burjatica</i> x <i>pentandra</i>	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>S. burjatica</i> x <i>triandra</i>	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>S. caprea</i> L.	V	1	–	1	1	–	1	–	1
<i>S. cinerea</i> L.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>S. x coriacea</i> Schleich. (<i>S. aurita</i> x <i>myrsinifolia</i>)	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. fragilis</i> L.	IV	1	1	2	2	–	2	–	2
<i>S. x hexandra</i> Ehrh. (<i>S. alba</i> x <i>fragilis</i> x <i>pentandra</i>)	V	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. x holosericea</i> Willd. (<i>S. cinerea</i> x <i>viminialis</i>)	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>S. x laurina</i> Sm. (<i>S. cinerea</i> x <i>phylicifolia</i>)	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. x livescens</i> Döll (<i>S. aurita</i> x <i>starkeana</i>)	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>S. x multinervis</i> Döll (<i>S. aurita</i> x <i>cinerea</i>)	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>S. myrsinifolia</i> x <i>phylicifolia</i>	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> x <i>triandra</i>	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>S. x myrtoides</i> Döll (<i>S. myrsinifolia</i> x <i>starkeana</i>)	IV	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>S. pentandra</i> L.	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>S. phylicifolia</i> L.	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>S. x reichardtii</i> A. Kern. (<i>S. caprea</i> x <i>pentandra</i>)	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>S. x rubens</i> Schrank (<i>S. alba</i> x <i>fragilis</i>)	IV	1	–	3	3	3	3	3	3
<i>S. x schumanniana</i> Seenren (<i>S. pentandra</i> x <i>triandra</i>)	IV	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>S. x smithiana</i> Hart (<i>S. caprea</i> x <i>viminialis</i>)	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>S. starkeana</i> Willd.	IV	1	–	1	1	1	1	1	1
<i>S. x stipularis</i> Sm. (<i>S. burjatica</i> x <i>viminialis</i>)	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. triandra</i> L.	IV	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>S. x vaudensis</i> Schleich. (<i>S. cinerea</i> x <i>myrsinifolia</i>)	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>S. viminialis</i> L.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
Primulaceae									
<i>Androsace filiformis</i> Retz.	IV	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>Hottonia palustris</i> L.	I	–	1	1	1	1	–	1	1
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	IV	3	3	3	2	2	3	2	3
<i>L. vulgaris</i> L.	IV	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	III	4	4	4	4	4	4	4	4
Convolvulaceae									
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	V	1	–	1	–	–	–	2	1
Grossulariaceae									
<i>Ribes nigrum</i> L.	IV	3	–	1	1	–	–	–	2
<i>R. spicatum</i> Robson	IV	2	–	–	–	–	–	–	1
Saxifragaceae									
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	IV	2	–	1	1	–	–	–	2
Rosaceae									
<i>Comarum palustre</i> L.	III	3	4	4	4	4	4	4	4
<i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch	IV	3	3	4	4	4	4	4	4
<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	IV	–	–	1	–	–	–	2	1
<i>Geum rivale</i> L.	V	2	1	2	2	2	1	2	2
<i>Potentilla anserina</i> L.	V	2	2	3	3	3	3	3	3
Fabaceae									
<i>Lathyrus palustris</i> L.	IV	–	1	2	1	–	1	2	2
<i>L. pratensis</i> L.	V	1	–	1	1	1	1	1	1
<i>Trifolium repens</i> L.	V	1	–	–	–	–	–	–	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Geraniaceae									
Geranium palustre L.	V	1	3	2	2	2	1	2	2
Lythraceae									
Lythrum salicaria L.	III	3	4	4	4	4	4	4	4
Peplis portula L.	IV	–	2	2	1	1	1	1	2
Onagraceae									
Epilobium adenocaulon Hausskn.	IV	4	4	5	5	5	5	5	5
E. adenocaulon x palustre	IV	–	–	1	1	–	–	–	1
E. hirsutum L.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
E. palustre L.	IV	3	4	4	4	4	4	4	4
E. parviflorum Schreb.	IV	1	1	–	–	–	–	–	1
E. pseudorubescens A. Skvortsov	IV	2	–	2	–	–	1	1	2
E. roseum Schreb.	IV	2	1	1	1	–	–	–	2
E. smyrneum Boiss. et Balansa	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
Trapaceae									
Trapa natans L. s. l.	I	–	2	1	1	–	–	–	2
Haloragaceae									
Myriophyllum sibiricum Kom.	I	–	–	2	2	2	–	–	2
M. spicatum L.	I	3	4	5	5	5	5	5	5
M. verticillatum L.	I	1	2	3	2	2	2	3	3
Hippuridaceae									
Hippuris vulgaris L.	III	3	2	3	2	2	2	2	3
Apiaceae									
Angelica archangelica L.	V	1	–	1	–	1	–	1	1
A. sylvestris L.	V	1	–	2	1	2	1	2	2
Cicuta virosa L.	III	3	4	4	4	4	3	4	4
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	III	4	4	5	5	5	5	5	5
Sium latifolium L.	III	3	4	4	4	4	4	4	4
Thyselium palustre (L.) Rafin.	IV	3	2	2	2	2	2	2	3
Valerianaceae									
Valeriana officinalis L.	IV	1	2	2	2	2	2	2	2
Cucurbitaceae									
Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
Lobeliaceae									
Lobelia dortmanna L.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
Menyanthaceae									
Menyanthes trifoliata L.	III	2	4	3	3	3	2	3	3
Rubiaceae									
Galium palustre L.	IV	5	5	5	5	5	5	5	5
G. rivale (Sibth. et Smith) Griseb.	IV	1	–	1	1	–	–	–	1
G. trifidum L.	IV	1	3	2	2	2	2	2	3
G. uliginosum L.	IV	1	3	3	3	3	3	3	3
Boraginaceae									
Myosotis caespitosa K.F. Schultz	IV	2	2	4	3	3	4	4	4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
M. lithuanica (Schmalh.) Bess. ex Dobrocz.	IV	1	1	—	—	—	—	—	1
M. palustris (L.) L.	IV	4	4	4	4	4	3	4	4
Solanaceae									
Solanum dulcamara L.	IV	4	4	4	4	4	4	4	4
Scrophulariaceae									
Limosella aquatica L.	IV	1	3	4	2	2	4	3	3
Pedicularis palustris L.	IV	1	—	2	1	1	2	1	2
Scrophularia nodosa L.	V	2	1	2	1	—	2	1	2
Veronica anagallis-aquatica L.	III	4	3	3	2	2	4	2	4
V. beccabunga L.	III	4	3	3	2	2	3	3	3
V. heureca (M. Fisch.) Tzvel.	IV	—	—	1	—	—	1	—	1
V. longifolia L.	V	2	3	2	2	2	2	2	3
V. scutellata L.	IV	2	3	2	2	—	3	2	3
Lentibulariaceae									
Utricularia australis R. Br.	I	2	1	2	2	—	2	2	2
U. intermedia Hayne	I	—	2	1	—	1	1	—	2
U. minor L.	I	—	2	1	1	1	—	—	2
U. vulgaris L.	I	2	4	3	3	3	3	3	3
Plantaginaceae									
Plantago intermedia DC.	V	2	1	3	2	2	3	2	3
Lamiaceae									
Ajuga reptans L.	V	1	—	—	—	—	—	—	1
Lycopus europaeus L.	IV	3	4	4	4	4	4	4	4
Mentha arvensis L.	IV	4	4	4	4	4	4	4	4
Scutellaria galericulata L.	IV	4	4	5	5	5	5	5	5
S. hastifolia L.	IV	—	—	1	1	—	—	1	1
Stachys palustris L.	IV	2	4	5	5	5	5	5	5
Callitrichaceae									
Callitriche cophocarpa Sendtner	I	3	1	2	2	2	2	2	3
C. hermaphrodita L.	I	1	1	2	2	2	2	2	2
C. palustris L.	I	3	2	4	4	4	4	4	4
Asteraceae									
Bidens cernua L.	IV	2	3	3	3	3	3	3	3
B. frondosa L.	IV	—	—	2	3	2	—	1	2
B. frondosa x radiata	IV	—	—	1	—	1	—	—	1
B. x garumnae Jeaniean et Debray (B. frondosa x tripartita)	IV	—	—	1	—	1	—	—	1
B. radiata Thuill.	IV	—	2	3	2	2	3	3	3
B. tripartita L.	IV	3	3	3	4	4	4	4	4
Cirsium setosum (Willd.) Bess.	V	1	1	3	2	2	3	3	3
Gnaphalium pilulare Wahlenb.	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
G. uliginosum L.	IV	1	3	3	2	2	3	3	3
Inula britannica L.	V	1	3	3	2	2	4	2	3
Petasites frigidus (L.) Cass.	V	—	—	1	—	—	—	1	1
P. hybridus (L.) Gaertn., Mey. et Schreb	V	—	—	1	—	—	—	1	1
P. spurius (Retz.) Reichenb.	IV	1	—	2	—	—	2	2	2
Parmica cartilaginea (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb.	IV	2	3	4	4	4	4	4	4
P. vulgaris Hill.	IV	1	2	1	—	—	1	1	2
Senecio fluviatilis Wallr.	IV	1	—	1	1	—	—	—	1
S. paludosus L.	IV	—	1	—	—	—	—	—	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Sonchus palustris</i> L.	IV	—	—	1	—	—	—	1	1
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M. Lainz	V	—	—	2	—	—	2	1	2
<i>Tussilago farfara</i> L.	V	2	—	2	—	—	2	2	2
Liliopsida									
Butomaceae									
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	3	4	4	4	4	4	4	4
Alismataceae									
<i>Alisma gramineum</i> Lej.	II	—	—	3	2	2	4	1	3
<i>A. lanceolatum</i> With.	II	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	II	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	II	—	1	—	—	—	—	—	1
<i>S. sagittifolia</i> L.	II	4	5	5	5	5	5	5	5
Hydrocharitaceae									
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	I	4	4	5	5	5	5	5	5
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	I	2	5	4	4	4	4	4	4
<i>Stratiotes aloides</i> L.	I	—	4	4	5	5	3	5	4
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	I	—	1	—	—	—	—	—	1
Juncaginaceae									
<i>Triglochin palustre</i> L.	IV	2	3	3	3	3	3	3	3
Potamogetonaceae									
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	I	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. alpinus</i> Balb.	I	3	2	—	—	—	—	—	3
<i>P. x babingtonii</i> A. Benn. (<i>P. lucens</i> x <i>praelongus</i>)	I	2	—	1	1	—	—	—	2
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	I	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>P. x cadburyae</i> Dandy et G. Taylor (<i>P. crispus</i> x <i>lucens</i>)	I	1	—	1	—	—	—	1	1
<i>P. x cognatus</i> Aschers. et Graebn. (<i>P. perfoliatus</i> x <i>praelongus</i>)	I	1	1	1	1	—	—	—	1
<i>P. compressus</i> L.	I	—	4	4	4	4	4	4	4
<i>P. x cooperi</i> (Fryer) Fryer (<i>P. perfoliatus</i> x <i>crispus</i>)	I	—	—	1	—	1	—	1	1
<i>P. coriaceus</i> (Nolte) Fryer	I	—	—	1	1	—	1	—	1
<i>P. crispus</i> L.	I	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>P. x decipiens</i> Nolte (<i>P. lucens</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	3	—	1	—	1	—	1	1
<i>P. x falcatus</i> Fryer (<i>P. graminifolius</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. filiformis</i> Pers.	I	—	1	—	—	—	—	—	1
<i>P. x fluitans</i> Roth (<i>P. lucens</i> x <i>natans</i>)	I	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. friesii</i> Rupr.	I	2	3	2	2	2	2	2	3
<i>P. gramineus</i> L.	I	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. graminifolius</i> (Fries) Fryer	I	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. x griffithii</i> A. Benn. (<i>P. alpinus</i> x <i>praelongus</i>)	I	1	—	1	—	—	—	—	1
<i>P. henningii</i> A. Benn.	I	—	1	1	—	—	—	—	1
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	I	1	2	2	1	—	3	—	2
<i>P. interruptus</i> Kit.	I	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. x involutus</i> (Fryer) H. et J. Groves (<i>P. coriaceus</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	1	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. lacunatus</i> Hagstr.	I	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. x lanceolatifolius</i> (Tiselius) C.D. Preston (<i>P. gramineus</i> x <i>polygonifolius</i>)	I	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>P. longifolius</i> J. Gay	I	1	—	1	—	—	—	2	1
<i>P. lucens</i> L.	I	3	5	5	5	5	5	5	5
<i>P. x meinshausenii</i> Juz. (<i>P. filiformis</i> x <i>vaginatus</i>)	I	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. natans</i> L.	I	4	4	4	4	4	3	4	4
<i>P. x nericius</i> Hagstr. (<i>P. alpinus</i> x <i>gramineus</i>)	I	—	—	1	—	—	1	—	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. x nerviger</i> Wulf. (<i>P. alpinus</i> x <i>lucens</i>)	I	1	–	2	–	–	2	1	2
<i>P. x nitens</i> Web. (<i>P. heterophyllus</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	2	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	I	1	2	2	2	–	1	2	2
<i>P. x olivaceus</i> (<i>P. alpinus</i> x <i>crispus</i>)	I	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. panormitanus</i> Biv.- Bern.	I	–	–	1	–	–	–	1	1
<i>P. pectinatus</i> L.	I	3	4	5	5	5	5	5	5
<i>P. perfoliatus</i> L.	I	4	4	5	5	5	5	5	5
<i>P. praelongus</i> Wulf.	I	2	3	1	–	–	–	1	2
<i>P. x prussicus</i> Hagstr. (<i>P. alpinus</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	2	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x pseudofriesii</i> Dandy et Taylor (<i>P. acutifolius</i> x <i>friesii</i>)	I	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. pusillus</i> L.	I	–	3	3	2	2	2	2	3
<i>P. pusillus</i> x <i>berchtoldii</i>	I	–	–	1	–	–	–	2	1
<i>P. rutilis</i> Wulf.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>P. x serrulatus</i> Schrad. ex Opiz (<i>P. crispus</i> x <i>gramineus</i>)	I	1	–	1	1	–	–	–	1
<i>P. x sparganiiifolius</i> Laest. ex Beurl. (<i>P. gramineus</i> x <i>natans</i>)	I	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>P. x torssanderi</i> (Tiselius) Hagstr. (<i>P. heterophyllus</i> x <i>lucens</i> x <i>perfoliatus</i>)	I	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	I	2	2	2	2	2	2	2	3
<i>P. x undulatus</i> Wulf. (<i>P. crispus</i> x <i>praelongus</i>)	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>P. x vilnensis</i> Galinis (<i>P. gramineus</i> x <i>praelongus</i>)	I	–	–	1	1	–	–	–	1
<i>P. wolfgangii</i> Kihlm.	I	–	–	1	–	–	1	–	1
<i>P. x zizii</i> Mert. et Koch (<i>P. gramineus</i> x <i>lucens</i>)	I	1	1	2	2	–	2	–	2
Zannichelliaceae									
<i>Zannichellia repens</i> Boenn.	I	–	2	3	2	2	3	3	3
Najadaceae									
<i>Caulinia flexilis</i> Willd.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>C. tenuissima</i> (A. Br. ex Magnus) Tzvel.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Najas major</i> All.	I	–	1	1	1	–	–	–	1
Iridaceae									
<i>Iris pseudacorus</i> L.	III	2	3	3	3	3	3	3	3
<i>I. sibirica</i> L.	V	–	–	1	–	–	–	1	1
Juncaceae									
<i>Juncus alpino-articulatus</i> Chaix	IV	–	2	2	–	–	3	–	2
<i>J. ambiguus</i> Guss.	IV	2	–	2	2	2	2	2	2
<i>J. articulatus</i> L.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>J. bufonius</i> L.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>J. bulbosus</i> L.	I	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>J. compressus</i> Jacq.	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>J. effusus</i> L.	IV	2	3	2	2	2	2	2	3
<i>J. filiformis</i> L.	IV	2	3	2	2	2	2	2	3
<i>J. nasantus</i> V. Krecz. et Gontsch.	IV	1	–	1	–	–	–	1	1
<i>J. tenuis</i> Willd.	IV	1	–	1	1	–	1	–	1
Cyperaceae									
<i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz. Ex Link	IV	2	1	1	1	1	–	–	2
<i>Bolboschoenus koshevnikovii</i> (Litv.) A.E. Kozhevnikov	III	–	2	–	–	–	–	–	1
<i>B. maritimus</i> (L.) Palla	III	–	3	2	–	–	2	2	2
<i>Carex acuta</i> L.	III	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>C. acuta</i> x <i>aquatis</i>	III	1	–	1	–	–	1	–	1
<i>C. appropinquata</i> Schum.	IV	–	1	1	1	2	–	–	2
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	III	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. x bogstadensis</i> Kük.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>C. bohémica</i> Schreb.	IV	–	–	1	–	–	2	–	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. cespitosa</i> L.	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>C. cinerea</i> Poll.	IV	1	–	2	2	2	2	2	2
<i>C. contigua</i> Hoppe	V	1	–	1	1	1	1	1	1
<i>C. diandra</i> Schrank	IV	1	2	3	3	3	2	2	3
<i>C. elongata</i> L.	IV	2	2	3	3	3	3	3	3
<i>C. x elytroides</i> Fries	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>C. x friesii</i> Blytt.	III	1	–	1	–	–	–	2	1
<i>C. hirta</i> L.	V	2	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	IV	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	IV	–	1	1	1	–	–	–	1
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	IV	2	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. x pannewitziana</i> Figert.	IV	2	1	1	–	–	–	1	1
<i>C. pseudocyperus</i> L.	IV	2	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. rhynchophysa</i> C.A. Mey.	III	2	–	1	–	–	1	1	2
<i>C. riparia</i> Curt.	III	1	2	2	2	–	2	2	2
<i>C. rostrata</i> Stokes	III	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>C. vesicaria</i> L.	III	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>C. vulpina</i> L.	IV	1	–	2	1	1	1	1	2
<i>Cyperus fuscus</i> L.	IV	–	2	1	–	–	1	1	2
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	III	2	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. austriaca</i> Hayek	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>E. mamillata</i> Lindb. fil.	III	1	1	2	–	1	1	2	2
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. et Schult.	IV	–	–	1	–	–	2	–	1
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	III	4	5	5	5	5	5	5	5
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	III	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Eriophorum polystachyon</i> L.	IV	–	1	2	2	–	2	2	2
<i>Scirpus lacustris</i> L.	II	4	5	5	5	5	5	5	5
<i>S. radicans</i> Schkuhr	IV	1	3	3	2	2	3	3	3
<i>S. sylvaticus</i> L.	IV	5	3	3	3	3	3	3	4
<i>S. tabernaemontani</i> C.C. Gmel.	II	–	2	1	–	1	–	1	2
Poaceae									
<i>Agrostis canina</i> L.	V	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>A. gigantea</i> Roth	V	2	2	3	3	3	3	3	3
<i>A. stolonifera</i> L.	III	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	IV	3	3	4	4	4	4	4	4
<i>A. geniculatus</i> L.	IV	3	2	2	2	2	2	2	3
<i>A. pratensis</i> L.	V	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	IV	–	1	2	1	–	2	2	2
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	V	1	–	2	2	2	2	2	2
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	IV	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	V	–	3	2	2	2	2	2	3
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	IV	2	3	3	3	2	3	3	3
<i>C. phragmitoides</i> Hartm.	IV	1	–	2	–	–	2	2	2
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	IV	–	–	1	–	–	2	–	1
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	III	2	1	1	–	–	1	–	2
<i>Dactylis glomerata</i> L.	V	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	IV	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	V	2	2	3	3	3	3	3	3
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	V	2	–	2	2	–	2	–	2
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	III	5	3	3	3	3	3	3	3
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	II	2	4	5	5	5	5	5	5
<i>G. notata</i> Chevall.	IV	2	1	1	1	–	–	–	2
<i>Glyceria x pedicellata</i> Towns. (<i>G. fluitans</i> x <i>notata</i>)	IV	1	–	–	–	–	–	–	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Hierochloe arctica C. Presl	V	1	—	2	2	2	2	—	2
Leersia oryzoides (L.) Sw.	IV	2	2	3	1	3	1	3	3
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	IV	5	5	5	5	5	5	5	5
Phleum pratense L.	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
Phragmites australis (Cav.) Trin. Ex Steud.	II	3	5	5	5	5	5	5	5
Poa annua L.	V	2	2	2	2	2	2	2	2
P. palustris L.	IV	4	4	4	4	4	4	4	4
P. remota Forsell.	IV	1	—	—	—	—	—	—	1
P. trivialis L.	IV	2	—	1	—	—	2	—	2
Puccinella distans (Jacq.) Parl.	V	1	—	—	—	—	—	—	1
Scolochloa festuacea (Willd.) Link	II	—	4	3	3	3	1	—	3
Zizania aquatica L.	II	—	1	1	—	—	—	1	1
Z. latifolia (Griseb.) Stapf	II	—	1	4	4	4	2	4	3
Araceae									
Acorus calamus L.	III	—	1	3	4	4	2	—	3
Calla palustris L.	III	2	4	4	4	4	3	4	4
Lemnaceae									
Lemna gibba L.	I	1	1	2	2	2	—	2	2
L. minor L.	I	5	5	5	5	5	5	5	5
L. trisulca L.	I	3	5	5	5	5	5	5	5
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	I	3	5	5	5	5	5	5	5
Sparganiaceae									
Sparganium angustifolium Michx.	II	—	1	—	—	—	—	—	1
S. emersum Rehm.	II	5	5	5	5	5	5	5	5
S. erectum L.	II	2	4	4	4	4	4	4	4
S. glomeratum (Laest.) L. Neum.	II	2	1	1	—	1	1	—	2
S. gramineum Georgi	II	—	2	—	—	—	—	—	1
S. microcarpum (Neum.) Raunk.	II	4	—	1	—	1	—	1	3
S. minimum Wallr.	II	2	2	1	—	—	1	—	2
S. neglectum Beeby	II	1	—	—	—	—	—	—	1
Typhaceae									
Typha angustifolia L.	II	1	3	4	4	4	2	4	4
T. latifolia L.	II	3	4	5	5	5	5	5	5

ПРОСТЕЙШИЕ

Царство PROTISTA Haeckel, 1866

Подцарство PROTOZOA Goldfuss, 1818

Тип SARCOMASTIGOPHORA

Honigberg, Balamuth, 1963

Подтип MASTIGOPHORA Diesing, 1886

Класс ZOOMASTIGOPHOREA Calkins, 1909

Отряд CHOANOFLAGELLIDA Kent, 1880

Сем. Monosigidae Bourrelly, 1968

Monosiga angustata Kent, 1880

M. fusiformis Kent, 1880

M. ovata Kent, 1880

Codonosiga botrytis (Ehrenberg) Kent, 1880

C. furcata Kent, 1880

Desmarella irregularis Stokes, 1888

D. moniliformis Kent, 1880

D. pyriformis (Schiller) Bourrelly, 1957

D. sphaeroidea (Schiller) Bourrelly, 1957

Kentrosiga cylindrica Schiller, 1953

K. skujae Schiller, 1953

K. thienemanni Schiller, 1953

Protospongia haeckeli Kent, 1880

Sphaeroeca volvox Lauterborn, 1894

Diplosiga francei Lemmermann, 1914

D. socialis Frenzel, 1892

Phalansterium digitatum Stein, 1878

Сем. Salpingoecidae Bourrelly, 1968

Salpingoeca amphora Kent, 1880

S. amphoridium Clark, 1868

S. clarki Stein, 1878

S. cylindrica Fott, 1953

S. globulosa Zhukov, 1978

S. gracilis Clark, 1868

S. macrostoma Korschikov, 1926

S. massarti De Saedeleer, 1927

S. minuta Kent, 1880

S. ringens Kent, 1880

S. schilleri (Schiller) Starmach, 1968

S. urceolata Kent, 1880

S. urnula Skuja, 1948

S. vaginicola Stein, 1878

Lagenoeca poculiformis Schiller, 1953

L. torulosa Zhukov, 1978

Aulomonas purdyi Lackey, 1942

Stelaxomonas dichotomata Lackey, 1942

Pachyzoeca longicollis Ellis, 1929

Diploeca flava (Korsch) Bourrelly, 1968

D. placita Ellis, 1929

Diplosigopsis siderotheca Skuja, 1948

Отряд BICOSOECIDA Grasse et Deflandre, 1952

Bicosoeca campanulata (Lackey) Bourrelly, 1953

B. conica Lemmermann, 1914

B. crystallina (Lackey) Skuja, 1956

B. cylindrica (Lackey) Bourrelly, 1951

B. kepneri Reynolds, 1927

B. irregularis (Pascher) Bourrelly, 1951

B. lacustris (Clark) Skuja, 1948

B. oculata Zacharias, 1894

B. ovata Lemmermann, 1914

B. paropsis Skuja, 1956

B. petiolata (Stein) Bourrelly, 1951

B. planctonica Kisselew, 1931

B. tubiformis Skuja, 1956

B. socialis (Lauterborn) Skuja, 1956

B. synoica Skuja, 1956

Siluania monomastigida Karpov et al., 1998

Отряд KINETOPLASTIDA Honigberg, 1963

Сем. Bodonidae Bütschli, 1883

Bodo angustatus (Dujardin) Bütschli, 1883

B. caudatus (Dujardin) Stein, 1878

B. curvifilis Griessmann, 1914

B. edax Klebs, 1893

B. globosus Stein, 1878

B. minimus Klebs, 1893

B. mutabilis Klebs, 1893

B. nasutus Skuja, 1939

B. ovatus (Dujardin) Stein, 1878

B. repens Klebs, 1893

B. rostratus (Kent) Klebs, 1893

B. saltans Ehrenberg, 1838

B. spora Skuja, 1956

B. uncinatus (Kent) Klebs, 1893

B. carnivorus Mylnikov, 1987

Parabodo attenuatus Skuja, 1948

P. nitrophilus Skuja, 1948

Pleuromonas jaculans Perty, 1852

Rhynchomonas nasuta (Stokes) Klebs, 1893

Dimastigella mimosa Frolov et al., 1997

Отряд CERCOMONADIDA Mylnikov, 1986

Сем. Cercomonadidae Kent, 1880

Cercomonas activus Mylnikov, 1978

C. agilis (Moroff) Lemmermann, 1910

C. amoebinus Mylnikov, 1985

C. bodo (Meyer) Lemmermann, 1910

C. cometa Hollande, 1942

C. crassicauda (Dujardin) Lemmermann, 1914

C. laciniaegerens Krass., 1886

C. longicauda (Dujardin) Senn, 1900

C. metabolicus Mylnikov, 1978

C. minimus Mylnikov, 1985

C. norrvicensis Skuja, 1956

C. ovatus (Klebs) Lemmermann, 1910

C. plasmodialis Mylnikov, 1985

C. simplex (Moroff) Lemmermann, 1910

C. varians Skuja, 1948

Helkesimastix faecicola Woodcock et Lapage, 1914

Сем. Bodomorphidae Hollande, 1952

Bodomorpha minima Hollande, 1942
B. reniformis Zhukov, 1978

Отряд RHIZOMASTIGIDA Doflein, 1916

Сем. Mastigamoebidae Goldschmidt, 1907

Mastigamoeba invertens Klebs, 1893
M. limax Moroff, 1904
M. reptans Stokes, 1890
Mastigella andiras Skvortzov, 1972
M. commutans (Meyer) Goldschmidt, 1907
M. radicula (Moroff) Goldschmidt, 1907
M. januari (Frenzel) Goldschmidt, 1907
M. polymastix Frenzel, 1897
M. polyvacuolata (Moroff) Goldschmidt, 1907

Отряд RETORTOMONADIDA Grasse, 1952

Chilomastix undulata Skuja, 1956

Отряд DIPLOMONADIDA Wenyon, 1926

Trepomonas agilis Dujardin, 1841
T. angulatus Klebs, 1893
T. communis Klebs, 1893
T. rotans Klebs, 1893
T. simplex Klebs, 1893
T. steini Klebs, 1893
Hexamita caudata (Skuja) Starmach, 1968
H. crassa Klebs, 1893
H. eurykephale Skuja, 1956
H. fissa Klebs, 1893
H. furcata Mylnikov, 1978
H. fusiformis Klebs, 1893
H. inflata Dujardin, 1838
H. mutabilis Mylnikov, 1978
H. pusilla Klebs, 1893
H. rostrata (Klebs) Stein, 1878
H. tremellorani Skuja, 1939
Trigonomonas compressa Klebs, 1893
T. inflata Skuja, 1956
T. tortuosa Skuja, 1956

Отряд TRICHOMONADIDA Kirby, 1947

Сем. Tetramitidae Lemmermann, 1947

Tetramitus descissus Perty, 1852
T. pyriformis Klebs, 1893
T. spinosus Klug, 1936
T. sulcatus Klebs, 1893

Отряд THAUMATOMONADIDA Schirckina, 1987

Thaumatomonas lauterborni De Saedeleer, 1931
Th. seravini Mylnikov et Karpov, 1993

Отряд APUSOMONADIDA Karpov et Mylnikov, 1989

Apusomonas proboscidea Alexeieff, 1924
Amastigomonas caudata Zhukov, 1975

Отряд SPIROMONADIDA Krylov et Mylnikov, 1986

Spiromonas angusta (Dujardin) Alexeieff, 1929

Класс PHYTOMASTIGOPHOREA Calkins, 1909
(беспластинные, гетеротрофные формы)

Отряд CRYPTOMONADIDA Senn, 1909

Cyathomonas truncata Fromental, 1874
Chilomonas oblonga Pascher, 1914
C. paramaecium Ehrenberg, 1838
Katablepharis ovalis Skuja, 1948

Отряд EUGLENIDA Butschli, 1885

Astasia klebsi Lemmermann, 1909
A. longa Pringsheim, 1936
Anisonema acinus Dujardin, 1841
A. ovale Klebs, 1893
A. striatum Klebs, 1893
Entosiphon ovatus Stokes, 1888
E. sulcatum (Dujardin) Stein, 1878
Petalomonas angusta (Klebs) Lemmermann, 1910
P. pusilla Skuja, 1948
Scytomonas pusilla Stein, 1878

Отряд CHRYSOMONADIDA Engler, 1898

Сем. Pedinellidae Pascher, 1910

Pteridomonas pulex Penard, 1890
Actinomonas mirabilis Kent, 1880

Сем. Ochromonadidae Senn, 1900

Spumella affinis Skuja, 1948
S. coronifera Skuja, 1948
S. cylindrica Skuja, 1956
S. dinobryonis Skuja, 1948
S. major Skuja, 1956
S. mediovacuolata Skuja, 1956
S. neglecta Skuja, 1956
S. vivipara (Ehrenberg) Pascher, 1912
S. vulgaris Cienkowski, 1870
Anthophysa vegetans (Müller) Stein, 1878
Dendromonas virgaria (Weisse) Stein, 1878
Histiona aroides Pascher, 1942
H. campanula Penard, 1912
Oicomonas mutabilis Kent, 1880

Сем. Isochrysididae Pascher, 1910

Pseudodendromonas vlki (Vlk) Bourrelli, 1953
Rhipidodendron splendidum Stein, 1878

Виды неопределенного систематического положения

Colponema loxodes Stein, 1878
Phyllomitus apiculatus Skuja, 1948
Collodictyon triciliatum Carter, 1865
Pseudobodo tremulans Griessmann, 1914

Подтип SARCODINA Schmarda, 1871

Надкласс RHIZOPODA Von Siebold, 1845

Класс LOBOSEA Carpenter, 1861

Подкласс Gymnamoebia Haeckel, 1862

Отряд АМОЕБИДА Ehrenberg, 1830

Сем. Amoebidae Diesing, 1848

Amoeba brachiata Dujardin, 1841

A. diffluens Ehrenberg, 1830

A. limax Dujardin, 1841

A. proteus Leidy, 1878

A. verrucosa Ehrenberg, 1838

Hartmanella hyalina (Dangeard) Lepsi, 1960

Astramoeba radiosa (Ehrenberg) Lepsi, 1960

Hyalodiscus foliaceus Lepsi, 1960

Отряд SCHIZOPYRENIDA Singh, 1952

Сем. Naegleriidae Kudo, 1971

Naegleria gruberi Scharding, 1899

Подкласс Testacealobosia De Saedeleer, 1934

Отряд ARCELLINIDA Kent, 1880

Надсем. Arcellacea Ehrenberg, 1843

Сем. Cochliopodiidae De Saedeleer, 1934

Cochliopodium bilimbosum Auerbach, 1856

Сем. Arcellidae Ehrenberg, 1843

Arcella costata Ehrenberg, 1847

A. dentata Ehrenberg, 1830

A. discoides Ehrenberg, 1872

A. hemisphaerica Perty, 1852

A. vulgaris Ehrenberg, 1832

Сем. Centropyxidae Jung, 1942

Centropyxis aculeata Stein, 1857

C. constricta Ehrenberg, 1838

C. ecornis Ehrenberg, 1838

C. marsupiformis Wallich, 1864

C. minuta Deflandre, 1929

Cyclopyxis arcelloides Penard, 1902

Сем. Hyalospheniidae Schulze, 1877

Hyalosphenia cuneata Stein, 1857

Nebela collaris Leidy, 1879

Сем. Diffugiidae Wallich, 1864

Diffugia acuminata Ehrenberg, 1838

D. amphora Leidy, 1867

D. avellana Penard, 1885

D. bacillifera Penard, 1902

D. corona Wallich, 1864

D. elegans Penard, 1890

D. fallax Penard, 1890

D. globulosa Dujardin, 1837

D. hydrostatica lithophila Penard, 1902

D. immanata Jung, 1942

D. lebes Penard, 1893

D. limnetica Levander, 1900

D. lobostoma Leidy, 1879

D. oblonga Ehrenbeerg, 1838

D. oblonga acuminata Ehrenberg, 1838

D. oblonga caudata Štěpanek, 1952

D. oblonga inflata Penard, 1899

D. oblonga longicollis Gassovskij, 1936

D. oblonga oblonga Ehrenberg, 1838

D. scalpellum Penard, 1899

D. urceolata Carter, 1864

Pontigulasia spectabilis Penard, 1902

Сем. Lesguereusiidae Jung, 1942

Lesguereusia modesta Rhumbler, 1895

L. spiralis (Ehrenberg) Štěpanek, 1952

Quadrullella symmetrica Wallich, 1863

Класс FILOSEA Leidy, 1879

Подкласс Testaceafilosia De Saedeleer, 1934

Отряд GROMIDA Claparede, Lachmann, 1859

Надсем. Euglyphacea Wallich, 1864

Сем. Euglyphidae Wallich, 1864

Euglypha acanthophora Ehrenberg, 1843

E. ciliata Ehrenberg, 1848

Pareuglypha reticulata Penard, 1902

Сем. Trinematiidae Hoogenraad, de Groot, 1940

Trinema enchelys Ehrenberg, 1938

Сем. Cyphoderiidae De Saedeleer, 1934

Cyphoderia ampulla Ehrenberg, 1840

C. calceolus Penard, 1899

C. laevis Penard, 1902

C. trochus Penard, 1899

Надкласс ACTINOPODA Calkins, 1909

Класс HELIOZOEAE Haeckel, 1866

Отряд ACTINOPHRYIDA Kühn, 1926

Actinophrys sol Ehrenberg, 1830

Actinosphaerium eichorni Ehrenberg, 1830

Отряд CENTROHELIDA Hartmann, 1913

Сем. Heterophryidae Poche, 1913

Chlamyaster sterni Rainer, 1968

Sphaerastrum focki (Archer) emend. Mikrjukov, 1996

Сем. Raphidiophryidae Bardele, 1957

Raphidiophrys elegans Hertwig et Lesser, 1874

R. viridis Archer, 1867

Polyplacocystis pallida Mikrjukov, 1995

Сем. Acanthocystidae (Claus), Mikrjukov, 1996

Acanthocystis astrakhanensis Mikrjukov, 1993

A. myriospina Penard, 1890

A. pectinata Penard, 1889

A. penardi Wailes, 1925

A. spinifera Greeff, 1869

A. turfacea Carter, 1863

Pterocystis erinaceoides Petersen, Hansen, 1960

P. bortesia Nicholls, 1983

P. schulmani Mikrjukov, 1993

Choanocystis oculata Hertwig et Lesser, 1874

C. lepidula Penard, 1904 ssp. *Rossica* Mikrjukov, 1995

C. rotundata Nicholls, 1983

Raphidocystis lemani Penard, 1901
R. tubifera Penard, 1904

Отряд ROTOSPHAERIDA Rainer, 1968

Lithocolla globosa Schulze, 1874
Pompholyxophrys punicea Archer, 1869

Роды неопределенного систематического положения

Pinaciophora fluviatilis Greeff, 1873
Clathrulina elegans Cienkowski, 1867

Тип CILIOPHORA Doflein, 1901

Класс KINETOFRAGMINOPHOREA

De Puytorac et al., 1974

Подкласс Gymnostomata Bütschli, 1889

Отряд KARYORELICTIDA Corliss, 1974

Сем. Loxodidae Bütschli, 1889

Loxodes magnus Stokes, 1887
L. rostrum Müller 1786
L. striatus Penard, 1917

Отряд PROSTOMATIDA Schewiakoff, 1896

Подотряд Prostomatina Schewiakoff, 1896

Сем. Holophryidae Perty, 1852

Holophrya nigricans Lauterborn, 1908
H. simplex Schewiakoff, 1893

Подотряд Prorodontina Corliss, 1974

Сем. Prorodontidae Kent, 1881

Bursellopsis spumosa (Schmidt) Corliss, 1960
Prorodon discolor Kahl, 1930
P. ovum (Kahl) Foissner, 1983
P. teres (Ehrenberg) Foissner, 1983
P. viridis Kahl, 1927
Pseudoprorodon armatus Kahl, 1930
P. farctus Claparede et Lachmann, 1828
Urotricha pelagica Kahl, 1935

Сем. Colepidae (Ehrenberg) Claparede et Lachmann, 1858

Coleps amphacantus Ehrenberg, 1833
C. hirtus Nitzsch, 1817
C. hirtus var. minor Kahl, 1830

Отряд HAPTORIDA Corliss, 1974

Сем. Enchelyidae Ehrenberg, 1838

Chaenea teres Dujardin, 1841
Enchelyodon farctus Claparede et Lachmann, 1859
Enchelys pupa Schewiakoff, 1893
E. simplex Kahl, 1926
Lacrymaria coronata Claparede et Lachmann, 1858
L. olor Müller, 1776
L. pupula Müller, 1786

Сем. Spathidiidae Kahl, 1929

Perispira ovum Stein, 1859
Spathidium caudatum Wetsel, 1927
S. spathula Müller, 1786

Сем. Tracheliidae Ehrb., 1838

Dileptus anser Müller, 1786
D. cygnus Claparede et Lachmann, 1859
Paradileptus conicus Wenrich, 1929
P. elephantinus Sveç, 1897
P. flagellatus Rousselet, 1890
Teuthophrys trisulcata Corliss, 1979
Trachelius ovum Ehrenberg, 1803
T. gutta Sahrhage, 1915

Сем. Didiniidae Poche, 1913

Askenasia volvox Claparede et Lachmann, 1858
Cyclotrichium limneticum Kahl, 1935
C. viride Gajewskaja, 1933
Monodinium balbianii Faure-Fremiet, 1888
M. balbianii var. rostratum Kahl, 1926
Didinium nasutum Müller, 1786
Mesodinium acarus Stein, 1862
M. pulex Claparede et Lachmann, 1858

Сем. Actinobolinidae Kahl, 1930

Actinobolina radians Stein, 1852
A. vorax Wenrich, 1929

Отряд PLEUOSTOMATIDA Schewiakoff, 1896

Сем. Amphileptidae Bütschli, 1852

Amphileptus claparedei Stein, 1867
A. pleurosigma Stokes, 1884
A. trachelioides Zacharias, 1893
Litonotus cygnus Müller, 1776
L. fasciola Wrzesniowski, 1870
L. lamella (Ehrenberg) Schewiakoff, 1896
Loxophyllum helus Stokes, 1884
L. meleagris Dujardin, 1841

Подкласс Vestibulifera De Puytorac et al., 1974

Отряд TRICHOSTOMATIDA Bütschli, 1889

Подотряд Trichostomatina Bütschli, 1889

Сем. Plagiopylidae Schewiakoff, 1896

Plagiopyla nasuta Stein, 1860

Сем. Marynidae Poche, 1913

Maryna rotunda Dingfelder, 1962
M. rottalensis Gelei, 1950

Отряд COLPODIDA De Puytorac et al., 1974

Сем. Colpodidae Ehrenberg, 1838

Colpoda cucullus Müller, 1786
Tillina magna Gruber, 1880

Подкласс Hypostomata Schewiakoff, 1896

Отряд SYNHYMENIIDA De Puytorac et al., 1974

Сем. Nassulopsidae Deroux, 1979

Nassulopsis elegans Faure-Fremiet, 1959

Сем. Scaphidiodontidae Deroux, 1979

Chilodontopsis caudata Kahl, 1933

Ch. depressa Perty, 1852

Отряд NASSULIDA Jankowski, 1967

Подотряд Nassulina Jankowski, 1967

Сем. Nassulidae De Fromentel, 1874

Nassula aurea Ehrenberg, 1833

N. flava Claparede et Lachmann, 1858

N. ornata Ehrenberg, 1833

N. picta Kahl, 1930

N. tumida Maskell, 1887

Сем. Furgassoniidae Corliss, 1979

Furgassonia laterina Claparede et Lachmann, 1858

F. rubens Perty, 1852

Подотряд Microthoracina Jankowski, 1967

Сем. Microthoracidae Wrzesniowski, 1870

Microthorax sulcatus Engelmann, 1861

Отряд CYRTOPHORIDA Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Подотряд Chlamydodontina Deroux, 1976

Сем. Chilodonellidae Deroux, 1970

Chilodonella uncinata Ehrenberg, 1838

Trithigmostoma cucullulus (Müller) Jankowski, 1968

Phascolodon vorticella Stein, 1859

Сем. Lynchellidae Jankowski, 1968

Gastronauta membranaceus Engelmann, 1875

Отряд DYSTERIINA Deroux, 1976

Сем. Dysteriidae Claparede et Lachmann, 1858

Dysteria navicula Kahl, 1928

Подкласс Suctorina Claparede et Lachmann, 1858

Отряд SUCTORIDA Claparede et Lachmann, 1858

Подотряд Exogenina Collin, 1912

Сем. Podophryidae Haeckel, 1866

Podophrya cyclopum Blochmann, 1895

P. fixa (Müller) Ehrenberg, 1838

Sphaerophrya incolita Jankowski, 1973

S. stokesii Mamaeva, 1979

Сем. Urnulidae Fraipont, 1878

Metacineta mystacina f. *typica* Rieder, 1985

Подотряд Endogenina Collin, 1912

Сем. Acinetidae Stein, 1859

Acineta compressa Claparede et Lachmann, 1861

A. foetida Maupas, 1881

A. grandis Kent, 1881

A. longuifera Batisse, 1967

A. tuberosa Ehrenberg, 1833

Сем. Dendrosomatidae Fraipont, 1878

Dendrosoma radians (Ehrenberg) Corliss, 1979

Staurophrya elegans Zacharias, 1893

Tokophrya cyclopum (Claparede et Lachmann) Blochmann, 1895

T. mollis Bütschli, 1889

T. quadripartita Claparede et Lachmann, 1858

Подотряд Evaginogenina Jankowski, 1975

Сем. Heliophryidae Corliss, 1979

Heliophrya collini De Saedeleer et Tiller, 1930

Класс OLIGOHYMENOPHOREA

De Puytorac et al., 1974

Подкласс Hymenostomata Delage et Herouard, 1896

Отряд HYMENOSTOMATIDA Delage et Herouard, 1896

Подотряд Tetrahymenina Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Сем. Tetrahymenidae Corliss, 1952

Colpidium colpoda Ehrenberg, 1831

Сем. Glaucomidae Corliss, 1971

Glaucoma pyriformis Schewiakoff, 1889

G. scintillans Ehrenberg, 1830

Подотряд Ophryoglenina Canella, 1964

Сем. Ophryoglenidae Kent, 1882

Ophryoglena flava Ehrenberg, 1833

O. tigrina Penard, 1922

Подотряд Penniculina Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Сем. Parameciidae Dujardin, 1840

Paramecium aurelia Ehrenberg, 1838

P. bursaria Ehrenberg, 1838

P. caudatum Ehrenberg, 1838

P. trichium Stokes, 1885

Сем. Frontoniidae Kahl, 1926

Frontonia acuminata Ehrenberg, 1833

F. atra Ehrenberg, 1833

F. leucas Ehrenberg, 1838

Сем. Clathrostomidae Kahl, 1926

Clathrostoma ovum Faure-Fremiet, 1924

Сем. Urocentridae Claparede et Lachmann, 1858

Urocentrum turbo Müller, 1786

Сем. Stokesiidae Roque, 1961

Marituja pelagica Gajewskaja, 1928

M. pelagica f. *minor* Mageikeite, 1971

Stokesia vernalis Wenzich, 1929

Сем. Lembadionidae Jankowski, 1967

Lembadion bullinum Perty, 1852

L. lucens Maskell, 1877

L. magnum Stokes, 1887

Отряд SCUTICOCILIATIDA Small, 1967

Подотряд Philasterina Small, 1967

Сем. Cinetochilidae Perty, 1852

Cinetochilum margaritaceum Perty, 1852

Сем. Urozonidae Gloriere, 1975

Urozona bueschlii Schewiakoff, 1889

Подотряд Pleuronematina Faure-Fremiet in Corliss, 1956

Сем. Pleuronematidae Kent, 1881

Pleuronema coronatum Kent, 1881

P. crassum Dujardin, 1841

Сем. Cyclidiidae Ehrenberg, 1838

Cyclidium glaucoma Müller, 1786

Подкласс Peritricha Stein, 1859

Отряд PERITRICHIDA Stein, 1859

Подотряд Sessilina Kahl, 1933

Сем. Vorticellidae Ehrenberg, 1938

Carchesium pectinatum Zacharias, 1897

C. polypinum Linne, 1758

Haplocaulus anabaena Stiller, 1940

H. pelagica Gajewskaja, 1933

Pseudovorticella nebulifera Müller, 1773

Vorticella campanula Ehrenberg, 1831

V. convallaria Linne, 1758

V. convallaria citrina Müller, 1773

V. fasciculata (Müller) Fromentel, 1874

V. longifillum Kent, 1881

V. microstoma Ehrenberg, 1830

V. natans Kahl, 1935

V. sphaerica d'Udekem, 1864

Zoothamnium arbuscula Ehrenberg, 1839

Z. simplex Kent, 1881

Сем. Astylozoonidae Kahl, 1935

Astylozoon pyriforme Schewiakoff, 1893

Сем. Epistylididae Kahl, 1933

Campanella umbellaria Linne, 1767

Epistylis anastatica Linne, 1766

E. diaptomi Faure-Fremiet, 1905

E. galea Ehrenberg, 1831

E. plicatilis Ehrenberg, 1838

E. rotans Svec, 1897

Rhabdostyla congregata Zacharias, 1903

R. conipes Kahl, 1935

R. pyriformis Perty, 1852

Сем. Operculariidae Faure-Fremiet, 1979

Opercularia articulata Ehrenberg, 1838

O. nutans Ehrenberg, 1838

Сем. Ophrydiidae Ehrenberg, 1838

Ophrydium crassicaule Penard, 1922

O. versatile Müller, 1786

Сем. Vaginicolidae De Fromentel, 1874

Cothurnia canthocampti Stokes, 1884

C. imberbis Ehrenberg, 1838

C. nodosa Claparede et Lachmann, 1858

C. patula Fromentel, 1874

Platycola decumbens Ehrenberg, 1830

P. truncata Fromentel, 1874

Vaginicola crystallina Fromentel, 1874

V. gigantea d'Udekem, 1862

V. ingenta Müller, 1786

V. longipes Stokes, 1894

Класс POLYHYMENOPHOREA Jankowski, 1967

Подкласс Spirotricha Bütschli, 1889

Отряд HETEROTRICHIDA Stein, 1859

Подотряд Heterotrichina Stein, 1859

Сем. Spirostomidae Stein, 1867

Spirostomum ambiguum Müller et Ehrenberg, 1838

S. minus Roux, 1901

S. teres Claparede et Lachmann, 1859

Сем. Metopidae Kahl, 1927

Metopus es Müller, 1786

Сем. Condyllostomatidae Kahl, 1932

Condylostoma vorticella Ehrenberg, 1833

Сем. Climacostomidae Repak, 1972

Climacostomum virens Fhrenberg, 1833

Сем. Stentoridae Carus, 1863

Climacostomum virens Fhrenberg, 1833

Сем. Stentoridae Carus, 1863

Stentor coeruleus Ehrenberg, 1830

St. mulleri Bory St Vincent, 1824

St. polymorphis (Müller) Stein, 1859

St. roeseli Ehrenberg, 1835

Сем. Bursariidae Dujardin, 1840

Bursaria truncatella Müller, 1786

Bursaridium pseudobursaria Faure-Fremiet, 1924

Отряд OLIGOTRICHIDA Bütschli, 1887

Подотряд Oligotrichina Bütschli, 1887

Сем. Halteriidae Claparede et Lachmann, 1858

Halteria grandinella Müller, 1786

Сем. Strombidiidae Faure-Fremiet, 1970

Strombidium conicoides Leegard, 1915

St mirabile Penard, 1916

St sulcatum Claparede et Lachmann, 1859

St. viride Stein, 1859

St viride Stein f. *pelagica* Kahl, 1932

Сем. Strobilidiidae Kahl, 1932

Strobilidium velox Faure-Fremiet, 1924

Подотряд Tintinnida Kofoid et Campbell, 1929

Сем. Tintinnidae Kofoid et Campbell, 1929

Tintinnidium fluviatile Stein, 1833

T. fluviatile f. *cylindrica* Gajewskaja, 1933

Сем. Bursariidae Dujardin, 1840

Bursaria truncatella Müller, 1786

Bursaridium pseudobursaria Faure-Fremiet, 1924

Отряд OLIGOTRICHIDA Bütschli, 1887

Подотряд Oligotrichina Bütschli, 1887

Сем. Halteriidae Claparede et Lachmann, 1858

Halteria grandinella Müller, 1786

Сем. Strombidiidae Faure-Fremiet, 1970

Strombidium conicoides Leegard, 1915

St. mirabile Penard, 1916

St. sulcatum Claparede et Lachmann, 1859

St. viride Stein, 1859

St. viride Stein f. *pelagica* Kahl, 1932

Сем. Strobilidiidae Kahl, 1932

Strobilidium velox Faure-Fremiet, 1924

Подотряд Tintinnida Kofoid et Campbell, 1929

Сем. Tintinnidae Kofoid et Campbell, 1929

Tintinnidium fluviatile Stein, 1833

T. fluviatile f. *cylindrica* Gajewskaja, 1933

T. fluviatile f. *minima* Mamaeva, 1979

T. pusillum Entz, 1909

T. semiciliatum Sterki, 1879

Сем. Codonellidae Kent, 1881

Codonella cratera Leidy, 1887

Tintinnopsis cylindrata Kofoid et Campbell, 1892

Отряд HYPOTRICHIDA Stein, 1859

Подотряд Stichotrichina Faure-Fremiet, 1961

Сем. Spirofilidae Gelei, 1929

Stichotricha aculeata Wrzesniowski, 1870

St. secunda Perty, 1852

Сем. Strongyliidae Faure-Fremiet, 1961

Strongylidium lanceolatum Kowalewski, 1882

Сем. Urostylidae Bütschli, 1889

Urostyla grandis Ehrenberg, 1838

Сем. Holostichidae Faure-Fremiet, 1961

Holosticha mystacea Kahl, 1932

Paruroleptus musculus Kahl, 1932

U. piscis (Müller) Ehrenberg, 1831

U. rattulus Stein, 1859

Сем. Keronidae Dujardin, 1840

Kerona pediculus Blochmann, 1886

Подотряд Sporadotrichina Faure-Fremiet, 1961

Сем. Oxytrichidae Ehrenberg, 1838

Oxytricha ferruginea Stein, 1859

Tachysoma pelionella Stein, 1859

Stylonychia mytilus Ehrenberg, 1838

Сем. Aspidisciidae Ehrenberg, 1838

Aspidisca cicada Claparede et Lachmann, 1858

A. lynceus Ehrenberg, 1830

A. turrita Ehrenberg, 1838

Сем. Euplotidae Ehrenberg, 1838

Euplotes charon Müller, 1786

E. patella Ehrenberg, 1833

МЕЗОФАУНА ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ (1953–2001 гг.)

Обозначения: пл – планктонный, б – бентический, л – литоральный (прибрежный), ф – фитофильный, эвр – эвритопный, эп – эпибионтный на организмах.

Класс КОЛОВРАТКИ – ROTATORIA

Отряд PLOIMIDA

Сем. Notommatidae

Notommata copeus Ehrenberg – л
N. aurita (O.F. Müller) – л, ф
N. glyphura Wulfert – л
N. tripus Ehrenberg – л, ф
Cephalodella gibba (Ehrenberg) – эвр
C. ventripes (Dixon-Nuttall) – л, ф
C. ventripes ventripes (Dixon-Nuttall) – л, ф, эп
C. tenuiseta (Burn) – л
C. hoodi (Gosse) – л
C. carina Wulfert – л, ф
C. gigantea Remane – л
C. forficula (Ehrenberg) – л, ф
C. sterea dentata Donner – л, ф
C. tantilla Myers – л, ф
Taphrocampa selenura Gosse – л, б
Pleurotrocha petromyzon Ehrenberg – л, ф
Monommata astia Myers – л, ф
M. longiseta (O.F. Müller) – л
Eothinia elongata (Ehrenberg) – л
Eosophora najas Ehrenberg – л, ф
Enteroplea lacustris Ehrenberg – л, ф
Drilophaga bucephalus Vejdvosky – эп

Сем. Trichocercidae

Trichocerca cylindrica (Imhof) – эвр
T. capucina (Wierzejski et Zacharias) – эвр
T. bicristata (Gosse) – эвр
T. elongata (Gosse) – л, ф
T. rattus O.F. Müller – эвр
T. rattus rattus O.F. Müller – эвр
T. r. carinata (Ehrenberg) – пл
T. longiseta (Schränk) – эвр
T. iernis (Gosse) – эвр
T. stylata (Gosse) – эвр
T. pusilla (Lauterborn) – эвр
T. parvula Carlin – эвр
T. porcellus (Gosse) – эвр
T. brachyura (Gosse) – эвр
T. taurocephala (Hauer) – л
T. tenuior (Gosse) – л
T. similis (Wierzejski) – эвр
T. rousseleti (Voigt) – эвр
T. bidens (Lucks) – л
T. cavia (Gosse) – л

Сем. Gastropodidae

Gastropus stylifer Imhof – эвр
Ascomorpha ecaudis Perty – эвр
A. agilis Zacharias – пл

Сем. Synchaetidae

Synchaeta pectinata Ehrenberg – эвр
S. tremula (O.F. Müller) – эвр

S. oblonga Ehrenberg – эвр
S. stylata Wierzejski – эвр
S. grandis Zacharias – эвр
S. longipes Gosse – эвр
S. verrucosa Nipkow – пл
S. lakowitziana Lucks – пл
Polyarthra dolichoptera Idelson – эвр
P. vulgaris Carlin – эвр
P. longiremis Carlin – эвр
P. euryptera Wierzejski – эвр
P. luminosa Kutikova – пл
P. major Bruckhardt – эвр
P. minor Voigt – эвр
P. remata Skorikov – эвр
Ploesoma truncatum (Levander) – л
P. triacanthum (Bergend) – эвр
P. lenticulare Herrick – эвр
Bipalpus hudsoni (Imhof) – л

Сем. Dicranophoridae

Dicranophorus forcipatus (O.F. Müller) – ф
D. grandis (Ehrenberg) – ф
D. hercules Wiszniewski – л
Myersinella tetraglena (Wiszniewski) – л

Сем. Asplanchnidae

Asplanchna priodonta Gosse – эвр
A. p. priodonta Gosse – эвр
A. p. helvetica Imhof – л
A. herricki Guerne – эвр
A. henrietta Langhaus – л
A. girodi Guerne – эвр
A. brightwelli Gosse – л
A. sieboldi (Leydig) – эвр
Asplanchnopus multiceps Schrank – л

Сем. Lecanidae

Lecane luna O.F. Müller – эвр
L. crepida Harring – эвр
L. lunaris Ehrenberg – л
L. quadridentata (Ehrenberg) – ф
L. bulla (Gosse) – л
L. unguata (Gosse) – эвр
L. hamata (Stokes) – эвр
L. sulcata (Gosse) – л
L. stenroosi (Meissner) – л
L. cornuta (O.F. Müller) – л
L. flexilis (Gosse) – л, ф
L. rhenana Hauer – л
L. elsa Hauer – л, ф
L. pusilla Harring et Myers – л, ф
L. tenuiseta tenuiseta Harring – л, ф
L. ohioensis (Herrick) – л, ф
L. ludwigii (Eckstein) – л, ф
L. nana (Murray) – л, ф
L. pyriformis (Daday) – л, ф
L. closterocerca (Schmarda) – л, ф
L. arcuata (Bryce) – л, ф

L. mologensis (Bogoslovsky) – л, ф
L. furcata (Murray) – л, ф
L. rugosa (Harring) – л, ф

Сем. Proalidae

Proales doliaris (Rousselet) – пл
P. sigmoidea (Skorikov) – эвр
P. werneckii (Ehrenberg) – эл
P. parasita (Ehrenberg) – эл
P. decipiens (Ehrenberg) – л, ф

Сем. Epiphanidae

Epiphanes senta (O.F. Müller) – пл
E. macroua (Barrois et Daday) – пл
E. brachionus (Ehrenberg) – л
Cyrtonia tuba (Ehrenberg) – л

Сем. Trichotriidae

Trichotria truncata Whitellegge – эвр
T. tetractis Ehrenberg – эвр
T. curta (Skorikov) – л
T. pocillum (O.F. Müller) – эвр
T. similis (Stenroos) – л
Wolga spinifera (Western) – л

Сем. Mytilinidae

Mytilina ventralis (Ehrenberg) – л
M. mucronata (O.F. Müller) – ф
M. m. spinigera (Ehrenberg) – л
M. trigona (Gosse) – эвр
M. crassipes (Lucks) – ф
Lophocharis oxysternon (Gosse) – эвр
L. salpina (Ehrenberg) – л

Сем. Colurellidae

Colurella colurus (Ehrenberg) – ф
C. c. colurus (Ehrenberg) – ф
C. c. compressa Lucks – л
C. gastracantha Hauer – л
C. obtusa (Gosse) – л, ф
C. adriatica (Ehrenberg) – ф
C. uncinata uncinata (O.F. Müller) – л, ф
Lepadella ovalis (O.F. Müller) – ф
L. patella patella (O.F. Müller) – л
L. p. oblonga (Ehrenberg) – л
L. acuminata (Ehrenberg) – эвр
L. ehrenbergi (Perty) – ф
L. rhomboidula (Bryce) – л
L. rhomboides (Gosse) – ф
L. dactyliseta (Stenroos) – ф
L. triptera (Ehrenberg) – л

Сем. Euchlanidae

Diplois daviesiae Gosse – л
Euchlanis dilatata Ehrenberg – эвр
E. lucksiana Hauer – пл
E. oropha Gosse – л
E. contorta (Wulfert) – эл
E. deflexa Gosse – л
E. lyra Hudson – л
E. incisa Carlin – л
E. triquetra Ehrenberg – эвр
E. meneta Myers – эвр

Dipleuchlanis propatula (Gosse) – ф
Eudactylota eudactylota (Gosse) – л, ф

Сем. Brachionidae

Brachionus angularis Gosse – эвр
B. a. angularis Gosse – эвр
B. a. bidens Plate – эвр
B. calyciflorus Pallas – эвр
B. c. calyciflorus Pallas – эвр
B. c. spinosus Wierzejski – эвр
B. c. anuraeiformis Brehm – эвр
B. c. dorcias Gosse – эвр
B. c. amphiceros Ehrenberg – эвр
B. quadridentatus Hermann – эвр
B. q. quadridentatus Hermann – эвр
B. q. cluniorbicularis Skorikov – эвр
B. q. melheni Barrois et Daday – эвр
B. q. zernovi Voronkov – эвр
B. diversicornis (Daday) – эвр
B. d. diversicornis (Daday) – эвр
B. d. homoceros (Wierzejski) – эвр
B. bennini Leissling – пл
B. leydigii Cohn – л
B. leydigii tridentatus (Zernov) – эвр
B. nilsoni Ahlstrom – эвр
B. rubens Ehrenberg – л, ф
B. urceus (Linnaeus) – эвр
B. urceus urceus (Linnaeus) – эвр
B. u. sericus Rousselet – л
B. budapestinensis Daday – пл
Platylas quadricornis (Ehrenberg) – л, ф
P. polyacanthus (Ehrenberg) – пл
P. patulus (O.F. Müller) – л, ф
Keratella hiemalis Carlin – эвр
K. valga (Ehrenberg) – эвр
K. v. monospina (Klausener) – л
K. quadrata (O.F. Müller) – эвр
K. tropica (Apstein) – пл
K. cochlearis (Gosse) – эвр
K. c. cochlearis (Gosse) – эвр
K. c. macracantha (Lauterborn) – пл
K. c. tecta (Gosse) – эвр
K. testudo (Ehrenberg) – пл
K. irregularis (Lauterborn) – пл
Kellicottia longispina (Kellicott) – пл
Notholca cinetura Skorikov – пл
N. acuminata (Ehrenberg) – пл
N. labis Gosse – л
N. caudata Carlin – эвр
N. squamula (O.F. Müller) – пл
N. s. squamula (O.F. Müller) – пл
N. s. frigida Jaschnov – пл
N. s. mulleri Focke – пл
N. s. tenuispina Rivier – пл
N. cornuta Carlin – пл
Anuraeopsis fissa Gosse – пл
A. f. fissa Gosse – л

Отряд MONIMOTROCHIDA

Сем. Flosculariidae

Floscularia ringens (Linnaeus) – эл

Limnias ceratophylli Schrank – л, ф
Ptygura crystallina (Ehrenberg) – л, ф
Lacinularia flosculosa (O.F. Müller) – эл

Сем. Conochilidae

Conochilus unicornis Rousselet – эвр
C. hippocrepis (Schrank) – эвр
Conochiloides natans (Seligo) – эвр
C. coenobasis Skorikov – пл

Сем. Testudinellidae

Testudinella patina (Hermann) – эвр
T. caeca (Parsons) – л
T. incisa (Ternetz) – л
T. emarginula (Stenroos) – л
T. mucronata Gosse – л
Pompholyx sulcata Hudson – эвр
P. complanata Gosse – пл

Сем. Filiniidae

Filinia longiseta (Ehrenberg) – эвр
F. l. longiseta (Ehrenberg) – эвр
F. l. limnetica (Zacharias) – пл
F. terminalis (Plate) – эвр
F. major (Colditz) – пл
F. brachiata (Rousselet) – л

Сем. Hexarthridae

Hexarthra propinqua (Bartos) – л
H. intermedia (Wiszniewski) – л
H. mira (Hudson) – л

Отряд PAEDOTROCHIDA

Сем. Collothecidae

Collotheca pelagica (Rousselet) – эвр
C. mutabilis (Hudson) – эвр
C. atrochoides (Wierzejski) – л
C. ornata (Ehrenberg) – л
C. ornata cornuta (Dobie) – эвр
C. balatonica Varga – л
C. campanulata (Dobie) – л
Stephanoceros fimbriatus (Goldfuss) – л

Сем. Atrochidae

Acyclus trilobus (Lucks) – л

Отряд BDELLOIDA

Сем. Philodinidae

Philodina inopinata Milne – л
Dissotrocha macrostyla (Ehrenberg) – л
D. aculeata (Ehrenberg) – л
Rotaria rotatoria Pallas – эвр
R. neptunia (Ehrenberg) – л, ф
R. neptunoida Harring – л, ф

Сем. Adinetidae

Adineta gracilis Janson – л, ф

Сем. Habrotrochidae

Habrotrocha rosa Donner – л

Класс РАКООБРАЗНЫЕ – CRUSTACEA

Отряд DAPHNIFORMES

Сем. Sididae

Sida crystallina (O.F. Müller) – л
Limnosida frontosa Sars – эвр
Diaphanosoma brachyurum (Lievin) – эвр

Сем. Holopediidae

Holopedium gibberum Zaddach – пл

Сем. Daphniidae

D. pulex (De Geer) – л
D. cristata Sars – пл
D. longiremis Sars – пл
Daphia cucullata Sars – пл
D. longispina O.F. Müller – пл
D. galeata Sars – пл
D. hyalina (Leydig) – пл
Simocephalus vetulus (O.F. Müller) – л, ф
S. expinosus (De Geer) – л, ф
S. serrulatus (Koch) – л, ф
Ceriodaphnia pulchella Sars – эвр
C. quadrangula (O.F. Müller) – эвр
C. dubia (Richard) – л
C. reticulata (Jurine) – л
C. megops Sars – ф
Scapholeberis mucronata (O.F. Müller) – л

Сем. Moinidae

Moina micrura Kurz – л
M. brachiata (Jurine) – л

Сем. Macrothricidae

Macrothrix laticornis (Fischer) – л, б
M. hirsuticornis Norman et Brady – б, ф
M. spinosa King – л, ф
M. groenlandica Lilljeborg – л, б
M. rosea (Lievin) – л, ф
Ophryoxus gracilis Sars – ф
Drepanothrix dentata (Eurén) – б
Bunops serricaudata (Daday) – б
Acantholeberis curvirostris (O.F. Müller) – б
Lathonura rectirostris (O.F. Müller) – л

Сем. Ilyocryptidae

Ilyocryptus sordidus (Lievin) – л
I. agilis Kurz – б
I. acutifrons Sars – б
I. cornutus Mordukhai-Boltovskoi et Chirkova – эвр

Сем. Chydoridae

Eurycercus lamellatus (O.F. Müller) – л, ф
Pleuroxus aduncus (Jurine) – л, ф
P. trigonellus (O.F. Müller) – эвр
P. truncatus (O.F. Müller) – л, ф
P. uncinatus Baird – л, ф
Picripleuroxus striatus (Schoedler) – л, б
P. laevis (Sars) – л, ф
Kurzia latissima Kurz – л, ф
Alonella nana (Baird) – л, ф
A. excisa (Fischer) – л, ф
A. exigua (Lilljeborg) – л, ф

Disparalona rostrata (Koch) – л, б
 Rhynchotalona falcata (Sars) – л, б
 Chydorus sphaericus (O.F. Müller) – эвр
 C. gibbus Sars – эвр
 C. ovalis Kurz – л
 Pseudochydorus globosus (Baird) – л
 Anchistropus emarginatus Sars – л, эл
 Alona rectangula Sars – эвр
 A. quadrangularis (O.F. Müller) – л
 A. guttata Sars – л, ф
 A. costata Sars – л, б
 A. karelica Stenroos – л, б
 A. protzi Hartwig – л, б
 Acroperus elongatus (Sars) – л
 A. harpae (Baird) – л, ф
 Camptocercus rectirostris Schoedler – ф
 C. lilljeborgi Schoedler – ф
 C. fennicus Stenroos – ф
 Graptoleberis testudinaria (Fischer) – л, ф
 Leydigia leydigi (Schoedler) – б
 L. acanthocercoides (Fischer) – б
 Biapertura affinis (Leydig) – б
 Monospilus dispar Sars – б
 Tretocephala ambigua (Lilljeborg) – л, ф
 Oxiurella tenuicaudis (Sars) – б

Сем. Bosminidae

Bosmina longirostris (O.F. Müller) – эвр
 B. coregoni Baird – пл
 B. c. coregoni Baird – пл
 B. c. gibbera (Schoedler) – пл
 B. c. thersites Poppe
 B. c. kessleri Uljanin – пл
 B. longispina Leydig – пл
 B. l. longispina Leydig – пл
 B. l. obtusirostris Sars – пл
 B. crassicornis P.E. Müller – пл
 Bosminopsis deitersi Richard – пл

Отряд POLYPHEMIFORMES

Сем. Polyphemidae

Polyphemus pediculus (Linnaeus) – л

Сем. Cercopagidae

Bythotrephes longimanus Leydig – пл

Отряд LEPTODORIFORMES

Сем. Leptodoridae

Leptodora kindtii (Focke) – пл

Отряд COPEPODA

Сем. Cyclopidae

Macrocylops albidus (Jurine) – л, б
 M. fuscus (Jurine) – л
 M. distinctus (Richard) – л
 Eucyclops serrulatus (Fischer) – эвр
 E. macrurus (Sars) – л
 E. macruroides (Lilljeborg) – л
 Paracyclops fimbriatus (Fischer) – л, б
 P. affinis (Sars) – б
 P. poppei (Rehberg) – л, б
 Ectocyclops faleratus (Koch) – л, б
 Cyclops vicinus Uljanin – эвр

C. kolensis Lilljeborg – эвр
 C. strenuus Fischer – эвр
 C. insignis Claus – эвр
 C. lacustris Sars – эвр
 C. abyssorum Sars – эвр
 C. furcifer Claus – л
 C. scutifer Sars – эвр
 Megacyclops viridis (Jurine) – эвр
 M. gigas (Claus) – л, б
 Acanthocyclops vernalis (Fischer) – эвр
 A. robustus (Sars) – эвр
 A. americanus (Marsh) – эвр
 A. a. americanus (Marsh) – эвр
 A. a. spinosus Monchenko – эвр
 A. capillatus (Sars) – л
 Diacyclops bicuspidatus (Claus) – л
 D. bisetosus (Rehberg) – л
 D. languidoides (Lilljeborg) – л
 Metacyclops gracilis Lilljeborg – эвр
 Microcyclus varicans (Sars) – л
 M. bicolor (Sars) – л
 Mesocyclops leuckarti (Claus) – эвр
 Thermocyclops crassus (Fischer) – эвр
 T. oithonoides (Sars) – эвр
 T. rylovi (Smirnov) – л
 T. dybowskii (Lande) – л

Сем. Temoridae

Eurytemora velox (Lilljeborg) – эвр
 E. lacustris (Poppe) – эвр
 E. gracilis (Sars) – эвр
 E. affinis (Poppe) – эвр
 Heterocope appendiculata Sars – пл
 H. caspia Sars – пл
 H. saliens (Lilljeborg) – пл

Сем. Diaptomidae

Eudiaptomus gracilis (Sars) – пл
 E. graciloides (Lilljeborg) – пл
 Hemidiaptomus amblyodon (Marenzeller) – л
 Acanthodiaptomus denticornis (Wierzejski) – л

Сем. Ectinosomidae

Ectinosoma abrau (Kritschagin) – л, б

Сем. Ameiridae

Nitocrella hibernica (Brady)

Сем. Canthocamptidae

Canthocamptus staphylinus (Jurine) – эвр
 Paracamptus schmeili (Mrazek) – эвр
 Bryocamptus minutus (Claus) – л, б
 Attheyella crassa (Sars) – эвр
 A. northumbria (Brady) – л, б
 A. nordenskjoldi volgensis Borutzky – л, б
 Elaphoidella gracilis (Sars) – л, б
 E. bidens (Schmeil) – эвр
 Moraria schmeili Van Douwe – эвр

Сем. Laophontidae

Laophonte mohammed Blanchard et Richard – л, б

Сем. Cletodidae

Nannopus palustris Brady – л, б

МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Обозначения: б – бентический, п – пелофильный, пс – псаммофильный, пс-п – псаммопелофильный, ф – фитофильный, л – литофильный, эвр – эвритоппный, эп – эпибионтный на организмах, пф – перифитонный (в обрастаниях), пар – паразитирующий.

Класс HYDROZOA

Сем. Hydridae

Hydra vulgaris Pallas – б, ф
H. viridissima Pallas – б, ф
H. oligactis (Pallas) – б, ф

Класс TURBELLARIA

Отряд CATENULIDA

Сем. Stenostomidae

Stenostomum leucops (Ant. Dug.) – б, ф

Отряд MACROSTOMIDA

Сем. Microstomidae

Microstomum lineare (Müll.) – б, ф

Сем. Macrostomidae

Macrostomum rostratum Papi – б, ф
M. distinguendum (Papi) – б, ф

Отряд PROLECITHOPHORA

Сем. Plagiostomidae

Plagiostomum lemani (Pless.) – ф

Отряд RHABDOCOELA

Сем. Polycystididae

Gyratrix hermaphroditus Ehrenberg – б, ф

Сем. Typhloplanidae

Typhloplana viridata (Abildg.) – б, ф
Castrada armata (Fuhm.) – б, ф
C. hofmanni M. Braun – б, ф
C. intermedia (Volz) – б, ф
C. lanceola (M. Braun) – б, ф
C. neocomensis Volz – б, ф
C. viridis Volz – б, ф
Strongylostoma elongatum Hofst. – б, ф
S. radiatum (Müll.) – б, ф
S. simplex Meix. – б, ф
Rhynchomesostoma rostratum (Müll.) – б, ф
Olisthanella obtusa (M. Sch.) – б
O. palmeni Nas. – б
O. truncula (O. Schm.) – б, ф
Mesostoma craci Schm. – б, ф
M. ehrenbergii (Focke) – б, ф
M. lingua (Abildg.) – б, ф
M. productum (O. Schm.) – б, ф
M. punctatum M. Braun – б, ф
M. tetragonum (Müll.) – б, ф
Bothromesostoma essenii M. Braun – б, ф
Phaenocora typhlops (Vejd.) – б, ф

Сем. Dalyelliidae

Castrella truncata (Abildg.) – ф
Microdalyellia armigera (O. Schm.) – б, ф
M. brevispina (Hofst.) – б, ф
M. fairchildi (Graff) – б, ф
M. picta (O. Schm.) – б, ф
Dalyellia penicilla (M. Braun) – б, ф
D. viridis (Shaw) – б, ф
Gieysztoria cuspidata (O. Schm.) – п
G. chlynovica (Nas.) – б, ф
G. expedita (Hofst.) – эвр
G. rubra (Fuhm.) – б, ф
G. zykovii (Nas.) – б, ф

Отряд TRICLADIDA

Сем. Dendrocoelidae

Dendrocoelum lacteum (Müll.) – б, ф

Сем. Planariidae

Planaria torva Müll. – б, ф

Сем. Dugesidae

Dugesia lugubris (Schm.) – б, ф
Polycelis nigra (Müll.) – б, ф
P. tenuis Ijima – б, ф

МОЛЛУСКА

Класс GASTROPODA

Сем. Viviparidae

Viviparus contectus (Millet) – ф, пс
V. viviparus (L.) – лт, пс, п

Сем. Valvatidae

Valvata piscinalis (Müller) – лт, пс, п, ф
V. depressa C. Pf. – лт, пс, п, ф
V. ambigua (West.) – лт, пс, п, ф
V. profunda Cless. – фт, пс, п, ф
V. pulchella (Stud.) – ф
V. cristata (Müller) – ф

Сем. Bithyniidae

Bithynia tentaculata (L.) – лт, пс, п, ф
B. leachi (Shepp.) – ф
B. troscheli (Paasch.) – ф
Marstoniopsis steini (Martens) – пс-п

Сем. Lithoglyphidae

Lithoglyphus naticoides Pfeiffer – лт, пс

Сем. Acroloxidae

Acroloxus lacustris (L.) – ф

Сем Lymnaeidae

Lymnaea stagnalis (L.) – ф, лт
L. (Radix) auricularia (L.) – ф, лт
L. (R.) fusca (Pfeifer) – ф, лт
L. (R.) lagotis (Schranck) – ф, лт
L. (R.) patula (Da Costa) – ф, лт
L. (R.) ovata (Drap.) – ф, лт
L. (R.) peregra Müller – ф, лт
L. (Galba) atra (Schranck) – ф, лт
L. (G.) glabra (Müller) – ф, лт
L. (G.) palustris (Müller) – ф, лт
L. (G.) taurica (Cless.) – ф, лт
L. (G.) truncatula (Müller) – ф, лт
L. (Myxas) glutinosa (Müller) – ф, лт

Сем. Physidae

Aplexa hypnorum L. – ф
Physa fontinalis L. – ф
P. taslei Bgt. – ф

Сем. Bulinidae

Planorbarius grandis Dunk. – ф, лт
P. corneus (L.) – ф, лт
P. purpura (Müller) – ф, лт
P. banaticus (Lang.) – ф, лт
P. stenostoma (Bgt.) – ф, лт

Сем. Planorbidae

Ancylus fluviatilis Müller – ф, лт
Anisus spirorbis (L.) – ф, лт
A. septemgyratus (Rssm.) – ф, лт
A. leucostoma Millet – ф, лт
A. (Bathyomphalus) contortus L. – ф, лт
A. (Costorbis) strauchianus Cless. – ф, лт
A. (Disculifer) vorticalus Troschel – ф, лт
A. (D.) vortex L. – ф, лт
Gyraulus dazuri Morch. – ф, лт
G. gredleri (Bielz) – ф, лт
G. albus (Müller) – ф, лт
G. stelmachotius Bgt. – ф, лт
G. draparnaldi Shepp. – ф, лт
G. acronicus (Fer.) – ф, лт
G. laevis (Adler) – ф, лт
Gyraulus (Armiger) cristata L. – ф, лт
G. (A.) bielzi (Kimak) – ф, лт
Choanomphalus riparius (West.) – ф, лт
Hippeutis complanatus (L.) – ф, лт
H. euphaea (Bgt.) – ф, лт
Planorbis carinatus Müller – ф, лт
P. planorbis (L.) – ф, лт
Segmentina nitida (Müller) – ф, лт

Класс BIVALVIA

Сем. Unionidae

Unio pictorum (L.) – п, пс
U. longirostris Rossm. – п, пс
U. behningi Starob. et Pir. – п, пс
U. ovalis (Mont.) – п, пс
U. tumidus Philips. – п, пс
U. crassus Philips. – п, пс
Anodonta cygnea (L.) – п, пс

A. cellensis (Schrot.) – п, пс
A. stagnalis (Gmel.) – п, пс, ф
A. astrachanica Starob. et Pir. – пс
A. piscinalis Nils. – пс
A. ponderosa Pfeiffer. – пс
Pseudoanodonta complanata Rossm. – пс
P. anatina (L.) – пс

Сем. Pisidiidae

Sphaerium corneum (L.) – п, пс
S. nitidum Cless. – п, пс
Amesoda solida (Norm.) – п, пс
A. scaldiana (Norm.) – п, пс
A. draparnaldi (Cless.) – п, пс
Sphaeriastrum rivicola Lamarck – п, пс
Musculium hungaricum (Hazay) – п, ф
M. creplini (Dunk.) – п, ф
M. clessini Cless. – п, ф
Pisidium amnicum (O.F. Müller) – п, пс
P. inflatum Merg. – п, пс
Euglesa acuminata (Cless.) – п, пс
E. behningi Starob. et Pir. – п, пс
E. bogemica (West.) – п, пс
E. casertana (Poli) – п, ф
E. conica (Band.) – п, пс
E. crassa (Stell.) – п, пс
E. difficilis Starob. et Pir. – п, пс
E. dupuiana (Norm.) – п, пс
E. infirmicostata Starob. et Pir. – п, пс
E. henslowana (Shepp.) – п, пс
E. hibernica West. – п
E. globularis (Cless.) – п, пс
E. humerosa Starob. et Pir. – п, пс, ф
E. lilljeborgi (Cless.) – пс
E. milium (Held) – п
E. musculiformis Starob. et Pir. – п, пс
E. nitida (Jenyns) – п, пс
E. obtusalis (Lamarck) – ф
E. ostroumovi Starob. et Pir. – п, пс
E. personata (Malm) – п, ф
E. ponderosa (Stelf.) – пс, п
E. pulchella (Jenyns) – п
E. subtruncata (Malm) – п, ф
E. suecica (Cless.) – п, пс
E. supina (A. Schm.) – п, пс
E. supiniiformis Starob. et Pir. – п
E. tenuisculpta Starob. et Pir. – пс, п
E. volgensis Starob. et Pir. – пс, п
Neopisidium alpinum (Odh.) – пс, п
N. conventus Cless – пс, п
N. moitessierianum (Palad.) – пс, п
N. stelfoxi Starob. et Pir. – пс, п
N. tenuilineatum (Stelf.) – пс, п
N. torquatum (Stelf.) – пс, лт

Сем. Dreissenidae

Dreissena polymorpha Pall. – пс, лт, эпи
D. bugensis Andrussow – пс, лт, эпи

Класс POLYCHAETA

Hypania invalida Grube – пс-п, п, эпи

Класс OLIGOCHAETA

Сем. Aeolosomatidae

- Aeolosoma hemprichi Ehrenberg – ф
A. quaternarium Ehrenberg – ф
A. neveum Leydig – ф
A. headleyi Beddard – ф
A. variegatum Vejdovsky – ф
A. tenebrarum Vejdovsky – ф
A. travancorensis Aiyer – ф

Сем. Naididae

- Stylaria lacustris (L.) – ф
Arcteonais lomondi (Martin) – п
Ripistes parasita (Schmidt) – ф
Vejdovskyella comata (Vejdovsky) – п
V. intermedia (Bretscher) – п
Slavina appendiculata (d' Udekem) – ф
Dero digitata (O.F. Müller) – ф
D. obtusa d' Udekem – ф
D. dorsalis Ferroniere ф
Aulophorus furcatus (O.F. Müller) – п
Nais pseudobtusa Pig. – ф
N. barbata O.F. Müller – ф
N. simplex Piguet – ф, п
N. communis Piguet – ф, п
N. elinguis O.F. Müller – ф, п
N. behningi Michaelsen – ф, п
N. variabilis Piguet – ф, п
N. pardalis Piguet – ф
N. bretscheri Michaelsen – п
Specaria josinae (Vejdovsky) – п
Piguetiella blanci (Piguet) – п
Haemonais waldvogeli Bretscher – п
Ophidonais serpentina (O.F. Müller) – ф, п
Uncinais uncinata (Oersted) – ф, п
Paranais simplex Hrabe – ф
Amphichaeta leydigi Tauber – п
Chaetogaster distrophus (Gruith.) – ф, п
C. diaphanus (Gruith.)
C. langi Bretscher – п
C. limnaei Bretscher – ф
C. setosus Svetlov – п
Pristina foreli Piguet – ф
P. longiseta Ehrenberg – ф, п
P. aquiseta Bourne – ф
Pristinella amphibiotica Lastockin – ф
P. bilobata (Bretscher) – ф, п
P. rosea (Piguet) – ф

Сем. Tubificidae

- Aulodrilus limnobius Bretscher – п
A. pluriseta (Piguet) – п
A. pigueti Kovalevsky – п
Rhyacodrilus coccineus (Vejdovsky) – ф
Isochaetides michaelsoni (Lastockin) – п
Limnodrilus claparedeanus Ratzel – п
L. helveticus Piguet – п
L. hoffmeisteri Claparède – п
L. udekemianus Claparède – п
Potamothrix hammoniensis (Mich.) – п
P. bedoti (Piguet) – п

- P. vejdovskyi (Hrabe) – п
P. heuscheri (Bretscher) – п
P. moldaviensis (Vejdov. et Mrazek) – пс-п
Psammoryctides albicola (Mich.) – пс-п, п
P. barbatus (Grube) – пс-п, п
P. moravicus Hrabe – пс-п, п
Ilyodrilus templetoni (Southern) – п
Tubifex newaensis (Mich.) – п
T. tibifex (O.F. Müller) – п
T. smirnovi Lastockin – п
Peloscolex ferox (Eisen) – п

Сем. Enchytraeidae

- Propappus volki Mich. – п
Enchytraeus sp. – п

Сем. Lumbriculidae

- Lumbriculus variegatus (O.F. Müller) – п
Stylodrilus heringianus Claparède – п
Rhynchelmis limosella Hoffmeister – п

Класс HIRUDINEA

Сем. Glossiphonidae

- Protocleipsis maculosa (Rathke) – б, пар
P. tessulata (O.F. Müller) – б, пар
Hemicleipsis marginata (O.F. Müller) – б, пар
Glossiphonia complanata (L.) – б
G. concolor (Apathy) – б
G. heteroclita (L.) – б
Helobdella stagnalis (L.) – б
Haementeria costata (F. Müller) – б, пар
Batracobdella paludosa (Carena) – б, пар

Сем. Ichtyobdellidae

- Piscicola geometra (L.) – б, пар
Caspiobdella fadejewi (Epstein) – б, пар
Costobranchus fasciatus (Kol.) – б, пар

Сем. Erpobdellidae

- Erpobdella octoculata (L.) – б
E. testacea (Savigny) – б
E. nigricollis (Brandes) – б
E. lineata (O.F. Müller) – б

Сем. Hirudinidae

- Haemopsis sanguisuga (L.) – б

Класс CRUSTACEA

Отряд AMPHIPODA

Сем. Gammaridae

- Pontogammarus sarsi (Sowin.) – пс
Gmelinoides fasciatus (Steb.) – пс, лт, ф
Rivulogammarus lacustris Sars – эвр

Отряд ISOPODA

Сем. Asellidae

- Asellus aquaticus (L.) – ф, п

Отряд DECAPODA

Сем. Astacidae

Astacus leptodactylus Esch. – эвр
A. astacus (L.) – эвр

Класс INSECTA

Отряд ODONATA

Сем. Libellulidae

Libellula depressa L. – ф
L. quadrimaculata L. – ф
Sympetrum danae (Sulz.) – ф
S. pedemontanum (All.) – ф
S. sanguineum (Müll.) – ф
S. flaveolum (L.) – ф
S. vulgatum (L.) – ф
Leucorrhinia dubia (Lind.) – ф
L. caudalis (Charp.) – ф
L. pectoralis (Charp.) – ф
L. rubicunda (L.) – ф
Crocothemis erythraea Brull. – ф

Сем. Corduliidae

Epithea bimaculata (Charp.) – ф
Somatochlora flavomaculata (Lind.) – ф
S. metallica (Lind.) – ф
Cordulia aenea L. – ф

Сем. Aeschnidae

Anax imperator Leach. – ф
Aeschna affinis Lind. – ф
A. cyanea (Müll.) – ф
A. grandis (L.) – ф
A. juncea (L.) – ф
A. viridis Ever. – ф

Сем. Gomphidae

Onychogomphus forcipatus (L.) – б
Gomphus vulgatissimus (L.) – б

Сем. Calopterygidae

Calopteryx splendens (Harr.) – ф
C. virgo (L.) – ф

Сем. Lestidae

Lestes dryas Kirby – ф
L. sponsa (Hans.) – ф
L. viridis (Lind.) – ф
Sympycna fusca (Lind.) – ф

Сем. Coenagrionidae

Coenagrion armatum (Charp.) – ф
C. concinnum Joh. – ф
C. hastulatum (Charp.) – ф
C. puella (L.) – ф
C. pulchellum (Lind.) – ф
C. vernale (Hag.) – ф
Enallagma cyathigerum (Charp.) – ф
Erythromma najas (Hans.) – ф
Ischnura elegans (Lind.) – ф
I. pumilio (Charp.) – ф

Platycnemis pennipes (Pall.) – ф

Отряд EPHEMEROPTERA

Сем. Polymitarcidae

Eopolymitarcys nigradorsum Tschern. – б
Polymitarcys virgo Oliv. – б

Сем. Polyngeniidae

Palingenia longicauda Oliv. – б

Сем. Ephemeridae

Ephemera lineata Etn. – пс-п, ф
E. vulgata L. – пс-п, ф

Сем. Heptageniidae

Heptagenia flava Rost. – ф, лт
H. fuscogrisea Retz. – ф, лт
H. sulphurea Müll. – ф, лт
Ecdyonurus rossicus Tschern. – ф, лт
E. venosus Fabr. – ф, лт

Сем. Leptophlebiidae

Leptophlebia marginata L. – ф, пф
L. vespertina L. – ф, пф
Paraleptophlebia cincta Retz. – ф
P. submarginata Steph. – ф, пф
P. tumida Bngtss. – ф

Сем. Ephemerellidae

Ephemerella ignita (Poda) – б

Сем. Oligoneuriidae

Oligoneuriella miculskii Sowa – пс

Сем. Caenidae

Caenis halterata Bngtss. – пс
C. horaria L. – пс-п, пф, ф
C. incus Bngtss. – пс
C. luctuosa Burm. – пс-п, ф, пф
C. lactea Burn. – пс-п
C. macrura Steph. – пс-п, пф, ф
C. robusta Etn. – пф, ф
Brachycercus harrisella Curt. – пс-п
B. minutus Tschern. – пс-п

Сем. Potamanthidae

Potamanthus luteus (L.) – ф, лт

Сем. Baetidae

Baetis fuscatus L. – ф
B. niger L. – ф
B. rhodani Pict. – ф, лт
B. tricolor Tschern. – ф
B. vernus Curt. – ф, лт
Cloeon dipterum L. – ф, пф
C. inscriptum Bgtss. – ф
Centroptilum tenellum Alb. – ф
C. bioculatum L. – ф
C. luteolum Müll. – ф
C. pennulatum (Etn) – ф, пс
Procloeon bifidum Bgtss. – ф
P. ornatum Tschern. – ф
Pseudocloeon inexpectatum Tschern. – ф

Nigrobaetis niger L. – ф

Сем. Siphonuridae

Siphonurus aestivalis Etn. – ф

S. alternatus Say. – ф

S. lacustris Etn. – ф

Отряд PLECOPTERA

Сем. Taeniopterygidae

Taeniopteryx nebulosa L. – лт

Сем. Nemouridae

Nemoura cinerea Retz. – лт

N. flexuosa Aubert – лт

Nemurella picteti Klap – лт

Сем. Perlodidae

Isoperla grammatica Poda – лт

Отряд HETEROPTERA (Нектобенетос)

Сем. Aphelocheiridae

Aphelocheirus aestivalis (F.) – лт

Сем. Mesoveliidae

Mesovelia furcata Mls. et Rey – ф

Сем. Hydrometridae

Hydrometra gracilentia Horv. – ф

Сем. Gerridae

Gerris lacustris (L.) – ф

Сем. Notonectidae

Notonecta glauca L. – ф

N. lutea Müll. ф

Сем. Nepidae

Nepa cinerea L. – ф

Ranatra linearis (L.) – ф

Сем. Naucoridae

Ilyocoris cimicoides (L.) – ф

Сем. Pleidae

Plea minutissima Leach – ф

Сем. Corixidae

Corixa dentipes (Thoms.) – ф

Hesperocorixa sahlbergi (Fieb.) – ф

Sigara distincta Fieb. – ф

S. dorsalis (Leach.) – ф

S. falleni (Fieb.) – ф

S. hellensii Sahlb. – ф

S. praeusta (Fieber) – ф

S. semistriata Fieb – ф

S. wollastoni (Douglas et Scott) – ф

Cymathia coleoprata (Fabricius) – ф

C. bondsdorfii Sahlb. – ф

Micronecta sp. – ф

Отряд COLEOPTERA (Нектобенетос)

Сем. Gyrinidae

Gyrinus natator L. – ф, пф, п

G. marinus Gill. – ф, пф, п

G. minutus Fabr. – ф, пф, п

Сем. Haliplidae

Brychius cristatus Sahlb. – ф

Peltodytes caesus (Duft) – ф

Halipus fluviatilis Aube – ф

H. fulvicollis Er. – ф

H. fulvus Fabr. – ф

H. ruficollis Deg – ф

H. variegatus Sturm – ф

Сем. Dytiscidae

Hydaticus transversalis Pont. – ф

Graphoderes bilineatus (Deg.) – ф

G. zonatus (Hoppe) – ф

Acilius sulcatus L. – ф

Dytiscus latissimus L – ф

D. marginalis L. – ф

Сем. Noteridae

Noterus crassicornis Müll. – ф

Сем. Laccophilidae

Laccophilus hyalinus Deg. – ф

Сем. Hydroporidae

Hyphydrus ovatus L. – ф

Coelambus impressopunctatus (Schall.) – ф

C. novemlineatus (Steph.) – ф

Hygrotus inaequalis (Fabr.) – ф

H. versicolor (Schall.) – ф

H. quinquelineatus (Zett.) – ф

Hydroporus erythrocephalus (L.) – ф

H. longicornis Sharp. – ф

H. melanarius Sturm. – ф

H. obscurus Sturm. – ф

H. palustris (L.) – ф

H. piceus Steph. – ф

H. striola Gyll. – ф

Сем. Colymbetidae

Platambus maculatus (L.) – ф

Gaurodytes (Agabus) bipustulatus (L.) – ф

G. clypealis Thoms. – ф

G. congener (Payk.) – ф

Ilybius angustior (Gyll.) – ф

I. ater (Deg.) – ф

I. fenestratus (Fabr.) – ф

I. fuliginosus (Fabr.) – ф

I. quadriguttatus Boisd. et Lac. – ф

Rhantus exoletus (Forst.) – ф

R. notatus (Fabr.) – ф

Colymbetes paykulli Er. – ф, п

Сем. Hydrophilidae

Helophorus granularis L. – ф

H. aquaticus L. – ф

Hydrochus elongatus Schall. – ф

Anacaena globulus Payk. – ф

Hydrobius fuscipes L. – ф

Laccobius minutus L. – ф

L. nigriceps Thoms. – ф

Enochrus melanocephalus Ol. – ф
Limnebius sp. – ф
Coelostoma orbiculare F. – ф
Cercyon sp. – ф
Hydrous aterrimus Eschscholtz – ф
H. piceus L. – ф

Сем. Helodidae

Helodes minuta L. – ф

Сем. Dryopidae

Dryops sp. – ф

Сем. Helmidae

Helmis maugei Bedel – лт
Latelmis volckmari Pz. – лт
Riolus nitens Ph. Müll. – лт

Сем. Chrysomelidae

Plateumaris sp. – ф
Haemonia appendiculata Panz. – ф
Galerucella nimphaeae L. – ф
Donacia crassipes F. – ф

Отряд MEGALOPTERA

Sialis lutaria L. – пс, ф

Отряд TRICHOPTERA

Подотряд ANNULIPALPIA

Сем. Rhyacophilidae

Rhyacophila sp. – лт

Сем. Hydroptilidae

Agraylea multipunctata Curt. – ф
A. pallidula McL. – ф
Hydroptila femoralis Eat. – ф, лт
H. pulchricornis Pict. – ф, лт
Ithytrichia lamellaris Eat. – ф
Orthotrichia tetensii Kolbe – ф
Oxyethira costalis Curt. – ф
O. distinctella McL. – ф
Tricholeochiton fagesii (Guinard) – ф

Сем. Ecnomidae

Ecnomus tenellus Ramb. – лт, пс

Сем. Polycentropodidae

Cyrnus flavidus McLach. – б, ф
C. insolutus McL. – б, ф
Holocentropus picicornis Steph. – ф
H. dubius Ramb. – ф
H. stagnalis Alb. – ф
Neureclepsis bimaculata L. – ф
Plectrocnemia conspersa Curt. – ф, лт
Polycentropus flavomaculatus Pict. – ф, лт

Сем. Hydropsychidae

Hydropsyche ornatula McLach. – лт, ф
H. angustipennis Curt. – лт, ф
H. guttata Pictet – лт
Hydropsyche pellucidula Curt. – лт, ф

Подотряд INTERGRIPALPIA

Сем. Phryganeidae

Oligostomis reticulata L. – б
Oligotricha striata L. – б
Phryganea bipunctata Retz. – ф
P. grandis L. – ф
Agrypnia pagetana Curt. – ф
A. picta Kol. – ф
A. obsoleta Hagen – ф
Dasystegia obsoleta Hag. – ф
Hagenella clathrata Kol. – ф

Сем. Molannidae

Molanna angustata Curt. – пс-п, ф
M. albicans Zett. – пс-п, ф
M. submarginalis McL. – пс-п, ф

Сем. Lepidostomatidae

Lepidostoma hirtum Fabr. – лт

Сем. Leptoceridae

Oecetis ochracea Curt. – п, ф
O. furva Ramb. – ф
O. lacustris Pict. – пс, п, ф
Athripsodes annulicornis Steph. – пс, лт
A. aterrimus Steph. – ф
A. bilineatus L. – ф
A. cinereus Curt. – лт, пс, пс-п
A. senilis Burm. – эп, ф
A. fulvus Ramb. – лт, эп
Leptocerus tineiformis Curt. – ф
Mystacides azurea L. – ф
Mystacides longicornis L. – ф
M. nigra L. – ф
Trienodes bicolor Curt. – ф
T. conspersus Ramb. – ф
Homilia sp. – ф

Сем. Limnephilidae

Nemotaulius punctatolineatus Retz. – ф
Micropterna lateralis Steph. – лт
Potamophylax stellatus Curt. – лт
Limnephilus affinis Curt. – ф
L. bipunctatus Curt. – ф
L. borealis Zett. – ф
L. centralis Curt. – ф
L. decipiens Kol. – пс, лт
L. flavicornis Fabr. – ф
L. griseus L. – ф
L. incisus Curt. – ф
L. lunatus Curt. – ф
L. marmoratus Curt. – ф
L. nigriceps Zett. – пс, лт
L. polytus McLach – ф
L. rhombicus L. – ф
L. sericeus Say – ф
L. sparsus Curt. – ф
L. stigma Curt. – ф
L. vittatus F. – ф
Ironoquia dubia Steph. – ф

Glyphotaelius pellucidus Retz. – ф
 Anabolia furcata Brauer. – б
 A. soror McLach – эвр
 Grammotaulius signatipennis McLach – ф
 Phacopteryx brevipennis Curt. – б
 Chaetopteryx villosa F. – лт, пс
 C. sahlbergi McL. – лт, пс
 Halesus interpunctatus Zett. – ф

Сем. Brachycentridae

Brachycentrus subnubilus Curt. – ф

Отряд LEPIDOPTERA

Сем. Pyraustidae

Nymphula nymphaeata L. – ф
 Paraponyx stratiotata L. – ф
 Cataclysta lemnata L. – ф

Сем. Acentropidae

Acentropus niveus Oliv. – ф

Отряд DIPTERA

Сем. Chaoboridae

Chaoborus crystallinus (De Geer) – п
 C. flavicans (Mg.) – п
 C. pallidus (F.) – п

Сем. Ceratopogonidae

Sphaeromias fasciatus (Mg.) – п
 Probezzia seminigra (Panzer) – пс, пс-п
 Mallochohellea inermis K. – п
 M. setigera (Loew) – пс-п
 Palpomyia lineata (Mg.) – эвр
 P. rufipes (Mg.) – п
 P. tibialis (Mg.) – ф
 Bezzia bicolor (Mg.) – ф
 B. xanthocephala Goetgh. – ф
 B. nigrita Clastrier – ф
 Alluaudomyia quadripunctata Goetgh. – ф
 Culicoides nubeculosus (Mg.) – п

Сем. Chironomidae

Подсем. Tanypodinae

Anatopinia plumipes (Fries) – п
 Macropelopia goetghebueri (K.) – п
 M. nebulosa (Mg.) – пс, п
 Pssectrotanypus varius (Fabr.) – эвр
 Apsectrotanypus trifascipennis (Zett.) – пс-п
 Procladius choreus (Mg.) – эвр
 P. nigriventris (K.) – п
 P. signatus (Zett.) – п
 P. simplicistilus Fr. – п
 P. ferrugineus (K.) – эвр
 Psilotanypus rufo vittatus (v.d. Wulp) – пс-п, п
 P. imicola (K.) – п
 Tanypus punctipennis (Mg.) – п
 T. vilipennis K. – ф
 Clinotanypus nervosus (Mg.) – п
 Arctopelopia grsiepennis (v.d. Wulp) – пс

Thienemannimyia lentiginosa (Freis.) – п, ф
 Rheopelopia maculipennis (v.d. Wulp) – ф
 Conchapelopia melanops (Wied.) – пс, лт
 Telmatopelopia nemorum (G.) – ф
 Paramerina cingulata (Walk.) – п
 Xenopelopia nigricans Fitt. – ф
 Ablabesmyia monilis (L.) – ф
 A. phatta (Eggert) – ф

Подсем. Diamesinae

Potthastia longimana K. – пс-п, п
 P. gaedi (Mg.) – пс-п, п
 Pseudodiamesa nivosa (G.) – п

Подсем. Prodiamesinae

Monodiamesa bathyphila K. – п
 Odontomesa fulva (K.) – пс, пс-п
 Prodiamesa olivacea (Mg.) – пс-п, п

Подсем. Orthocladiinae

Abiskomyia virgo Edwards – п
 Corynoneura edwardsi Br. – п
 C. celeripes Winn. – п
 C. celtica Edw. – п
 Hydrobaenus sp. – п
 Orthocladus consobrinus (Holmgr.) – п, ф
 Parakiefferiella bathophila (K.) – пс
 Trissocladius megastilus Shil. – пс
 Acricotopus lucidus Staeg. – п
 Pspectrocladius fabricus Zelentsow – ф, пс, п
 P. obivius (Walker) – ф, пс
 P. simulans Joh. – п
 P. sordidellus (Zett.) – ф, пс
 P. psilopterus K. – пс, пс-п
 Eukiefferiella brevicar (K.) – лт
 E. longipes Tshern. – лт
 E. discoloripes G. – лт
 Cricotopus algarum (K.) – ф
 C. bicinctus (Mg.) – ф
 C. latidentatus Tshern. – ф
 C. palitarsis (Zett.) – ф
 C. sylvestris (Fabr.) – ф
 C. tibialis (Mg.) – ф
 Microcricotopus bicolor (Zett.) – ф
 Stackelbergina praeclara Shil. et Zelentsov – б
 Paracladius conversus (Walker) – пс-п
 Paratrichocladus triquetra (Tshern.) – пс, ф
 Brillia longifurca K. – лт
 B. pallida Spdk. – лт
 Tvetenia gr. discoloripes G. – лт
 Limnophies pusillus Fat. – ф
 Parametriocnemus stylatus (K.) – ф
 Metriocnemus fuscipes (Mg.) – ф
 Diplocladius cultriger K. – пс, лт

Подсем. Chironominae

Триба Chironomini

Camptochironomus tentans Fabr. – п
 C. pallidivittatus Mall. – п
 C. grandivalva Shil. – п
 Chironomus agilis Shobanov et Djomin – п, пс-п

C. anthracinus Zett. – п
C. annularius (Mg.) – п
C. borokensis Kerkis et al. – п
C. cingulatus (Mg.) – п
C. dorsalis (Mg.) – п
C. luridus Str. – п
C. melanotus Keyl – п
C. melanescens Keyl – п
C. muratensis Russer et al. – пс-п
C. nudiventris Russer et al. – пс-п
C. obtusidens Goetgh. – п, пс-п
C. pankratovi Grebenjuk et. al. – п
C. parathummi Keyl – п
C. piger Str. – п
C. pilicornis Fabr. – п
C. plumosus (L.) – п
C. pseudothummi Str. – п
C. riparius (Mg.) – п
C. uliginosus Keyl – п
Cryptochironomus albofasciatus (Staeg.) – п
C. armeniacus Tshern. – п
C. defectus K. эвр
C. obreptans (Walk.) эвр
C. psittacinus (Mg.) – пс-п, п
C. redekei Krus. – пс-п, п
C. rostratus K. – п
C. supplicans (Mg.) – пс-п, п
C. ussouriensis G. – п, пс-п
Cryptocladopelma virescens (Mg.) – пс-п
C. viridula (Fabr.) – п
Cryptotendipes nigronitens (Edw.) – пс-п
Demeijerea rufipes L. – эппи
Demicryptochironomus vulneratus (Zett.) – п, пс-п
Dicrotendipes lobiger K. – п
D. nervosus (Staeg.) – эвр
D. pulsus (Walk.) – п
D. tritonus K. – ф, пф
Einfeldia carbonaria (Mg.) – п
E. dissidens (Walk.) – пс-п
E. longipes (Staeg.) – п
E. pagana (Mg.) – п
Endochironomus albipennis (Mg.) – ф
E. donatoris Shil. – ф
E. impar (Walk.) – ф
E. stackelbergi G. – эвр
E. tendens F. – ф
Glyptotendipes paripes Edw. – пс-п
G. barbipes (Staeg.) – п
G. glaucus (Mg.) – ф
G. gripekoveni K. – ф
G. imbecillis (Walk.) – ф
G. mancunianus Edw. – ф
G. varipes G. – эппи
Harnischia curtilamelata (Mall.) – п, пс-п
Kloosia pusilla (L.) – пс
Lenzia flavipes (Mg.) – ф, п
Leptochironomus tener K. – пс, пс-п
Lipiniella araneicola Shilova – пс
Microtendipes pedellus (De Geer) – п, ф
Parachironomus arcuatus G. – ф, п
P. biannulatus (Staeg.) – п

P. frequens Joh. – пар
P. kuzini Shil. – ф
P. monochromus (v.d. Wulp) – ф, п
P. parilis (Walk.) – ф, п
P. mauricii Krus. – пс
Paralauterborniella nigrohalteralis (Mall.) – п
Paratendipes albimanus (Mg.) – пс-п, п
P. intermedius Tshern. – пс
P. «connectens № 3» – пс
Pentapedilum exectum K. – ф, п, лт
P. sordens (v.d. Wulp.) – ф, п
P. uncinatum G. – ф, п
Polypedilum bicrenatum K. – пс, пс-п
P. convictum (Walk.) – ф, п
P. nubeculosum (Mg.) – эвр
P. scalaenum Schr. – пс, пс-п
P. tetracrenatum Hirv. – п
Pseudochironomus prasinatus (Staeg.) – эвр
Stenochironomus fascipennis (Zett.) – эппи
S. gibbus Fabr. – эппи
Stictochironomus crassiforceps (K.) – пс, пс-п
S. histrio (Fabr.) – пс, пс-п
Xenochironomus xenolabis K. – эппи
Zavreliella marmorata (v.d. Wulp.) – ф

Триба Tanytarsini

Cladotanytarsus atridorsum K. – пс-п
C. difficilis Br. – пс, пс-п
C. lepidocalcar (Krüger) – пс, пс-п
C. mancus (Walk.) – пс, пс-п
C. nigrovittatus G. – пс, пс-п
C. pallidus K. – пс
C. wexionensis Br. – пс, пс-п
Micropsectra contracta Riess. – пс-п, п
M. junci (Mg.) – пс-п, ф
M. viridiscutellata G. – пс-п, п
Paratanytarsus austriacus K. – пс
P. confusus Palmen – пс-п, ф
P. intricatus G. – ф
P. laetipes Zett. – лт, ф
P. quintuplex K. – ф
P. tenuis Mg. – пс-п
Stempellina almi Br. – пс-п
S. subglabripennis Br. – пс-п
Stempellinella minor Edw. – эвр
Tanytarsus bathophilus K. – пс-п, п
T. excavatus Edw. – пс-п
T. gregarius (K.) – пс-п, п, ф
T. lestagei G. – пс-п, п
T. medius Reiss et Fitt. – пс-п, лт, ф
T. mendax K. – пс-п, п
T. nemorosus Edw. – п
T. occultus Br. – пс-п, п
T. pallidicornis Walk. – пс-п, ф
T. pseudolestagei Shil. – пс-п, п, ф
T. sylvaticus v.d. Wulp – пс-п, п
T. usmaensis Pag. – пс-п, ф
T. verralli G. – п, ф
T. volgensis Miseiko – пс-п, ф
T. gr. exiguus Joh. – п
Zavrelia pentatoma K. – п

ПАРАЗИТЫ РЫБ РЫБИНСКОГО И ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Обозначения: * – виды, обнаруженные только в Горьковском водохранилище.

PROTOZOA

Тип MASTIGOPHORA

Класс KINETOPLASTOMONADA

Отряд TRYPANOSOMAMONADIDA

Сем. Trypanosomidae

Trypanosoma schulmani Khaibulaev
T. carassii (Mitrophanov)
T. percae Brumpt

Отряд BODOMONADIDA

Сем. Bodonidae

Cryptobia branchialis Nie
Costia necatrix (Henneguy)

Отряд DIPLOMONADIDA

Hexamita truttae (Schmidt)

Тип MICROSPORIDIA

Класс MICROSPORIDEA

Отряд GLUGEIDA

Сем. Glugeidae

Glugea acerinae Jirovec
G. fennica Lom et Weiser
Pleistophora acerinae Vaney et Conte

Тип CNIDOSPORIDIA

Класс MYXOSPORIDIA

Отряд BIVALVULEA

Сем. Myxidiidae

Myxidium rhodei Leger
M. pfeifferi Auerbach
M. lieberkuehni Butschili
M. macrocapsulare Auerbach
Zschokkella nova Klokacewa

Сем. Sphaerosporidae

Sphaerospora cristata Schulman
Chloromyxum fluviale Thelohan
Ch. mucronatum Gurley
Ch. legeri Touraine
Ch. dubium Auerbach
Ch. dubium f. nanum
Ch. cristatum Leger
Ch. cristatum f. nanum
Ch. esocinum Dogiel
Wardia sp.

Сем. Myxobilatidae

Myxobilatus legeri Cepede

Сем. Myxosomatidae

Myxosoma anurum (Cohn)
M. multiplicatum (Reuss) *
M. dujardini Thelohan

Сем. Myxobolidae

Myxobolus baueri Chernova
M. bliccae Donec et Tozjakova
M. bramae Reuss
M. carassii Klokacewa
M. cyprini Doflein *
M. dogieli I. et B. Bychowsky
M. diversicapsularis Sluchai
M. dispar Thelohan
M. exiguus Thelohan
M. ellipsoides Thelohan
M. elegans Kaschkovsky in: Schulman f. minor
M. gigas Auerbach
M. lotae Mitenev
M. macrocapsularis Reuss
M. magnus Awerinzew
M. muelleri Butschli
M. muelleriformis Donec et Tozjakova
M. musculi Keysseltz
M. nemachili Weiser
M. nemeczeki Schulman
M. obesus Gurley
M. oviformis Thelohan
M. pseudodispar Gorbunova
M. rotundus Nemeczek
M. rutili Donec et Tozjakova
M. sandrae Reuss
M. schulmani Donec
M. strelkovi Kostarev et Kulemina
M. subepithelialis Weiser
Henneguya creplini (Gurley)
H. gigantea Nemeczek *
H. lobosa (Cohn)
H. oviperda (Cohn)
H. psorospermica Thelohan
Thelohanellus pyriformis (Thelohan)

Тип CILIOPHORA

Класс PLEUROSTOMATA

Отряд AMPHILEPTIDA

Сем. Amphileptidae

Hemiophrys branchiarum (Wenrich)

Класс CYRTOSTOMATA

Отряд HYPOSTOMATIDA

Сем. Chilodonellidae

Chilodonella hexasticha (Kiernik) Kahl
Ch. uncinata (Ehrenberg)

Класс HYMENOSTOMATA**Отряд TETRAHYMENIDA****Сем. Ophryoglenidae**

Ichthyophthirius multifiliis Fouquet

Класс SUCTORIA**Отряд TRICHOPHRYIDA****Сем. Trichophryidae**

Capriniana piscium (Butschli)

Класс PERITRICHIA**Отряд PERITRICHIDA****Сем. Scyphidiidae**

Ambiphrya ameiuri (Thompson, Kirkegaard, Jahn)

Сем. Epistylidae

Epistylis lwoffii Faure-Fremiet

Сем. Epistylididae

Apiosoma amoebae (Grenfell) typica
A. piscicolum Blanchard typica
A. piscicolum ssp. perci Chernysheva
A. campanulatum (Timofeev) typica
A. campanulatum v. esoci Scheubel
A. carPELLi Banina
A. conicum (Timofeev)
A. schulmani (Kashkowski)
A. lotae Chernysheva
A. baculum Solomatova
A. baueri (Kashkowski)
A. baninae Scheubel
A. tenerum Kashkowski
A. minimicronucleatum Banina
A. megamicronucleatum (Timofeev)
A. nasale (Timofeev)

Сем. Trichodinidae

Trichodina rostrata Kulemina
T. nigra Lom
T. cobitis Lom
T. mutabilis Kazubski et Migala
T. modesta Lom
T. luciopercae Lom
T. esocis Lom
T. tisae Lom
T. pediculus Ehrenberg
T. rectangli rectangli
T. nobilis Chen
T. urinaria Dogiel
T. domerguei domerguei (Wallengren)
T. acuta Lom
T. reticulata Hirschmann et Partsch
T. kupermani Arthur et Lom
Tripartiella copiosa Lom
Paratrichodina incisa (Lom)
P. alburni (Vojtek)

Trichodinella epizootica (Raabe)

T. percarum (Dogiel)

T. lotae Chan

T. subtilis Lom

Protozoa incertae sedis

Dermocystidium percae Reichenbach-Klinke

Тип COELENTERATA

Polypodium hidriforme Ussov *

METAZOA**Тип PLATHELMINTHES****Класс MONOGENEA****Отряд DACTYLOGYRIDEA****Сем. Dactylogyridae**

Dactylogyryus alatus Linstow f. typica
D. amphibothrium Wagener
D. anchoratus (Dujardin)
D. auriculatus Nordmann
D. chondrostomi Malewitszkaya *
D. chraniłowi Bychowsky
D. cordus Nybelin *
D. cornu Linstow
D. cornoides Glaser et Gussev
D. crassus Kulwiec
D. crucifer Wagener
D. cryptomerus Bychowsky, f. typica *
D. difformis Wagener
D. difformoides Glaser et Gussev
D. distinguendus Nybelin
D. dulkeiti Bychowsky *
D. extensus Mueller et Van Cleave
D. falcatus Wedl
D. fallax Wageneri
D. formosus Kulwiec
D. fraternus Wegener
D. hemiamphibothrium Ergens
D. inexpectatus Izjumova
D. intermedius Wegener
D. izjumovae Gussev
D. macracanthus Wegener
D. minor Wagener
D. nanus Dogiel et Bychowsky
D. parvus Wegener
D. propinquus Bychowsky
D. ramulosus Malewitszkaja
D. rarissimus Gussev
D. rutili Glaser
D. robustus Malewitszkaja
D. similis (Wegener)
D. simplicimalleata Bychowsky
D. sphyrna Linstow
D. tincae Gussev
D. tuba Linstow
D. vastator Nybelin
D. wegneri Kulwiec
D. wunderi Bychowsky
D. zandti Bychowsky

Сем. Ancyrocephalidae

Ancyrocephalus cruciatus (Wedl)
A. percae Ergens
A. paradoxus Creplin
Silurodiscoides magnus (Bychowsky et Nagibina)
S. siluri (Zandt)
S. vistulensis (Sivak)

Отряд TETRAONCHIDEA

Сем. Tetraonchidae

Tetraonchus monenteron (Wagener)

Отряд GYRODACTYLIDEA

Сем. Gyrodactylidae

Gyrodactylus cernuae (Malmberg)
G. elegans Nordmann
G. katharineri Malmberg
G. medius Kathariner
G. lucii Kulakovskaja
G. rarus Wegener *
G. sprostonae Ling *
G. longoacuminatus Zitňan *
G. laevis Malmberg *

Отряд Diclybothriidea

Сем. Diclybothriidae

Diclybothrium armatum Leuckart *

Отряд MAZOCRAEIDEA

Сем. Diplozoidae

Diplozoon paradoxum Nordmann
P. homoion homoion (Bychowsky et Nagibina)
P. homoion gracile
P. megan (Bychowsky et Nagibina)
P. pavlovskii Bychowsky et Nagibina
P. bliccae Reichenbach-Klinke
P. alburni Khotenovsky
P. nagibinae Glaser

Класс AMPHILINIDA

Отряд AMPHILINIDEA

Сем. Amphilinidae

Amphilina foliacea (Rudolphi) *

Класс CESTODA

Отряд CARYOPHYLLIDEA

Сем. Caryophyllaeidae

Caryophyllaeus laticeps (Pallas)
C. fimbrices Annenkova-Chlopina
Biacetabulum appendiculatum (Szidat)

Сем. Lytocestidae

Caryophyllaeides fennica (Schneider)
Khawia rossittensis (Szidat) *

Отряд PSEUDOPHYLLIDEA

Сем. Cyathocephalidae

Cyathocephalus truncatus (Pallas)

Сем. Triaenophoridae

Triaenophorus nodulosus (Pallas)
T. crassus Forel

Сем. Amphicotyliidae

Eubothrium rugosum (Batch)
E. crassum (Bloch) *

Сем. Diphylobothriidae

Diphylobothrium latum (Linnaeus)

Сем. Ligulidae

Ligula intestinalis (Linnaeus)
L. colymbi Zeder
Digramma interrupta (Rudolphi)

Отряд PROTEOCEPHALIDEA

Сем. Proteocephalidae

Proteocephalus cerunae (Gmelin)
P. longicollis (Zeger)
P. osculatus (Goeze)
P. percae (Müller)
P. torulosus (Batch)
P. exiguus La Rue

Класс ASPIDOGASTREA

Отряд ASPIDOGASTRIDA

Сем. Aspidogastridae

Aspidogaster limacoides Diesing

Класс TREMATODA

Отряд BUCEPHALIDIDA

Сем. Bucephalidae

Bucephalus polymorphus Baer
Rhipidocotyle campanula (Dujardin)

Отряд SANGUINICOLIDA

Сем. Sanguinicolidae

Sanguinicola inermis Plehn
S. volgensis (Razin)

Отряд FASCIOLIDA

Сем. Monorchidae

Asymphylostoma imitans (Mühling)
A. tincae (Modeer)
Parasymphylostoma markewitschi (Kulakovskaja)

Сем. Bunoderidae

Bunodera luciopercae (Müller)
Crepidostomum auriculatum (Wedl) *
C. latum Pigulewsky *

Сем. Gorgoderidae

Phyllodistomum angulatum Linstow
P. elongatum Nybelin
P. folium (Olfers)
P. pseudofolium Nybelin
P. megalorchis Nybelin

Сем. Azygiidae

Azygia lucii (Müller)

Сем. Allocreadidae

Allocreadium isoporum Loose

A. dogieli Kowal

A. transversale (Rudolphi)

Сем. Opecoelidae

Sphaerostomum bramae (Müller)

S. globiporum (Rudolphi.)

Сем. Diplostomidae

Diplostomum spathaceum (Rudolphi)

D. helveticum Dubois

D. paracaudum Iles

D. mergi Dubois

D. volvens Nordmann

D. pungiti Shigin

Tylodelphys clavata (Nordmann)

T. podicipina Kozeicka et Niewiadomska

Posthodiplostomum cuticola (Nordmann)

P. brevicaudatum (Nordmann)

Ornithodiplostomum scardinii (Schulman)

Hysteromorpha triloba (Rudolphi) *

Сем. Strigeidae

Apharhyngostrigea cornu (Zeder)

Ichthyocotylurus platycephalus (Creplin)

I. erraticus (Rudolphi)

I. pileatus (Rudolphi)

I. variegatus (Creplin) Odehning

Сем. Prohemistomatidae

Paracoenogonimus ovatus Katsurada

Сем. Opisthorchidae

Opisthorchis felineus (Rivolta) *

Тип NEMATHELMINTHES**Класс NEMATODA****Отряд TRICHOCEPHALIDA****Сем. Capillariidae**

Capillaria tomentosa Dujardin

Отряд DIOCTOPHYMIDA**Сем. Dioctophymidae**

Eustrongylides tubifex (Nitzsh)

Отряд SPIRURIDA**Сем. Rhabdochonidae**

Rhabdochona denudata (Dujardin)

Cystidicola farionis Fischer

Сем. Desmidocercidae

Desmidocercella numidica Seurat

Сем. Camallanidae

Camallanus lacustris (Zoega)

C. truncatus (Rudolphi)

Сем. Skrjabillanidae

Skarjabillanus tincae Schigin et Schigina

Hepaticola petruschewskii Schulman *

Cystoopsis acipenseris Wagner *

Esocinema bohemicum Moravec

Сем. Philometridae

Philometra rischta Skrjabin

Ph. ovata (Zeder)

Ph. abdominalis Nybelin

Philometroides sanguinea (Rudolphi)

Отряд ASCARIDIDA**Сем. Anisakidae**

Raphidascaris acus (Bloch)

Contraecum microcephalum (Rudolphi)

Тип ACANTHOCEPHALES**Класс ACANTHOCEPHALA****Отряд NEOACANTHOCEPHALA****Сем. Neoechinorhynchidae**

Neoechinorhynchus rutili (Müller)

Отряд PALAEACANTHOCEPHALA**Сем. Echinorhynchidae**

Acanthocephalus anguillae (Müller)

A. lucii (Müller)

Тип ANNELIDA**Класс HIRUDINEA****Отряд RHYNCHOBDELLIDA****Сем. Piscicolidae**

Piscicola geometra (Linnaeus)

Caspiobdella fadejewi Epstein

Acipenserobdella volgensis Zykoff

Сем. Glossiphoniidae

Hemiclepsis marginata (Müller)

Тип ARTHROPODA**Класс CRUSTACEA****Отряд PODOPLEA****Сем. Ergasilidae**

Ergasilus briani Markewitsch

E. sieboldi Nordmann

Paraergasilus rylovi Markewitsch

Сем. Lernaeidae

Lerne cyprinacea Linnaeus

Lamproglana pulchella Nordmann

Сем. Caligidae

Caligus lacustris Steenstrup et Lütken

Сем. Lernaeopodidae

Achtheres percarum Nordmann

Tracheliastes maculatus Kollar

T. polycolpus Nordmann *

Сем. Argulidae

Argulus foliaceus (Linnaeus)

A. coregoni Thorell

Оглавление

Предисловие (<i>Копылов А.И.</i>)	3
Глава 1. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	5
1. Общие сведения о водохранилищах (<i>Литвинов А.С., Законнова А.В., Рощупко В.Ф.</i>)	5
2. Водный баланс, водообмен, уровень (<i>Литвинов А.С., Рощупко В.Ф.</i>)	7
3. Течения, волнение (<i>Литвинов А.С., Поддубный С.А.</i>)	11
4. Особенности термического режима (<i>Литвинов А.С., Рощупко В.Ф.</i>)	18
5. Грунты (<i>Законнов В.В.</i>)	21
6. Гидрохимическая характеристика (<i>Былинкина А.А.</i>)	26
Глава 2. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	37
1. Водоросли (<i>Корнева Л.Г.</i>)	37
2. Высшие водные растения (<i>Папченков В.Г., Лисицына Л.И., Бобров А.А., Чемерис Е.В.</i>)	42
3. Простейшие	45
3.1. Гетеротрофные жгутиконосцы и саркодовые (<i>Жуков Б.Ф.</i>)	45
3.2. Инфузории (<i>Мыльникова З.М.</i>)	46
4. Беспозвоночные	47
4.1. Зоопланктон (<i>Ривьер И.К., Столбунова В.Н., Крылов А.В.</i>)	47
4.2. Макрозообентос (<i>Щербина Г.Х.</i>)	48
5. Ихтиофауна	51
5.1. Таксономическое разнообразие ихтиофауны (<i>Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И.</i>)	51
5.2. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги (<i>Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И.</i>)	52
5.3. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ Верхней Волги (<i>Терещенко В.Г.</i>)	69
6. Паразиты рыб (<i>Жохов А.Е.</i>)	75
Глава 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	77
1. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге (<i>Слынько Ю.В.</i>)	77
2. Распространение некоторых диатомовых планктонных водорослей в водохранилищах Верхней Волги (<i>Корнева Л.Г.</i>)	79
3. Высшие водные растения-вселенцы в бассейне Верхней Волги (<i>Папченков В.Г.</i>)	81
4. Водные беспозвоночные-вселенцы в бассейне Верхней Волги (<i>Ривьер И.К., Щербина Г.Х.</i>)	83
5. Рыбы-вселенцы в бассейне Верхней Волги (<i>Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н.</i>)	84
Глава 4. СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ	87
1. Планктонные сообщества	87
1.1. Эколого-физиологические аспекты исследования альгоценозов	87
1.1.1. Сообщества фитопланктона водохранилищ Верхней Волги (<i>Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В., Девяткин В.Г.</i>)	87
1.1.2. Пигменты фитопланктона Рыбинского водохранилища (<i>Пырина И.Л.</i>)	94
1.1.3. Пигменты фитопланктона Ивановского, Угличского и Горьковского водохранилищ (<i>Минеева Н.М., Ляшенко О.А., Метелева Н.Ю.</i>)	96
1.1.4. Первичная продукция планктона (<i>Минеева Н.М.</i>)	101
1.1.5. Азотфиксирующие организмы и поступление азота в Рыбинское водохранилище (<i>Костяев В.Я.</i>)	105
1.1.6. Элементы питания как фактор формирования структуры фитопланктона Рыбинского водохранилища (<i>Елизарова В.А.</i>)	106
1.2. Бактериопланктон (<i>Копылов А.И., Крылова И.Н., Косолапов Д.Б., Масленникова Т.С.</i>)	108
1.3. Простейшие	117
1.3.1. Гетеротрофные жгутиконосцы (<i>Жуков Б.Ф.</i>)	117
1.3.2. Инфузории (<i>Мыльникова З.М.</i>)	120
1.4. Зоопланктон (<i>Ривьер И.К., Столбунова В.Н.</i>)	124
2. Бентосные сообщества	131
2.1. Пигменты в донных отложениях (<i>Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.</i>)	131
2.2. Простейшие (<i>Жуков Б.Ф.</i>)	134

2.3. Зообентос	135
2.3.1. Мейобентос (<i>Гусаков В.А.</i>)	135
2.3.2. Макрозообентос (<i>Щербина Г.Х., Перова С.Н., Баканов А.И.</i>)	141
3. Высшая водная растительность и сообщества зарослей	151
3.1. Высшая водная растительность	151
3.1.1. Растительный покров Ивановского и Горьковского водохранилищ (<i>Папченков В.Г.</i>)	151
3.1.2. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища (<i>Ляшенко Г.Ф.</i>)	157
3.2. Пигменты перифитона (<i>Сигарева Л.Е., Метелева Н.Ю., Девяткин В.Г.</i>)	163
3.3. Бактериальный перифитон макрофитов (<i>Рыбакова И.В.</i>)	165
3.4. Беспозвоночные (<i>Жгарева Н.Н.</i>)	168
3.5. Распределение и плотность молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища (<i>Стрельникова А.П., Столбунов И.А.</i>)	171
Глава 5. РЫБНЫЕ РЕСУРСЫ	179
1. Структура и состояние популяций основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища (<i>Стрельников А.С., Герасимов Ю.В., Надиров С.Н.</i>)	179
1.1. Размерная структура популяций	180
1.2. Возрастная структура популяций	180
2. Современное состояние промышленного рыболовства в Рыбинском водохранилище (<i>Стрельников А.С., Герасимов Ю.В., Надиров С.Н.</i>)	187
2.1. Динамика размерно-возрастной структуры промысловых уловов	188
2.2. Динамика численности поколений популяций промысловых рыб	189
2.3. Состояние запасов промысловых видов рыб	192
3. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище (<i>Герасимов Ю.В., Новиков Д.А.</i>)	194
3.1. Видовое разнообразие и состав рыбных скоплений	194
3.2. Плотность и распределение рыбных скоплений	196
Глава 6. ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ: ГЕЛЬМИНТОЗЫ РЫБ (<i>Жохов А.Е.</i>)	203
1. Дифиллоботриоз	203
2. Лигулидозы	205
Глава 7. ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ВОД И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ	208
1. Классификации качества вод и донных отложений, их преимущества и недостатки (<i>Виноградов Г.А., Маврин А.С., Березина Н.А.</i>)	208
2. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль и ее притоков (<i>Виноградов Г.А., Жариков Г.П., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Клайн Н.П., Курбатова С.А., Маврин А.С.</i>)	210
2.1. Бактериологические показатели	215
2.2. Фитопланктон	215
2.3. Зоопланктон	216
2.4. Состояние макрозооценоза	217
2.5. Гидрохимические показатели	218
2.6. Токсичность воды	219
2.7. Картирование качества воды на основе приоритетных показателей	220
3. Разработка региональной классификации качества донных отложений в бассейне р. Которосль (<i>Виноградов Г.А., Березина Н.А., Лаптева Н.А.</i>)	221
3.1. Микробиологические показатели	221
3.2. Характеристики макрозообентоса	224
3.3. Картирование по обобщенным показателям	228
Глава 8. ЗАГРЯЗНЕНИЕ	231
1. Источники загрязнения (<i>Козловская В.И., Осипов Н.Н., Козловская О.И.</i>)	231
2. Типы загрязнения	236
2.1. Тяжелые металлы: природная изменчивость и антропогенная нагрузка (<i>Ганеева М.В., Микрякова Т.Ф.</i>)	236
2.2. Ртутное загрязнение (<i>Комов В.Т., Степанова И.К.</i>)	239

2.3. Полихлорированные бифенилы (<i>Козловская В.И., Герман А.В., Козловская О.И.</i>)	243
2.4. Полициклические ароматические углеводороды (<i>Павлов Д.Ф.</i>)	248
2.5. Кислотное воздействие на водоемы (<i>Комов В.Т.</i>)	253
Глава 9. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ	262
1. Метан и процессы его превращения в воде и грунтах (<i>Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А.</i>)..	262
2. Нарушения функционирования иммунной системы рыб (<i>Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А., Попов А.В., Силкина Н.И.</i>)	271
2.1. Клетки, ткани и органы иммунной системы рыб	271
2.2. Гуморальные факторы иммунитета у рыб	273
2.3. Реакция иммунной системы рыб на техногенное загрязнение и закисление среды	274
2.3.1. Реакция иммунной системы рыб на аварийное поступление сточных вод промышленных предприятий г. Череповца	275
2.3.2. Оценка отдаленных последствий влияния загрязнения отходами промышленных предприятий г. Череповца на иммунный статус рыб	277
2.3.3. Иммунофизиологическое состояние рыб из закисленных водоемов Дарвинского заповедника	279
3. Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ	282
3.1. Уровенный режим (<i>Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.</i>)	282
3.2. Эвтрофирование (<i>Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.</i>)	283
3.3. Загрязнение	285
3.3.1. Зоопланктон и зообентос (<i>Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.</i>)	285
3.3.2. Эктопаразиты рыб (<i>Жарикова Т.И.</i>)	289
3.4. Влияние дополнительного тепла	290
3.4.1. Планктонные и бентосные сообщества (<i>Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.</i>)	290
3.4.2. Водная растительность (<i>Папченков В.Г.</i>)	294
3.4.3. Рыбы (<i>Голованов В.К.</i>)	295
3.4.4. Паразиты рыб (<i>Жарикова Т.И.</i>)	302
3.5. Закисление (<i>Лазарева В.И., Гаврилова В.А., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Иванов В.К., Комов В.Т., Корнева Л.Г., Лаптева Н.А., Минеева Н.М., Скальская И.А.</i>)	303
3.6. Дноуглубительные работы и добыча нерудных ископаемых (<i>Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х.</i>)	307
3.7. Влияние электромагнитных полей (<i>Извеков Е.И.</i>)	308
Глава 10. РЕШЕНИЕ ПРИОРИТЕТНЫХ ЗАДАЧ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ НА ПРИМЕРЕ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ (<i>Сабуров Е.Г.</i>)	324
Заключение (<i>Яковлев В.Н.</i>)	327
Литература	329
Приложение (состав флоры и фауны Верхней Волги)	365
Водоросли (<i>Корнева Л.Г., Соловьева В.В.</i>)	365
Высшие растения (<i>Папченков В.Г.</i>)	392
Простейшие (<i>Жуков Б.Ф., Мыльникова З.М.</i>)	402
Мезофауна верхневолжских водохранилищ (1953-2001) (<i>Ривьер И.К., Лазарева В.И., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Столбунова В.Н.</i>)	409
Макробеспозвоночные (<i>Щербина Г.Х., Жгарева Н.Н.</i>)	413
Паразиты рыб Рыбинского и Горьковского водохранилищ (<i>Жохов А.Е.</i>)	421

Коллективная монография

Баканов Александр Иванович
Балабанова Людмила Васильевна
Березина Надежда Александровна
Бобров Александр Андреевич
Былинкина Алла Александровна
Виноградов Герман Александрович
Гапеева Мария Васильевна
Герасимов Юрий Викторович
Герман Александр Владимирович
Голованов Владимир Константинович
Гусаков Владимир Анатольевич
Девяткин Владимир Георгиевич
Дзюбан Андрей Николаевич
Елизарова Валентина Андреевна
Жариков Георгий Павлович
Жарикова Татьяна Ивановна
Жгарева Нина Николаевна
Жохов Александр Евгеньевич
Жуков Борис Федорович
Заботкина Елена Анатольевна
Законнов Виктор Васильевич
Законнова Арина Васильевна
Извеков Евгений Иванович
Кияшко Валентина Ивановна
Клайн Наталья Прокопьевна
Козловская Вера Ивановна
Козловская Ольга Ивановна
Комов Виктор Трофимович
Копылов Александр Иванович
Корнева Людмила Генриховна
Косолапов Дмитрий Борисович
Костяев Валерий Яковлевич
Крылов Александр Витальевич
Крылова Ирина Николаевна
Кузнецова Ирина Андреевна
Курбатова Светлана Анатольевна
Лазарева Валентина Ивановна
Лапирова Татьяна Борисовна
Лаптева Нина Андреевна

Лисицына Людмила Ивановна
Литвинов Александр Сергеевич
Ляшенко Геннадий Федорович
Ляшенко Оксана Александровна
Маврин Александр Сергеевич
Масленникова Татьяна Сергеевна
Метелева Нина Юрьевна
Микряков Вениамин Романович
Микрякова Тамара Федоровна
Минеева Наталья Михайловна
Митропольская Ирина Всеволодовна
Мыльникова Зоя Михайловна
Надилов Саламат Нурага-оглы
Новиков Дмитрий Александрович
Осипов Николай Николаевич
Павлов Дмитрий Федорович
Папченков Владимир Гаврилович
Перова Светлана Николаевна
Поддубный Сергей Артурович
Попов Анатолий Вавилович
Пырина Инна Логиновна
Ривьер Ирина Константиновна
Рощупко Валентина Федоровна
Рыбакова Ирина Владимировна
Сабуров Евгений Генрихович
Сигарева Любовь Евгеньевна
Силкина Нина Иосифовна
Слынько Юрий Владиславович
Соловьева Вера Васильевна
Степанова Ирина Кирилловна
Столбунов Игорь Анатольевич
Столбунова Валентина Никитична
Стрельников Александр Сергеевич
Стрельникова Александра Павловна
Терещенко Владимир Григорьевич
Тимофеева Наталья Александровна
Чемерис Елена Валентиновна
Щербина Георгий Харлампиевич
Яковлев Владимир Николаевич

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН*

Редактирование и компьютерная верстка
Е.И. Извеков, В.К. Голованов, М.А. Канакотина, Л.С. Кокина

Изд. лиц. ЛР № 020311 от 15.12.96. Подписано в печать 27.11.2001. Формат 60×84 1/8. Бумага белая.
Гарнитура Таймс. Печать Ризограф. Усл. печ. л. 49,73. Уч.-изд. л. 49,65. Тираж 200. Заказ.....

Ярославский государственный технический университет
150023, Ярославль, Московский пр., 88

Типография Ярославского государственного технического университета
150028, Ярославль, ул. Советская, 14а